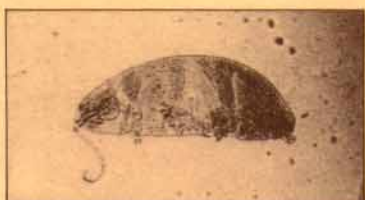




G. Bacheller



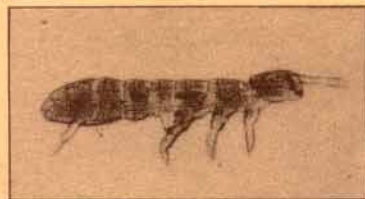
LA FAUNE



DES SOUS



son écologie
et son action



LA FAUNE DES SOLS

SON ÉCOLOGIE ET SON ACTION

INITIATIONS – DOCUMENTATIONS TECHNIQUES

N° 38

LA FAUNE DES SOLS
SON ÉCOLOGIE ET SON ACTION

G. BACHELIER

Maître de Recherches Principal de l'ORSTOM

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

PARIS

1978

.....

« La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal».

.....

Table des matières

PRÉFACE	7
INTRODUCTION	11
1 LA FAUNE DU SOL DANS SON CONTEXTE ÉCOLOGIQUE	15
2 LA FAUNE DU SOL ET LA PÉDOGENÈSE	41
3 DONNÉES ÉLÉMENTAIRES SUR L'ANALYSE DES BIOCÉNOSES	65
4 LES PROTOZOAIRES	79
5 LES NÉMATODES	97
6 LES VERS ANNELÉS	123
Les «vers de terre»	129
Les enchytréides	176
7 RAPPEL DES SYSTÉMATIQUES	185
8 LES ACARIENS	195
9 LES COLLEMBOLLES ET AUTRES INSECTES APTÉRYGOTES	211
10 TECHNIQUES D'ÉTUDE DES MICROARTHROPODES	235
11 LES TERMITES	249
12 LES AUTRES INSECTES PTÉRYGOTES ET LEURS LARVES	283
13 LES MYRIAPODES	307
14 LES GROUPES SECONDAIRES	321
BIBLIOGRAPHIE	335
PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES I, II, III et IV*	

* Les photographies des planches II et III nous ont été aimablement offertes par le Laboratoire d'écologie générale du Muséum National d'Histoire Naturelle ; nous lui en témoignons notre gratitude.

Préface

Je disais dans la Préface à la première édition de ce manuel «à l'époque où l'on rêve de vaisseaux cosmiques, de conquêtes de l'espace, il peut apparaître singulièrement terre à terre de s'intéresser encore à notre planète. Or, c'est de la simple terre qu'il va être question dans ce volume, et de son aspect le plus prosaïque, très précisément le sol...».

Or, tant d'années après, que constate-t-on ? Les hommes sont effectivement arrivés sur la lune, des sondes ont réussi à mieux comprendre l'approche de planètes pas trop lointaines... d'autres naviguent encore, et pour de nombreuses années, sans que l'on n'en attende ni messages immédiats, ni même réponses différées à nos propres problèmes. Il fut même envoyé des messages qui n'atteindront leur objectif que dans des milliers d'années-lumière, avec comme hiéroglyphes de notre civilisation des images et des informations symboliques, difficiles à interpréter, même pour des humains qui sont nourris dans le système de pensée qui nous caractérise, que nous avons créé depuis la Grèce.

Dans le même temps, des recherches sur l'atome ont été poursuivies et ont trouvé des crédits considérables.

Or, le sol de notre «vaisseau spatial» (puisque maintenant on reconnaît ce terme, cette image) reste presque toujours aussi mal connu et aussi méconnu, non point des citoyens, mais de la communauté scientifique nationale.

Je m'explique. Voici des années maintenant, et en fonction de ma première préface il est facile de s'en rendre compte, que j'ai insisté sur l'aspect synthétique des recherches en Écologie du Sol. Le Centre National de la Recherche Scientifique créa une vaste opération basée selon le principe d'étudier seulement quelques stations de façon à faire converger tous les efforts de scientifiques les plus nombreux possible sur un certain nombre de sites limités et bien délimités. L'entreprise fut fructueuse. Dix ans après la fin de l'opération (R.C.P. 40), on en est à rechercher un relais, à peu de chose près selon les mêmes idées, mais après avoir disjoint les hommes.

Dans le même temps, nos laboratoires ne sont plus aussi évidemment en tête de ce qui constitue leurs domaines classiques d'investigation et de priorité intellectuelle : systématique, écologie factorielle, biologie de la reproduction et étude des constantes biologiques, en vue d'une étude intégrée.

La science internationale se développe actuellement très rapidement et les diverses écoles ont l'occasion souvent de confronter leurs résultats. Cette compétition est positive et enrichissante.

Le premier avantage de l'ouvrage que nous présentons aujourd'hui est de n'avoir absolument pas abandonné ses premiers objectifs, qui ont d'ailleurs été atteints. Il est un travail de spécialiste et d'enseignant, connaissant bien les problèmes dont il débat et qui les enseigne en termes très clairs.

La présente édition, si l'on considère aussi bien le texte que les figures est parfaitement remise à jour. La bibliographie, sur le plan international, ne laisse rien passer d'essentiel, ce qui n'est pas le cas en général dans ce type d'ouvrages. Monsieur BACHELIER est un orfèvre en la matière. Il explique fort bien.

Il est certain, aussi bien en ce qui concerne cette mise au point des connaissances selon un exposé basé sur les nouvelles données de la communauté internationale, qu'en ce qui concerne les questions pratiques des méthodes d'étude ou de détermination, que l'ouvrage de Monsieur BACHELIER mérite la considération car il n'a actuellement aucun équivalent sur le plan international (1). Il aidera incontestablement tous les chercheurs, jeunes ou moins jeunes, qui se passionnent et qui se passionneront de plus en plus pour la vie dans le sol.

C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE
Professeur d'Écologie Générale au Muséum.

(1) à l'exception toutefois de certains ouvrages japonais qui nous restent peu accessibles !

PRÉFACE DE LA PREMIÈRE ÉDITION DE 1963

A l'époque où l'on rêve de vaisseaux cosmiques, de conquêtes de l'espace, il peut apparaître singulièrement terre à terre de s'intéresser encore à notre planète.

Or, c'est de la terre, de la simple terre, qu'il va être question dans ce volume, et de son aspect le plus prosaïque, très précisément du sol. Pour extraordinaire que cela puisse paraître, en plein vingtième siècle, le sol est encore l'un des milieux les moins bien connus par les Naturalistes et par les hommes de Science en général. Certes, la pédologie désormais classique a fait de grands progrès, de telle sorte que la connaissance physico-chimique que nous avons des sols a rapidement progressé au cours des dernières décades. A la suite des travaux de l'École russe, fondatrice de cette préoccupation, les pédologues des pays occidentaux ont amassé une abondante moisson de résultats dont l'aspect synthétique prend corps dans les cartes du sol actuellement en voie de publication.

Notons cependant que les connaissances précises ont une répartition géographique extrêmement limitée. On ne connaît le sol, de ce point de vue, dans ses grandes lignes, qu'en Russie, en Europe et en Amérique du Nord. Nous disposons de monographies détaillées sur quelques secteurs privilégiés en quelques dizaines de stations seulement de cette vaste zone géographique.

En ce qui concerne le reste du monde, et en particulier les vastes secteurs tropicaux, des gens éminents s'en occupent, mais nos connaissances progressent plus lentement. Notons toutefois les importants travaux sur la pédogenèse conduits en secteurs tropicaux au cours de ces dernières années, principalement par l'École française, grâce aux merveilleuses bases de travail que sont entre autres, les Instituts de Recherches d'Adiopodoumé et de Madagascar.

Mais pourtant, oui pourtant, le sol est vivant. Tous les pédologues classiques, depuis les origines de cette science, ont insisté sur le fait que le sol était le résultat de l'activité de la biosphère. C'est d'ailleurs dans cet esprit que les recherches de microbiologie ont avancé à pas de géant, grâce à des techniques bien mises au point et parce que l'immense pouvoir de multiplication des bactéries produit sur l'imagination un effet évident. Mais pourtant, aborder un peuplement naturel en tenant compte d'un seul de ses constituants est reconnu par tous comme une méthode fallacieuse. Or, il apparaît évident que les recherches sur la faune du sol sont beaucoup moins avancées, malgré que quelques équipes, particulièrement en France, en Autriche et en Hollande s'en soient occupé activement au cours des dix dernières années.

Nous avons mis en relief par ailleurs la grande importance biologique, zoologique et évolutive du sol. Nous avons insisté sur les grandes lacunes de nos connaissances, nous avons également démontré combien une bonne connaissance de la biologie du sol aura un intérêt et une importance pour la fondation d'une agrobiologie vraiment dynamique.

Il est évident que nous sommes actuellement seulement dans la phase d'exploration. Il faut acquérir, sur les différents groupes qui vivent dans le sol, des renseignements qualitatifs, avec tout le travail systématique que cela implique, des renseignements quantitatifs, avec toutes les opérations de comptage nécessaires et en des stations aussi variées que possible. Il faut expérimenter sur la physiologie des espèces dominantes du milieu, sur leur rôle spécifique dans la pédogenèse, en choisissant des cas simples. Il faut prendre conscience du rôle des espèces, même si elles sont rares, et de leurs qualités en tant qu'indicatrices de conditions historiques originales.

Il y a là une somme de tâches importantes qui nécessitera au cours des années qui viennent l'éveil de multiples vocations. Il faut, pour venir à bout de ce programme, non seulement des chercheurs dans le sens le plus traditionaliste du terme, mais encore des bras pour effectuer le travail, c'est-à-dire des collaborateurs techniques nombreux.

Et cela nous amène tout naturellement à souligner l'importance d'un livre comme celui de Monsieur BACHELIER. Ce livre ne prétend pas à autre chose qu'à brosser un tableau rapide et néanmoins exact des grandes lignes du travail accompli. Son dessein n'est pas de se noyer dans le détail, mais d'éveiller la curiosité et il le fait avec compétence, sur ce qui est actuellement connu. Tel qu'il se présente, ce livre doit constituer un excellent outil d'enseignement qui sera utile à tous les pédologues. Il permettra aussi, je l'espère, de susciter des vocations parmi les biologistes qui n'auraient que trop tendance à croire, en toute logique, que tout est déjà connu en ce qui concerne le sol. J'espère que ce sera pour eux une surprise de constater qu'il reste beaucoup à faire, qu'il y a matière à de nombreuses thèses et à des travaux qui peuvent se faire au laboratoire, mais aussi en pleins champs, en pleine nature, dans des contrées neuves qui se prêtent particulièrement bien à l'appel de vocations ardentes.

C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE
Professeur à l'Université de Nancy.

Introduction

La première édition de ce travail a été publiée en 1963. Il s'agissait alors d'un cours essentiellement destiné à des Pédologues. Depuis, au fil des années, nous nous sommes efforcé de maintenir ce cours à jour, au fur et à mesure des publications dont nous prenions connaissance, et en y adjoignant parfois le fruit de quelques travaux personnels.

Certains chapitres se sont ainsi trouvés plus ou moins augmentés, ou repris dans un contexte plus écologique ; d'autres, au contraire, ont été simplifiés. Des erreurs ont été corrigées.

Si bien qu'il nous est apparu utile de faire à nouveau la synthèse de nos connaissances sur la faune des sols et son action au sein des écosystèmes pédologiques.

Nous avons essayé de réaliser cette mise au point sous une forme à la fois didactique et pratique ; c'est-à-dire que nous avons souhaité que cet ouvrage, tout en servant d'introduction théorique et bibliographique au sujet, puisse aussi être un manuel pratique, susceptible d'aider tous ceux qui, non spécialistes ou amateurs, s'intéressent au milieu naturel, et plus particulièrement aux sols et à la faune qui y demeure.

Il n'est pas inutile de rappeler ici que quand DOKOUCHEV, à la fin du 19ème siècle, jeta les bases historiques de la Pédologie en définissant les cinq facteurs essentiels de la formation des sols, la vie (flore et faune) venait pour lui tout de suite après le climat et la roche-mère, et avant la topographie et l'âge du sol ; ordre dans lequel d'ailleurs on étudie toujours ces cinq facteurs.

Les conceptions, déjà très écologiques, de DOKOUCHEV suscitèrent un grand intérêt dans les milieux scientifiques de son époque, et l'on a pu dire que l'influence de ses idées avait eu pour la Pédologie une importance comparable à celle des théories de DARWIN en Biologie. Il est d'ailleurs curieux de constater qu'à la même époque, en 1881, DARWIN publiait «The formation of vegetable mould through the action of worms».

Ces savants ne faisaient encore que pressentir l'importance de la vie dans les processus de pédogenèse et la dynamique des sols. Mais, peu de temps après, les microbiologistes ne tardèrent pas à découvrir le rôle fondamental des «microbes» dans la destruction et l'humification des débris végétaux, puis les zoologistes se mirent rapidement à explorer la faune des sols. Ce n'est que plus récemment que les mycologues et les algologues, longtemps aux prises avec les difficultés de la systématique, ont commencé à apporter une contribution fondamentale à la connaissance des équilibres pédologiques.

C'est aussi dans les cinquante dernières années que se sont développées, et que continuent à progresser, nos connaissances sur le rôle de la vie dans la formation et le maintien des écosystèmes pédologiques.

La Pédologie se doit, avec la description des sols, d'en livrer aussi la clef de la fertilité. Or, celle-ci ne peut se maintenir, et éventuellement s'améliorer, que si les caractéristiques physico-chimiques des sols se trouvent entretenues par la vie. Il apparaît essentiel de savoir si un sol est vivant ou mort : vivant, il conservera ses qualités, alors que mort il en perdra plus ou moins rapidement l'essentiel.

Il se manifeste d'ailleurs actuellement en Pédologie un retour à une conception plus écologique du sol, considéré comme un écosystème au sein duquel les facteurs biotiques et abiotiques se conditionnent mutuellement. Nous constatons aussi de plus en plus la nécessité d'étudier ces facteurs biotiques et abiotiques dans le temps ; c'est-à-dire d'en suivre les variations annuelles.

L'homme, par sa démographie exponentielle, par sa consommation dévorante et par sa technologie trop souvent polluante, a un impact sur la nature de plus en plus dangereux pour sa propre existence. L'homme de la rue s'aperçoit chaque jour un peu plus qu'il fait partie intégrante de la nature et que son avenir en dépend. Ce n'est pas par hasard qu'on parle tant actuellement de pollution, de lutte biologique et de culture biologique, mais bien parce que l'homme prend conscience qu'en empoisonnant le milieu, il en détruit la vie et crée un monde dégradé et de plus en plus hostile, dans lequel, à la limite, lui-même ne pourra plus vivre.

Le maintien d'une activité biologique importante et diversifiée au sein des écosystèmes, et notamment des sols, apparaît comme essentiel ; c'est la raison pour laquelle nous pensons utile de se pencher sur l'activité biologique globale des sols et d'étudier l'importance et la diversité des éléments biotiques qui en sont responsables.

La vision qu'ont les pédobiologistes des cavités du sol n'est pas exactement la même que celle qu'en ont habituellement les physiciens et les chimistes. Pour les pédobiologistes, l'aspect physique de la porosité du sol demeure essentiel (ne serait-ce qu'en ce qui concerne le régime air-eau du milieu), mais ils considèrent en plus dans la porosité du sol, d'une part la surface plus ou moins grande qu'elle offre à la microflore, et d'autre part les possibilités de déplacement qui y existent pour la faune.

Pour autant qu'il y ait apport énergétique suffisant et que les conditions microclimatiques soient favorables, le développement de la microflore est fonction de la surface offerte, celle-ci tapissant l'intérieur des cavités (SZABO, MARTON et PARTAI, 1964). D'autre part, la circulation des animaux dans le sol dépend à la fois de leurs possibilités de fouissage (labour biologique), mais aussi, pour de nombreuses espèces, de l'importance de la porosité et de sa forme.

Il est impossible, en traitant de la faune du sol, de ne pas avoir à parler de la microflore, que ce soit, par exemple, pour son rôle fondamental dans la minéralisation finale des débris végétaux ou pour ses nombreuses actions conjointes à celles de la faune. Le rôle de la microflore est en effet à la fois différent et complémentaire de celui de la faune.

D'après les auteurs (QUASTEL, 1955 ; STOCKLI, 1958 ; SEIFERT, 1965 ; DOMMERGUES 1968 ; DUVIGNEAUD, 1974, etc.), dans un sol de nos régions tempérées renfermant en poids 4 % de

matières organiques, il est normal que les bactéries s'élèvent à 10^6-10^9 cellules par gramme de sol, soit approximativement une «gelée bactérienne» de 100 grammes au mètre carré. Les champignons peuvent y représenter une centaine de grammes, les Actinomycètes 50 grammes, les algues 25 grammes, les Protozoaires 20 grammes et les Métazoaires 130 grammes (les vers de terre à eux seuls en représentant les 2/3), soit un total très approximatif de 425 grammes d'êtres vivants au mètre carré, dont 70 % pour la microflore et les Protozoaires, 20 % pour les vers de terre et 10 % pour les autres animaux.

Ces diverses valeurs sont très hypothétiques et, selon les sols et les saisons, sujettes à de grandes variations. Il existe, par exemple, de nombreux sols très pauvres en vers de terre et, sous les tropiques, les Termites prennent une place prépondérante. Ces valeurs ont cependant le mérite de nous montrer l'importance quantitative de la microflore par rapport à la faune du sol. Qualitativement, nous l'avons dit, son rôle est différent et complémentaire de celui de la faune.

Rappelons simplement le rôle des bactéries chimiotrophes qui tirent leur énergie de l'oxydation des éléments minéraux et qui s'avèrent essentielles aux cycles de l'azote, du soufre ou du fer. Rappelons le rôle des bactéries hétérotrophes qui puisent leur énergie dans l'oxydation des substances organiques issues en grande partie des excréments de la faune. Les bactéries aérobies, anaérobies ou symbiotiques qui fixent l'azote atmosphérique sont aussi bien connues.

Les champignons jouent des rôles multiples, participant notamment aux mycorhizes et à la dégradation des diverses matières organiques, dont celle de la lignine particulièrement résistante.

Les Actinomycètes, souvent très abondants, sécrètent des antibiotiques hostiles aux bactéries et aux champignons.

Entre autres auteurs, BOULLARD et MOREAU (1962) ou BOULLARD (1967) ont particulièrement bien exposé le rôle de la microflore au sein des équilibres biochimiques qui caractérisent la vie du sol. Nous limitant essentiellement dans les pages qui suivent à un travail de Pédobiologie animale, nous nous permettons de renvoyer à ces auteurs et aux divers traités de Microbiologie pour tout ce qui concerne la Pédobiologie végétale.

Chapitre 1

LA FAUNE DU SOL DANS SON CONTEXTE ÉCOLOGIQUE

LOCALISATION, NATURE, NUTRITION ET PRODUCTIVITÉ DE LA FAUNE DU SOL

DÉGRADATION DE L'APPORT ÉNERGÉTIQUE DANS L'ÉCOSYSTÈME PÉDOLOGIQUE

COLONISATION DES SOLS PAR LES ANIMAUX

LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Humidité du sol

Porosité et Atmosphère du sol

Température du sol. Feux de brousse

Autres facteurs du milieu

LES INTERACTIONS ENTRE ORGANISMES

DÉTERMINISME DES BIOCENOSES. DIVERSITÉ ET STABILITÉ.

LA FAUNE DU SOL

DANS SON CONTEXTE ÉCOLOGIQUE

LOCALISATION, NATURE, NUTRITION ET PRODUCTIVITÉ DE LA FAUNE DU SOL

La majorité de la faune du sol se localise essentiellement où se situe le potentiel énergétique des apports végétaux, les animaux fouisseurs pouvant toutefois s'en éloigner quand les circonstances l'exigent.

MEYER et MALDAGUE (1957) ont trouvé, dans des sols du Zaïre, que 80 % de la faune du sol étaient confinés dans l'horizon de fragmentation de la litière, épais d'environ 2,5 cm. ATHIAS, JOSENS et LAVELLE (1974) ont constaté dans les sols d'une savane de Côte d'Ivoire une diminution progressive des animaux jusqu'à 50 cm de profondeur.

Dans les sols bruns des régions tempérées, la majorité de la faune se localise dans les 10 à 20 premiers centimètres. Les sols travaillés offrent une faune plus pauvre mais souvent plus profondément répartie que dans les sols de prairie ou les sols de forêt ; délaissant les espaces nus, cette faune tend horizontalement à se localiser à proximité des plantes cultivées et de leurs racines (BULLOCK, 1964).

Les eaux de lessivage peuvent facilement entraîner en profondeur non seulement les constituants minéraux les plus fins (sols lessivés), mais aussi les éléments de la microflore et les plus petits animaux, comme les Protozoaires ou les Nématodes.

Dans la faune du sol, il est des espèces qui passent le cycle complet de leur vie dans le sol, comme les Vers, les Acariens ou les Collembolés (espèces *géobiontes*) et des espèces qui n'y passent qu'une partie de leur existence, comme les larves de Diptères (espèces *géophiles*).

L'*épiédaphon* désigne les populations animales demeurant à la surface du sol (espèces *épiédaphiques*), l'*hémiedaphon* celles qui existent dans la litière et l'horizon organique (espèces *hémiedaphiques*) et l'*euédaphon* celles qui vivent dans la profondeur du sol et présentent généralement de nombreux caractères adaptatifs (espèces *euédaphiques*).

Dans un but essentiellement didactique, et en schématisant, on peut, d'après la taille des individus, diviser la faune du sol en un certain nombre de groupements dont les limites diffèrent selon les auteurs, mais qui nous paraissent devoir suivre une échelle logarithmique. On distingue ainsi :

- La **Microfaune** dans laquelle les individus mesurent moins de 0,2 mm ($\log_{10} = -0,7$; ils vivent généralement dans un film d'eau (espèces *hydrophiles*) et présentent le plus souvent des formes de résistance à la sécheresse (vie ralentie, déshydratation, enkystement). Nombre de ces animaux peuvent, de par leur taille ou leur forme effilée, pénétrer dans les capillaires du sol.

Les Protozoaires et les Nématodes constituent l'essentiel de la microfaune, avec comme groupes secondaires : les Rotifères, les Tardigrades et certains petits Turbellariés.

- La **Mésafaune** (ou encore **Méiofaune**) dans laquelle les individus mesurent entre 0,2 et 4 mm ($\log_{10} = -0,7$ à $0,6$). Certaines espèces de ce groupement recherchent l'humidité (espèces *hygrophiles*) alors que d'autres sont adaptées à la sécheresse (espèces *xérophiles*).

Les deux grands groupes de Microarthropodes que sont les Collemboles et les Acariens constituent l'essentiel de cette mésafaune avec, accompagnant les Collemboles, d'autres insectes aptérygotes de moindre importance : les Protoures, les Diploures et les Thysanoures.

Se rangent aussi dans la mésafaune : les Enchytréides (petits vers Oligochètes), les Symphyles (Myriapodes) et les plus petits insectes ou leurs larves.

- La **Macrofaune** dans laquelle les individus mesurent entre 4 et 80 mm ($\log_{10} = 0,6$ à $1,9$). La macrofaune est constituée par les Vers de terre, les Insectes supérieurs, les Myriapodes, de nombreux Arachnides (souvent inter-tropicaux), des Mollusques, quelques Crustacés (Isopodes ou Amphipodes) et quelques autres groupements fauniques d'importance secondaire.

- La **Mégafaune** dans laquelle les individus mesurent de 80 mm à environ 1,60 m ($\log_{10} = 1,9$ à $3,2$).

On trouve à la fois dans ce groupement des Crustacés (crabes de terre, et même écrevisses aux États-Unis), des Reptiles, des Batraciens, comme les très curieux Amphibènes qui ont perdu leurs pattes, de nombreux Insectivores (taupes, musaraignes), des Rongeurs (rats, campagnols, marmottes, lapins, chiens de prairie) et quelques Édentés (tatous d'Amérique, oryctéropes d'Afrique).

RAPOPORT (1966) distinguait : la nanofaune (moins de 0,2 mm), la microfaune (de 0,2 à 2 mm), la mésafaune (de 2 à 20 mm), la macrofaune (de 20 à 200 mm) et la mégafaune (plus de 200 mm).

Tous ces animaux qui constituent la faune des sols possèdent des régimes alimentaires plus ou moins stricts.

Les animaux *phytophages* se nourrissent de tissus végétaux vivants et s'avèrent souvent « parasites des cultures ». Les animaux phytophages qui se nourrissent de champignons sont dits *mycophages* ; d'autres sont *granivores* ou encore *floricoles*.

Les animaux *saprophages* se nourrissent de tissus végétaux morts, mais aussi de la microflore qui leur est associée (bactéries, champignons, algues), de la microfaune qui s'y trouve (Protozoaires et Nématodes) et des divers produits de décomposition existant, qu'ils soient de nature glucidique, lipidique ou protidique.

De nombreux animaux saprophages ne peuvent en effet se nourrir de tissus végétaux morts, si ceux-ci ont été stérilisés. Un réensemencement de la microflore et parfois même la réintroduction de certains animaux est nécessaire au développement correct de ces saprophages. Nous en verrons plusieurs exemples.

Les animaux *prédateurs* se nourrissent aux dépens des animaux vivants et sont donc *carnivores*, *insectivores* ou simplement *parasites*.

Les animaux *nécropages* se nourrissent de cadavres.

Les animaux *coprophages* se nourrissent avec les excréments des autres animaux.

Cette division des régimes alimentaires est en fait assez artificielle car ceux-ci sont souvent mixtes et peuvent changer au cours de la vie des animaux : de nombreuses formes larvaires ont, par exemple, un régime différent de celui des formes adultes.

De nombreux animaux peuvent aussi changer de régime en cas de nécessité et devenir parasites des cultures, si les matières organiques dont ils se nourrissent habituellement viennent à disparaître : tel est le cas, par exemple, pour certains termites dans les régions de mise en culture.

On appelle **chaîne alimentaire** (ou chaîne trophique, du grec trophé = nourriture) une séquence coordonnée d'organismes au cours de laquelle les uns mangent les autres avant d'être mangés à leur tour, d'où la distinction entre consommateurs de 1er ordre phytophages, consommateurs de 2e ordre se nourrissant des phytophages, consommateurs de 3e ordre se nourrissant des consommateurs de 2e ordre et ainsi de suite.

Les chaînes alimentaires présentent non seulement des rythmes saisonniers liés à l'enchaînement normal des populations, mais aussi une adaptation permanente aux variations imprévues du peuplement. Quand une espèce animale vient à disparaître accidentellement du milieu ou, au contraire, le colonise, des chaînes alimentaires se trouvent modifiées et ces modifications peuvent en retour influencer sur les autres espèces.

C'est au travers de l'ensemble des chaînes alimentaires existantes que s'effectue progressivement dans le sol la dégradation énergétique des produits de la photosynthèse, d'où la notion de «flux énergétique» traversant l'écosystème pédologique.

La masse des organismes (ou *Biomasse*), qui constitue dans ce flux énergétique un niveau trophique, représente une mesure de l'énergie accumulée à ce niveau sous forme chimique.

On appelle **Productivité** la biomasse formée pendant un temps déterminé (généralement un jour ou un an).

On distingue : une *productivité primaire brute* (PB) qui est le produit de la photosynthèse totale, une *productivité primaire nette* (PN) qui correspond à la photosynthèse totale moins la respiration, et une *productivité secondaire* qui est la biomasse produite par les consommateurs.

La productivité dépend de l'importance du flux énergétique, mais aussi de tout l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques caractérisant l'écosystème pédologique (RICHARDS, 1974).

La plus grande productivité animale de la biosphère se situe au niveau de la pédofaune, dont la biomasse atteint facilement une tonne à l'hectare et plus. En supposant une biomasse moyenne de seulement 0,3 tonne/ha pour les 82 106 km² de sols non désertiques, on arrive, pour le monde, à une biomasse d'environ 2,5 milliards de tonnes d'animaux du sol ; c'est-à-dire à une biomasse à peu près 15 fois supérieure à celle des hommes vivant sur terre. Ceux-ci n'ont cependant guère songé jusqu'ici à exploiter la faune du sol ; certains vers de terre sont toutefois mangés, crus ou frits, par les Maoris en Nouvelle-Zélande et divers indigènes primitifs, tant en Nouvelle-Guinée que dans certaines parties d'Afrique. Du pâté de vers de terre aurait été fait au Japon (EDWARDS et LOFTY, 1972). Les sauterelles, criquets et termites demeurent les insectes mangés par l'homme les plus connus, mais de très nombreux autres insectes, tant aux stades larvaires qu'adultes, servent encore de nourriture à de nombreuses peuplades entomophages (BERGIER, 1941).

Il est souvent établi pour les organismes vivant dans un milieu des «pyramides» de nombres, de biomasses ou d'énergies.

Les pyramides de nombres peuvent être irrégulières, ou même s'inverser, si la taille des animaux décroît d'un échelon à l'autre de la pyramide ; tel est le cas, par exemple, avec les producteurs primaires, leurs parasites et les hyperparasites demeurant sur eux.

Les pyramides de biomasses peuvent aussi être irrégulières ou s'inverser, si l'on ne tient pas compte de la notion de productivité, c'est-à-dire de la vitesse de renouvellement des biomasses. Ainsi, on

peut trouver dans la mer une masse de phytoplancton inférieure à celle du zooplancton, car la vitesse de croissance du phytoplancton est plus grande (PHILLIPSON, 1970). De même, dans la faune du sol, les animaux qui se nourrissent de Protozoaires ou de Nématodes, peuvent représenter une biomasse supérieure à celle de leurs proies, car la vitesse de multiplication de celles-ci est aussi plus grande.

Seules les pyramides d'énergies, qui figurent l'énergie consommée annuellement à chaque niveau trophique, avec éventuellement la figuration des pertes par respiration et par exportation, ne peuvent présenter d'irrégularités, car on a une *diminution irréversible de l'apport énergétique tout au long des chaînes alimentaires*.

DÉGRADATION DE L'APPORT ÉNERGÉTIQUE DANS L'ÉCOSYSTÈME PÉDOLOGIQUE

On distingue dans les aliments des éléments dits plastiques, comme le calcium, l'azote ou le phosphore, et des éléments énergétiques constitués par les diverses chaînes carbonées.

Un atome d'azote ne perd pas sa valeur nutritionnelle en passant par plusieurs organismes, 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, d'autres régresseront, à moins que les organismes en augmentation ne modifient le milieu et n'en déterminent indirectement un accroissement de la productivité primaire.

L'énergie solaire interceptée annuellement par la terre est estimée à 5.10^{20} Kcal par an.

L'apport énergétique à la surface du sol est dans les régions tempérées de 9 à 11.10^9 Kcal/ha/an, mais le rayonnement photosynthétiquement actif (RPA) (1) ne représente que la moitié de cette valeur, soit approximativement 5.10^9 Kcal/ha/an, dont seulement environ 3.10^9 Kcal/ha/an sont disponibles pour la végétation, compte tenu de sa période d'activité limitée.

Dans les régions équatoriales, l'apport énergétique au sol est de 14 à 16.10^9 Kcal/ha/an. Sous les tropiques, où la nébulosité annuelle est plus faible, cet apport énergétique au sol atteint 18 à 20.10^9 Kcal/ha/an en Afrique, mais seulement 14 à 16.10^9 Kcal/ha/an en Amérique (ESTIENNE et GODARD, 1970). C'est, dans les régions tropicales, la sécheresse, et non plus le froid, qui limite les périodes d'activité de la végétation.

De ce rayonnement photosynthétiquement actif, 17 % sont réfléchis (10 à 15 % dans les prairies vertes, 5 à 10 % dans les forêts d'épicéas de couleur plus sombre), 70 % sont transformés en chaleur et aident à l'évapotranspiration des végétaux, 12 % sont transmis au sol, contribuent à l'évaporation et constituent le rayonnement nocturne, 1 % seulement en moyenne participe à la photosynthèse des végétaux (3 % dans les cas très favorables, 6 % avec les cultures d'algues).

Soustraction faite des pertes de la respiration, la productivité primaire brute de la végétation (PB) donne une productivité primaire nette (PN) d'environ moitié moins.

(1) La lumière solaire est composée de radiations comprises entre 0,29 et 30 microns, mais seules les radiations comprises entre 0,4-0,5 micron et 0,65-0,75 micron participent à la photosynthèse des végétaux.

Cette productivité primaire nette est utilisée par les consommateurs de 1er ordre qui en restituent dans le milieu une part importante avec leurs excréments (NA = non assimilé) et n'en assimilent qu'une faible fraction (A) : 40 % par exemple.

Les 3/4 de cette assimilation sont perdus par respiration et il ne reste pour les consommateurs de 1er ordre qu'une productivité secondaire de 1er ordre (PS 1) égale à seulement 10 % de la productivité primaire nette des végétaux.

Une nouvelle perte énergétique importante se produit avec les consommateurs secondaires de 2e ordre qui se nourrissent à partir des animaux précédents, avec toutefois pour ces carnivores un rendement généralement un peu meilleur se traduisant par une productivité secondaire de 2e ordre (PS 2) d'environ 20 % des proies ingérées.

Les parties non utilisées de la production végétale (NU) (parties mortes et éléments gaspillés), comme les excréments des divers consommateurs (NA) et les cadavres (L), sont livrés aux détritivores (saprophages, coprophages et nécrophages), tous très abondants dans la faune du sol. De nombreuses réingestions existent à ce niveau où se créent des associations par coprophagie.

Les détritivores, à leur tour, perdent par respiration environ les 3/4 de ce qu'ils assimilent et ils ne fournissent aux transformateurs saprophytes et minéralisateurs microbiens (bactéries et champignons) que le 1/4 de ce qu'ils ont assimilé. La microflore achève alors la minéralisation du potentiel énergétique, encore qu'à ce niveau existe une possibilité d'incorporation et de conservation temporaire (plus ou moins longue selon les sols) de certaines molécules organiques dans les composés humiques.

L'efficacité écologique d'un système naturel (rapport de la productivité entre deux niveaux) est toujours très faible ; raison pour laquelle l'homme trouve avantage à utiliser la productivité en début de chaînes alimentaires ou en fin de chaînes courtes, sauf si l'énergie nécessaire à la collecte de cette productivité est par trop élevée, comme c'est, par exemple, le cas avec le plancton dont se nourrissent (ou se nourrissaient) les baleines.

Inversement, la consommation en début de chaîne se traduit par une très forte diminution de la biomasse animale. BALOGH (1969) a calculé qu'aux Indes, 24 % du fumier de vache sont brûlés, soit 65 millions de tonnes par an, ce qui correspondrait à l'extermination potentielle d'un poids d'insectes coprophages égal à 10 millions d'hommes.

L'efficacité écologique des animaux [rapport (Production/Consommation) x 100] est très variable selon les espèces, les conditions expérimentales de mesure... et les divers auteurs. Les espèces qui s'alimentent abondamment ont une faible efficacité écologique, alors que celles qui mangent peu, ou rarement, en ont, au contraire, une beaucoup plus forte.

Les fourmis omnivores auraient une efficacité très faible de 1 à 2 %, les sauterelles de 10 à 13 %, les araignées de 12 à 38 % selon les espèces, les Ichneumonidae (Hyménoptères parasites) de 56 %, les vers de terre d'environ 10 %, les larves de Tipules de moins de 7 % à 27-56 % pour d'autres auteurs (KAJAK et autres, 1972).

A une augmentation de l'apport énergétique ne correspond pas une augmentation proportionnelle de la faune du sol. Un sol qui supporte un peuplement donné ne peut, en effet, pour diverses raisons écologiques, que très difficilement supporter plusieurs fois ce peuplement. Si les aliments énergétiques viennent à s'accroître, le peuplement ne peut dans l'immédiat augmenter proportionnellement ; mais, en compensation, il devient généralement plus diversifié, il manifeste une activité plus grande liée à un état plus jeune des populations et il modifie progressivement le milieu en sa faveur (autoamélioration des conditions du milieu). D'autre part, si les débris végétaux tendent à s'accumuler, ils créent les conditions d'un nouvel équilibre.

Mais, dans les sols, c'est la microflore qui, en libérant 4 à 5 fois plus d'énergie que la faune, s'avère jouer le rôle le plus important dans la dégradation de l'apport énergétique, même si cette microflore n'agit le plus souvent qu'après les animaux.

Ce fait explique qu'on puisse trouver des biomasses animales très fortes dans des sols à faible apport énergétique. CHERNOV (1965) l'a ainsi constaté dans des sols de toundra où les terres nues possédaient 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 (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 aussi nous-même constaté pareil fait, en bordure de mer, dans les sols salins du marais poitevin recouverts de quelques rares salicornes : les Microarthropodes y sont peu diversifiés mais extrêmement nombreux, alors que la microflore, à l'analyse, s'y révèle très peu abondante et très peu active : la faible énergie, apportée au sol par les salicornes et les algues vertes microscopiques, est essentiellement utilisée par les Microarthropodes et quelques bactéries très spécifiques.

Il résulte de ceci 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. Toutefois, l'importance des populations, leur diversité, la biomasse qu'elles représentent et surtout l'évaluation de leur métabolisme demeurent des données essentielles à l'estimation de l'activité biologique des sols.

Nous commençons maintenant à avoir des données sérieuses sur les transferts d'énergie dans les divers écosystèmes, mais nos connaissances sur ces transferts demeurent encore limitées pour les sols.

Dans une prairie, où moins de 12 % des produits de la photosynthèse vont au bétail et moins de 0,5 % est en fait disponible pour l'homme, MACFADYEN (1961, 1968) a estimé que la microflore devait libérer environ 85 % de l'énergie apportée au sol par les diverses matières organiques (litières, racines et cadavres), les Protozoaires peut-être 2 %, les plus gros invertébrés (Vers, Mollusques et Myriapodes) environ 5 %, les Nématodes 3,5 %, les Microarthropodes (Acariens et Collembolles) 3 % et les divers autres insectes environ 1,5 %. Pour BARLEY et KLEINIG (1964), les vers de terre dégraderaient en moyenne 4 % de l'apport énergétique.

Pour la forêt, il nous faut citer dans le travail de DUVIGNEAUD (1974) l'étude faite sur la forêt caducifoliée en Europe tempérée où, sur le dessin d'un paysage forestier représenté avec ses groupes écologiques et ses divers sols, l'auteur a fait figurer les biomasses présentes, tant végétales qu'animales, les chaînes alimentaires, la productivité primaire et même le cycle de l'eau. Dans le mull de cette forêt, 6 tonnes de litière à l'hectare alimentent chaque année 1 tonne de pédofaune (comprenant 0,6 tonne de vers de terre) et 0,3 tonne de pédoflore ; valeurs qui sont peut-être un peu faibles, surtout pour la pédoflore. Les représentations schématiques de DUVIGNEAUD sont devenues rapidement célèbres.

De nombreux autres schémas du flux énergétique dans les écosystèmes existent dans la littérature ; tous font ressortir entre les divers niveaux trophiques une efficacité écologique faible et généralement inférieure à 10 %.

Par ailleurs, un écosystème est toujours plus ou moins en rapport avec les écosystèmes voisins et il est nécessaire dans ces études de transferts d'énergie de tenir compte aussi bien des apports énergétiques extérieurs que des éventuelles exportations. Ces apports et exportations sont importants dans certains écosystèmes, telle, par exemple, une source (PHILLIPSON, 1970), mais, même sous forêt, peuvent se manifester localement de notables modifications de la litière feuillue sous l'effet du vent ou des eaux de ruissellement.

Les algues vertes, qui se développent à la surface des sols humides et dans les débris végétaux en décomposition, accroissent théoriquement aussi le potentiel énergétique. Cet apport énergétique demeure généralement très limité, mais il peut avoir un effet catalytique notable sur l'équilibre biologique des sols.

SHTINA (1968) estime que les algues vertes sont dans de nombreux sols, et notamment dans les sols cultivés, une source importante de matière organique pour les microorganismes hétérotrophes. La poussée des algues s'accompagne toujours dans les sols d'une augmentation de l'activité microbienne ; des associations stables peuvent se créer entre les algues, entre les algues et les bactéries, et entre les algues et les champignons (SHTINA, NEKRASOVA, DOMRACHEVA, 1974). SHTINA a trouvé à la surface de sols vierges de 1 à 10 millions de cellules au mètre carré, soit 12 à 50 g d'algues au mètre carré, et à la surface de sols labourés de 7 à 15 g d'algues au mètre carré.

Dans certains cas, les algues vertes peuvent devenir des aliments énergétiques de grande importance. Nous avons eu ainsi pendant deux ans, au laboratoire, un florissant élevage de Collembolles qui n'a uniquement vécu que des algues vertes se développant sur le fond de plâtre d'une boîte de Pétri. Inversement, les divers animaux de la faune du sol qui se nourrissent d'algues en modifiant par leurs préférences la composition spécifique (NEKRASOVA, KOZLOVSKAJA... et autres, 1976). Certains indigènes des bords du lac Tchad transforment en galettes qu'ils font sécher au soleil les boues à chlorelles de couleur verte que l'on rencontre localement sur les rives de ce lac.

Il existe aussi dans les sols humides des algues bleues (Cyanophyceae) dont de nombreuses espèces fixent activement l'azote et qui dans les rizières s'avèrent bénéfiques au riz, conjointement à certaines bactéries photosynthétiques (KOBAYASHI, 1971). On peut de même, à la surface de certains sols salins ou dans des bacs de culture à réserve d'eau sous-jacente, observer parfois des plaques d'algues rouges (Rhodophyceae), habituellement rares dans les autres sols.

COLONISATION DES SOLS PAR LES ANIMAUX

Les possibilités de venue des animaux dans les sols sont variées.

De nombreux animaux peuvent être transportés par le vent : non seulement les insectes ailés, dont certains par leurs ailes plumeuses manifestent une adaptation à ce mode de transport (Thysanoptères, Coléoptères Ptiliidae), mais aussi de nombreux petits animaux dépourvus d'ailes et notamment les animaux de la microfaune qui possèdent des formes de résistance à la sécheresse : Protozoaires, Nématodes, Rotifères et Tardigrades.

Ces mêmes animaux, ou d'autres, comme les Acariens et les larves de Diptères, peuvent être transportés par les insectes, les animaux supérieurs ou l'homme.

Les eaux courantes, et plus particulièrement les eaux de ruissellement, contribuent à la dispersion de nombreuses espèces, tels les Collembolles de surface (ou épiédaphiques) qui, non mouillables, flottent à la surface de l'eau.

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, c'est-à-dire vivant dans la profondeur du sol, sont peu colonisatrices et généralement très sensibles à la sécheresse. BOUCHÉ (1972) a ainsi montré que la frontière nord des espèces endémiques de Lombricides correspond en Europe à la limite de la dernière glaciation.

Plus que les possibilités de venue propres aux animaux, ce sont souvent les conditions historico-géographiques qui déterminent dans les sols la nature possible des peuplements, tel est par exemple le cas avec 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 multiplie. Les divers facteurs écologiques du milieu sélectionnent les animaux appelés à constituer le peuplement du sol et à s'inclure dans les chaînes alimentaires. Au cours de leur évolution, les sols renferment une faune de plus en plus variée et généralement 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. La succession des populations animales du sol, depuis les films de sols sous lichens jusqu'aux sols profonds, constitue une succession de communautés liées les unes aux autres (STEBAEV, 1963).

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

LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Par leurs conditions très 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. Ceci, tout en sachant que les diverses espèces offrent des « valences écologiques » différentes.

La *valence écologique* d'une espèce est la possibilité qu'a cette espèce de peupler des milieux distincts caractérisés par des variations plus ou moins grandes des facteurs écologiques. Il est des espèces *sténoèces* ne pouvant supporter que des variations limitées des facteurs écologiques et des espèces *euryèces* capables de peupler des milieux très différents ou présentant une forte variabilité : on parle d'espèces sténothermes et eurythermes avec la température, d'espèces sténohygriques et euryhygriques avec l'humidité, d'espèces sténohalines et euryhalines avec la salinité. La valence écologique d'un animal peut varier en fonction de son stade de développement, ce qui est, par exemple, évident avec les larves d'insectes donnant des imagos ailés.

Les relations des animaux avec les divers facteurs abiotiques du milieu seront traitées plus en détail dans les chapitres suivants.

Humidité du sol

L'eau demeure un facteur primordial pour la faune du sol ; son insuffisance, aussi bien que son excès peuvent être néfastes aux animaux.

Le manque d'eau peut causer la dessiccation des animaux, surtout au moment des mues. VANNIER (1973a) a cependant montré que certains Collemboles réduisent au minimum leurs dépenses

hydriques avant et après la mue. VANNIER (1974) a aussi montré que leur résistance cuticulaire augmente avec le pouvoir évaporant de l'air.

L'excès d'eau détermine les pièges de la tension superficielle, le danger des phénomènes d'endosse et le manque possible d'oxygène.

On distingue des faunes hydrophiles ou avides d'eau, des faunes hygrophiles ou avides seulement d'humidité et des faunes xérophiles capables de supporter la sécheresse.

Deux aspects sont à considérer : d'une part, l'eau dans le sol et, d'autre part, les besoins en eau des animaux sous forme liquide ou vapeur.

Pour ce qui est de l'eau dans le sol, il est nécessaire d'en connaître la disponibilité, et donc l'énergie avec laquelle elle est retenue.

On exprime cette énergie de rétention en atmosphères ($1 \text{ atmosphère} = 1,033 \text{ kg/cm}^2$), 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 de conductibilité électrique 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, dérivée de l'ancienne presse à membrane.

Pour la mesure approchée de l'humidité sur le terrain, COINEAU (1974) a proposé d'introduire dans les horizons du sol un morceau de papier au chlorure de cobalt entre deux grilles de plastique ajourées. Ces papiers doivent rester au moins deux heures dans le sol, d'où la nécessité de les introduire assez profondément dans une fente faite avec une lame de couteau et ensuite soigneusement refermée. Les volets de plastique sont munis d'une petite ficelle pour faciliter la récupération du papier. La lecture se fait par comparaison avec les couleurs d'une table de référence.

Le pF 1,8 correspond à une force d'extraction de 80 g/cm^2 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/cm^2 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/cm^2 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/cm^2 et définit une *eau d'hygroscopicité* incluse mécaniquement dans des espaces de moins de 0,05 micron.

Pour la faune du sol, dont les téguments sont fragiles, il est important de connaître aussi l'humidité relative que les animaux peuvent trouver dans leur milieu. Cette humidité relative (h) est reliée au pF par l'équation :

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

Cette équation n'est valable qu'en atmosphère fermée, ce qui n'est évidemment pas le cas dans les horizons supérieurs d'un sol, surtout si ceux-ci possèdent une bonne porosité, et en absence de végétation protectrice.

Théoriquement, à pF 4,5, l'humidité relative en atmosphère fermée est 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. Pratiquement, les animaux rencontrent toujours dans les cavités du sol une humidité relative de 75 à 95 %.

Concernant les besoins en eau des animaux, RAPOPORT et TSCHAPEK (1967) ont plus particulièrement étudié les rapports existant dans les sols entre l'eau et la faune. BELFIELD (1967) dans un pâturage de l'Ouest-Africain a trouvé une corrélation directe entre l'apport artificiel d'eau au sol et sa population de microarthropodes. MALDAGUE (1970), au Zaïre, a de même trouvé une relation nette entre l'humidité de divers biotopes et leurs peuplements, notamment avec les diverses populations d'Acariens.

VANNIER (1971a et b) a bien montré que pour les organismes vivant dans le sol, ce n'était pas la quantité d'eau présente qui importait, mais sa disponibilité.

D'avantage d'eau est retenue dans un sol limono-argileux que dans un sol limoneux et, à plus forte raison, un sol sableux, et ceci inégalement selon les différents pF. Dans les sols bien drainés à pF 2,5, l'eau disponible pour les plantes ou les animaux du sol est ainsi plus importante dans les sols limono-argileux que dans les sols limoneux ou sableux (cf. Fig. 1) :

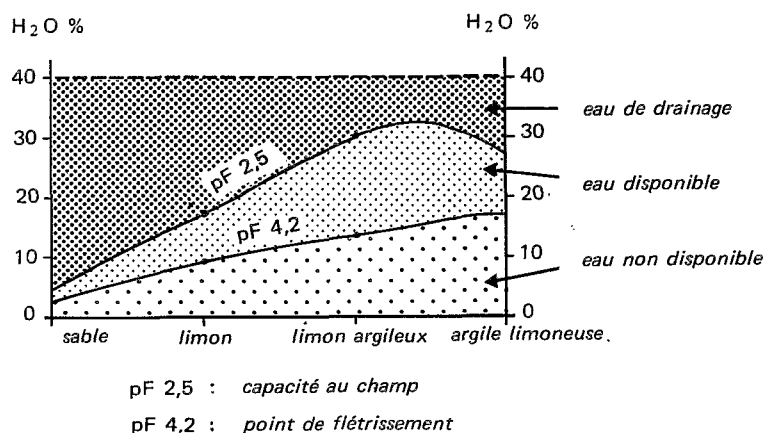


Fig. 1 — Variations de la quantité d'eau disponible en fonction de la nature du sol (d'après VANNIER, 1971a).

Un autre schéma de VANNIER (1971a) est encore très explicite. Ce schéma nous montre qu'une même quantité d'eau peut se trouver dans différents sols à des pF très divers. Ainsi (cf. Fig. 2) un sol ferrallitique de Côte d'Ivoire renfermant 25 % d'eau est boueux, un sol brun calcaire du bassin parisien renfermant 25 % d'eau est bien drainé et offre une eau disponible entre pF 2,5 et pF 4,2, alors qu'un guano de chauve-souris renfermant 25 % d'eau n'offre aucune eau disponible, et voit son humidité se situer bien en dessous du point de flétrissement.

Dans les sols où le *point de flétrissement* est rarement atteint, les variations de la teneur en eau et celles de l'humidité relative de l'air ambiant n'affectent 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 Collembolles a été constatée chaque année pendant la période estivale (VANNIER, 1967a).

En dessous du point de flétrissement, la plupart des animaux cherchent à s'enfouir, mais si les Collembolles Isotomides s'enfoncent dès que le point de flétrissement est atteint, par contre les Acariens Oribates n'amorcent leur migration en profondeur que bien après ce point (VANNIER, 1967b). VANNIER (1973b) a même constaté que de nombreux Microarthropodes étaient attirés par les biotopes où sévissait un déficit hydrique supérieur au point de flétrissement ; en effet, au-dessus de pF 4,9, la microflore bactérienne est relayée par la microflore fongique beaucoup moins exigeante en eau et cette microflore dans l'intervalle pF 4,9-5,6 serait un attrait pour les Microarthropodes mycophages.

A défaut de migrer en profondeur ou après avoir migré, les animaux peuvent aussi ralentir leur activité.

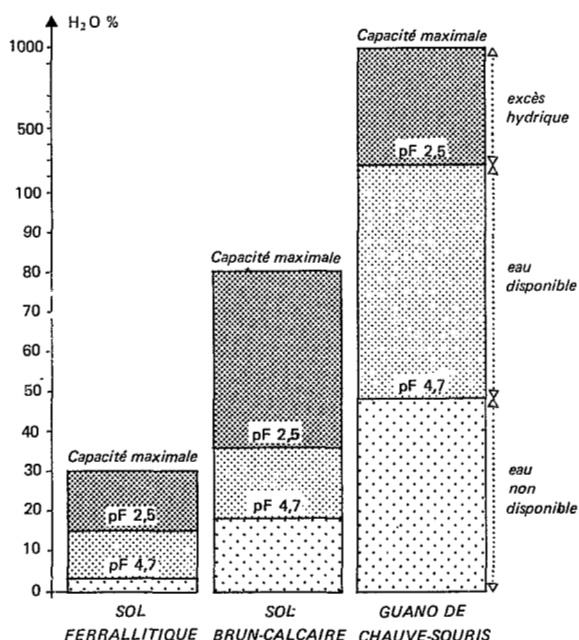


Fig. 2 — Comparaison des quantités d'eau disponible ou non pour les Microarthropodes dans trois types de substrats différents (d'après VANNIER, 1971a).

Le retour de l'humidité détermine la reprise de la faune du sol. MEYER et MALDAGUE (1957) ont montré que dans les régions tropicales, l'augmentation d'humidité consécutive aux premières pluies détermine une augmentation du nombre de microorganismes du sol par apport d'éléments nutritifs solubles issus des litières ; les moisissures atteignent leur maximum sept jours après les bactéries, puis les animaux deviennent ensuite plus nombreux et plus actifs.

Mais, un excès d'eau peut être de même nuisible aux animaux, encore que ceux-ci offrent des degrés de résistance très divers à l'inondation. RAPOPORT et SANCHEZ (1966) ont ainsi établi toute une liste d'animaux dont la résistance à l'inondation varie considérablement : 1 jour pour divers Coléoptères et certains insectes aptérygotes, 20 à 30 jours pour de nombreux Collembolés, 36 jours pour divers Acariens, des Thrips et des larves d'insectes, 42 jours pour des Homoptères, et même 85 jours pour une espèce de Pseudoscorpion.

Un cas observé par BUXTON en Afrique Orientale, et rapporté par KUHNELT (1969), montre une remarquable adaptation de larves de Stratiomyiides (Diptères) à la dessiccation des sols. Ces larves qui vivent dans des mares pendant la saison des pluies, s'enfoncent, quand l'eau disparaît, selon un tracé circulaire de 4 à 5 cm de diamètre et en déterminant ainsi un cylindre de 10 à 15 cm de hauteur. Pendant la saison sèche, la larve subsiste en diapause dans une chambre située au cœur de ce cylindre. Sans cette réalisation, les fentes de retrait dues à la sécheresse risqueraient de fendre la chambre de repos et de provoquer le dessèchement de la larve.

L'aération de l'eau compte pour beaucoup dans la résistance des animaux à l'inondation. Dans les sols marécageux sous forêt de la Taïga, la faune, riche en Collembolés et en Enchytréides, est deux fois

plus abondante, et représente une biomasse 35 fois plus forte, quand l'eau des sols n'est pas stagnante (KOZLOVSKAYA, 1959).

A 20° C, 100 ml d'eau dissolvent 0,65 ml d'oxygène, 87,8 ml de gaz carbonique et 1,54 ml d'azote. Quand l'air du sol renferme 20 % d'oxygène, 1 % de gaz carbonique et 79 % d'azote (1), le gaz dissous dans l'eau est constitué de 22,8 % d'oxygène, 32,3 % de gaz carbonique et 44,8 % d'azote (ABROSIMOVA et REVUT, 1964). Il est intéressant de constater que dans l'air dissous, la proportion d'oxygène serait aussi importante, sinon plus, 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 nécessaire d'en considérer aussi les possibilités de diffusion.

Porosité et atmosphère du sol

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

Un sol très compact, à faible porosité, s'oppose aux migrations verticales d'animaux sensibles aux variations de température et d'humidité, et en interdit ainsi 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 fousseurs, 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 fousseuse de s'y 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 pression atmosphérique aident à la diffusion des gaz, et il est rare que la concentration en gaz carbonique des sols des régions tempérées dépasse 3 % dans les horizons supérieurs ; même cette concentration n'affecte pas la faune.

ABROSIMOVA et REVUT (1964) ont observé que dans un horizon de labour à 20-30 cm de profondeur, la fluctuation de l'oxygène ne dépassait pas 10 % ; même après 5 jours de pluie, la concentration en oxygène n'y est pas descendue en dessous de 18 à 19 %. Dans la profondeur des sols argileux, compacts ou mal drainés, des concentrations d'oxygène inférieures à 10 % et des concentrations de gaz carbonique atteignant 10 % peuvent toutefois exister.

ENOCH et DASBERG (1971) ont montré que des concentrations de CO₂ dépassant 40 % peuvent aussi se créer au-dessus de la frange capillaire des niveaux d'eau stagnante, cette forte concentration étant vraisemblablement due à une libération du CO₂ de l'eau au cours de son évaporation.

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 calcaire de la région parisienne (BACHELIER, 1968a, 1968b) : le dégagement de gaz carbonique de ce sol, pratiquement nul au plus fort de l'hiver, s'élève jusqu'à 225 mg/m²/h aux périodes les plus chaudes de l'été, pour autant que la sécheresse n'en limite pas l'activité biologique. Or, c'est précisément en été qu'on trouve le moins de CO₂ dans l'atmosphère

(1) L'air atmosphérique renferme normalement 21 % d'oxygène, 0,03 % de gaz carbonique, 78 % d'azote et moins de 1 % de gaz rares.

des 25 premiers centimètres de ce sol. Ce paradoxe s'explique par le fait que ce sol a, en été, une structure bien plus stable, une plus forte porosité, et par suite une meilleure aération de ses horizons supérieurs. D'ailleurs, à partir de 25 cm de profondeur, la nature de ce sol étant plus argileuse, moins organique et plus compacte, le CO_2 de son atmosphère y présente alors un fort maximum d'été.

C'est au moment où le sol dégage le plus de CO_2 qu'il en renferme le plus dans son atmosphère, sauf si une amélioration saisonnière de sa structure et de sa porosité en permet une meilleure aération.

Dans les sols temporairement submergés, les poches et les bulles d'air retenues permettent à de nombreux animaux d'attendre le drainage des eaux. Certains, tels la plupart des Collembolés, présentent une non mouillabilité qui leur permet, en cas d'inondation, de maintenir dans leurs poils un manchon d'air.

Les expériences de laboratoire montrent qu'en atmosphère de gaz carbonique, la plupart des animaux s'immobilisent et demeurent plus ou moins longtemps en vie ralentie. Les Vers et les Cloportes (Isopodes) nous sont apparus moins résistants que de nombreux Collembolés, Acariens, Myriapodes et Insectes. Les animaux de surface ou de litières résistent aussi moins bien que les animaux euédaphiques, dont certains seraient même attirés par une concentration plus élevée de gaz carbonique, tels les larves de Coléoptères s'attaquant aux racines des végétaux : larves d'*Agriotes* (Elateridae) ou de *Melolontha* (Scarabaeidae) entre autres.

La résistance des animaux peuplant les fumiers et les composts est aussi très élevée (MOURSI, 1962), notamment celle des Acaridides (Acariens) liés aux processus anaérobies des putréfactions, et traduisant dans les sols, quand ils deviennent abondants, une baisse certaine de la fertilité (KARG, 1963).

La plupart des Microarthropodes ne paraissent pas agir directement sur la macroporosité des sols, mais tendent à agrandir et à aménager les cavités naturelles en y créant des centres de peuplement ; aussi, a-t-on souvent trouvé une corrélation entre la taille des Microarthropodes et la porosité des sols, ou encore l'importance de la mésofaune et la densité apparente des sols (MALDAGUE, 1970).

Température du sol. Feux de brousse

La température du sol varie très peu en profondeur. Au Sahara, les variations de température s'annulent presque vers 50 cm, et vers 1 mètre 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 demeure pour celle-ci un facteur important.

Eurytherme ou sténotherme, chaque espèce possède une température préférentielle pour son activité, et les variations de température déterminent des migrations verticales de la faune. L'accumulation d'une certaine quantité de chaleur est aussi nécessaire aux nymphoses des insectes : ALINIAZEE (1975) a ainsi montré que l'accumulation d'un certain nombre d'unités thermiques conditionnait dans l'Orégon (U.S.A.) l'émergence de la mouche de la cerise de l'Ouest (Tephritidae).

Le froid ralentit les activités des animaux et le gel contribue à la mort de nombre d'entre eux (ce qui, pour les parasites des végétaux, est fort utile), mais son action sur la faune des sols est peut-être surestimée, en dehors du fait qu'il existe des faunes d'été et des faunes d'hiver.

En laboratoire, les formes juvéniles de nombreux Acariens, certains petits Coléoptères (Coccinellidae, notamment) et divers Thrips (Thysanoptères) résistent 3 ou 4 jours à -12° . Par contre, dans la nature, la plupart de nos Collembolés d'été meurent s'ils ne peuvent échapper à un froid de quelques degrés en dessous de zéro maintenu en permanence pendant plusieurs jours, tel est le cas pour les *Orchesella* et de nombreux Sminthuridae. Les vers sont tués si la température descend quelques heures en dessous du point de congélation. Par contre, les Protozoaires et les Nématodes de nos régions tempérées, pour autant qu'ils soient gelés et dégelés progressivement, sont fort capables de résister plusieurs jours au gel.

Les possibilités de résistance au froid des animaux varient selon les saisons. MILLER (1969) a ainsi montré que le carabe *Pterostichus brevicornis* tolère l'hiver des températures inférieures à -35°C , mais meurt l'été si la température tombe en dessous de $-6,6^{\circ}\text{C}$. D'après cet auteur, les Coléoptères d'hiver peuvent être refroidis à environ -10°C sans geler et ils dégèlent à $-0,7^{\circ}\text{C}$. Pour éviter les dommages du gel, même sur les Coléoptères d'hiver, le refroidissement doit être inférieur à 20°C par heure.

Quant aux fortes températures, liées habituellement à une faible humidité de l'atmosphère, elles agissent surtout en desséchant le milieu, ce qui est fatal pour de nombreux animaux aux téguments fragiles ou à la respiration cutanée.

Dans les savanes tropicales, et particulièrement en Afrique, existent les feux de brousse.

A chaque saison sèche, les Africains mettent le feu aux grandes étendues de savane. Le feu maintient la formation herbacée qui, sans lui, évoluerait souvent vers la savane boisée ou la forêt claire. Le feu permet de rabattre le gibier, il supprime les grandes herbes ligneuses facilitant ainsi la circulation, il détruit les tiques parasites du bétail et il permet sur les cendres la repousse de petites touffes d'herbes appréciées du bétail en transhumance ; mais, et c'est là son aspect négatif, il laisse les sols à nu, exposés aux violents orages qui marquent le début de la saison des pluies et qui entraînent généralement une forte érosion des sols.

GILLON et PERNES (1968), GILLON (1970), ATHIAS, JOSENS et LAVALLE (1975b) ont étudié l'effet des feux de saison sèche sur la faune du sol dans les savanes de Côte d'Ivoire.

Le feu de brousse a un impact immédiat limité sur le peuplement des sols, car il passe rapidement et n'échauffe que les premiers centimètres du sol : l'élévation de température est pratiquement insignifiante à 5 cm de profondeur. Le feu de brousse dans l'immédiat favorise les groupes héliophiles et mobiles en diminuant temporairement les saprophages de surface, leurs prédateurs et les ombrophiles.

Cependant, le feu de brousse a aussi une action plus profonde en modifiant indirectement par la suite le microclimat du sol et en y diminuant l'apport énergétique des débris végétaux. D'une part, le sol dénudé et recouvert de cendres noires est plus chaud et plus sec, avec une amplitude thermique journalière accrue ; le pH 4,7 peut être facilement atteint dans les 10 premiers centimètres. D'autre part, les ressources alimentaires se trouvent fortement réduites aux pieds des touffes de graminées, aux apports de feuilles d'arbres, aux diverses racines et aux débris végétaux enfouis par les vers ou les termites.

Les vers de terre, alors en quiescence dans la profondeur du sol, et les termites champignonnistes ou fourrageurs, qui possèdent des réserves, ne sont pas touchés. Par contre, les Microarthropodes subissent une mortalité brutale, mais recolonisent facilement le milieu après quelques mois. Les auteurs cités ont retrouvé, un mois après le passage du feu de brousse, 30 à 40 % de l'effectif des Arthropodes existant avant. Deux mois après, le peuplement s'est apparemment restructuré et se rapproche ensuite progressivement du peuplement de la savane non brûlée.

Comparant la faune de la savane soumise annuellement aux feux de brousse à celle de parcelles protégées du feu, ATHIAS, JOSENS et LAVALLE (1975b) ont trouvé peu de différences dans les consommateurs primaires, en dehors des Symphyles et des Termites fourrageurs, un peu plus abondants dans les savanes brûlées. Les géophages, essentiellement représentés par les vers de terre, y étaient aussi plus nombreux. Par contre, les saprophages et leurs prédateurs dominaient en savane non brûlée, où la biomasse totale fut estimée trois fois plus importante que dans la savane brûlée. Les Microarthropodes y manifestaient aussi une activité plus superficielle, 83 % de leur biomasse se trouvant dans les 10 premiers centimètres du sol contre 74 % en savane brûlée (ATHIAS, 1975).

Le feu rajeunit chaque année le peuplement des arthropodes qui, en son absence, évoluerait vers un peuplement plus ou moins différent. En modifiant le milieu, il structure le peuplement des sols.

Autres facteurs du milieu

Multiplés sont encore les autres facteurs abiotiques qui peuvent influencer sur les organismes de la faune du sol, tels : la texture du sol, le degré d'acidité ou pH, la nature chimique des litières, le potentiel d'oxydoréduction, la salinité, le pouvoir osmotique des solutions, la nature des argiles, la lumière et même les champs électriques.

De nombreux animaux ne peuvent vivre qu'entre certaines limites de pH (1) bien précises, d'autres au contraire sont très tolérants aux variations d'acidité du milieu. KUHNELT (1969) rapporte que dans les zones de bordure des marais, où les variations de pH sont généralement très marquées, certains Carabes (Coléoptères) recherchent des sols acides de pH 3 à 5 (*Agonum ericeti*, *Dyschirius helleni*), alors que d'autres recherchent des milieux neutres ou alcalins de pH 6 à 8 (*Agonum consimile*, *Elaphrus lapponicus*).

D'autres exemples semblables seront donnés au cours de l'étude des divers groupes fauniques.

Les litières, par leur contenu minéral, leur richesse en glucides, en protéines, en polyphénols et en tanins, leur lignification, leur pH et même la pilosité des feuilles peuvent influencer le déterminisme et l'activité des microorganismes du sol. JEUNIAUX et MOREAU-COLLINET (1975) ont par exemple observé dans des chênaies à charmes et à noisetiers que les feuilles de charmes déterminaient l'abondance des Acariens *Brachychtonius berlesii*, *Oribella paoli*, alors que les feuilles de noisetier favorisaient l'Acarien *Achipteria coleoptrata*.

Le potentiel d'oxydo-réduction (ou mieux le potentiel «redox» Eh) qui traduit l'aptitude d'un milieu à oxyder ou à réduire toute substance qui s'y trouve placée, est un facteur écologique très important pour les vers de terre.

La faune des sols salins est une faune spécialisée, présentant souvent un peuplement de Microarthropodes abondant mais peu diversifié. KUHNELT (1969) donne les Staphylins du genre *Bledius* et le Carabe *Bembidion aeneum* comme présentant une taxie positive envers les sols riches en sel.

Vis-à-vis de la lumière, la plupart des animaux euédaphiques manifestent un phototropisme négatif. Ces animaux présentent d'ailleurs des yeux réduits ou absents, mais possèdent en échange des organes sensoriels très diversifiés.

Même le potentiel atmosphérique peu influencer sur le peuplement des sols.

TSHERNYSHEV, ERSHOVA, TIKHONOVA et SHAKHANOVA (1973), en protégeant la surface du sol des champs électriques atmosphériques naturels par des cages de Faraday en fer, ont montré l'influence de ces champs sur les populations de Microarthropodes ; celles-ci y étaient en moyenne 1,5 fois plus abondantes que sous des cages semblables non conductrices utilisées comme témoins. L'influence des champs électriques fut notamment jugée très significative pour les Collembolles *Isotoma viridis* et *Onychiurus armatus*, ainsi que pour l'Acarien *Ledremulleria sp.*

(1) pH = logarithme de l'inverse de la concentration en ions H⁺.

LES INTERACTIONS ENTRE ORGANISMES

D'après ce que nous avons exposé jusqu'ici, il apparaît que, dans le déterminisme de la faune du sol, le potentiel énergétique des apports végétaux détermine d'abord la somme de vie possible et que ce sont ensuite les facteurs écologiques du milieu qui sélectionnent, parmi les organismes qui se présentent, ceux capables de participer au peuplement. Les facteurs abiotiques seuls ne pourraient que sélectionner une «foule» si les interactions entre organismes, en tant que facteurs biotiques, n'ordonnaient et ne modèlaient en permanence cette foule pour en faire une communauté organisée (ou biocénose).

Ces interactions entre organismes sont d'une variété infinie et souvent très indirectes, tant dans la microflore que chez les animaux ou entre les représentants de ces deux règnes. Nous nous limiterons essentiellement aux interactions au sein de la faune du sol.

La **neutralité** entre deux espèces animales, si elle paraît pouvoir exister, n'est cependant jamais absolue, car tout animal, du fait même qu'il vit, modifie plus ou moins son milieu, tant du point de vue abiotique que biotique.

La plupart des organismes du sol, par les seules modifications qu'ils apportent au milieu, limitent l'espace vital de nombreux autres organismes. Nous avons pu ainsi observer dans des élevages de laboratoire des Collembolés isolés sur des herbes envahies par un champignon. Ces Collembolés 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 Collembolés avaient modifié par leurs déjections les conditions physico-chimiques 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 en cause par un autre, moins hostile aux Collembolés. COLEMAN et MACFADYEN (1966) ont d'ailleurs montré que la recolonisation par les Microarthropodes de sols stérilisés par irradiation dépendait pour de nombreuses espèces des champignons préalablement inoculés dans ces sols.

Si la modification du milieu par une espèce nuit aux autres espèces présentes sans pour autant apporter de bénéfice apparent à la première espèce, on a un cas d'**amensalisme**. Nous venons d'en voir un exemple double, mais l'exemple le plus classique d'amensalisme est, dans la microflore, celui de la moisissure qui, sécrétant des antibiotiques, nuit aux bactéries.

De même qu'il existe une **compétition** pour la nourriture et l'espace au sein des populations (c'est-à-dire entre les individus d'une même espèce), compétition qui influe sur leur dynamique ; de même, il existe une compétition alimentaire et spatiale au sein des peuplements, c'est-à-dire entre espèces différentes, d'où, d'une part, les notions d'espace vital et de territoire et, d'autre part, pour éviter cette compétition, les spécialisations alimentaires et la séparation écologique des espèces.

Lorsque deux espèces entrent en compétition pour un bien commun, l'une d'elles élimine l'autre, même si leur compétition ne s'étend pas au reste et ce changement est rapide. GAUSE a vérifié ce fait vers les années 1930 avec deux espèces de Paramécies (*P. caudatum* et *P. aurelia*) : alors que séparées, les populations de ces deux Paramécies atteignaient normalement leur capacité limite, en élevage commun, l'une des deux Paramécies éliminait systématiquement l'autre après quelques jours.

Les espèces évitent la compétition en ayant un régime alimentaire différent, en exploitant des milieux différents (végétation de surface, litière, horizon organique, racines...), ou encore en ayant des périodes d'activité différentes, comme c'est le cas pour les fourmis dans les savanes de Côte d'Ivoire (LEVIEUX, 1972).

Dans les sols, du fait que les divers animaux n'assimilent pas tous les mêmes matières organiques et que chaque débris végétal passe généralement par plusieurs tubes digestifs avant sa complète minéralisation,

les associations par coprophagie prennent une importance particulière au sein des chaînes alimentaires. 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).

La *niche écologique* désigne non seulement la place d'un organisme dans le milieu (*niche habitat*), mais aussi et surtout l'ensemble de ses caractéristiques écologiques : nourriture, lieux de reproduction, résistance aux facteurs du milieu, rapports avec les autres espèces... en un mot, toutes ses conditions d'existence. La niche écologique d'une espèce désigne à la fois sa localisation et sa fonction. Deux espèces ne peuvent pas occuper exactement la même niche écologique ; autrement, l'une d'elles tôt ou tard élimine l'autre.

Dans la **prédation**, les interactions prédateur-proie sont souvent dépendantes de la densité des populations : lorsque les proies deviennent abondantes, la fécondité des prédateurs augmente. Sans qu'il y ait fluctuation obligatoire des populations, de nombreuses espèces voient leurs populations contrôlées par les prédateurs.

Le prédatisme peut être utile à la population servant de proie en éliminant les animaux faibles ou malades ; souvent, en l'absence des prédateurs, il se déclare des épizooties qui éliminent tout ou partie de la population proie.

De plus, l'action du prédateur sur la proie ne se fait sentir que lorsque les deux espèces ont à peu près le même potentiel biotique. Un faible taux de reproduction du prédateur ne lui permet pas de limiter efficacement la pullulation de sa proie. Parfois même, il peut en stimuler l'activité, tel est le cas des Protozoaires bactériophages qui, en s'attaquant aux *Azotobacter*, maintiennent les populations de cette bactérie plus jeunes et plus actives, donc fixant plus d'azote atmosphérique.

VOLTERRA (1928) a établi, avec la *loi de la perturbation des moyennes*, que si l'on détruit les deux espèces (prédateur et proie) uniformément et proportionnellement aux nombres de leurs individus, la moyenne du nombre des individus de l'espèce-proie croît et celle des individus de l'espèce prédatrice diminue. D'où le danger des pesticides qui, voulant détruire une espèce, en détruisent aussi les prédateurs.

Les prédateurs omnivores, qui sont à la fois des consommateurs de 2^e et 3^e ordre contribuent à maintenir l'équilibre des peuplements, s'opposant préférentiellement aux populations qui viendraient à pulluler en devenant éventuellement un facteur de perturbation nuisible.

ZIMKA (1966) a ainsi étudié le rôle de la grenouille des champs qui se nourrit aussi bien de phytophages-saprophages, consommateurs de 1^{er} ordre (Lombricides, Diplopodes, Gastéropodes, Isopodes) que de consommateurs de 2^e ordre (Carabes, Fourmis, Larves de Coléoptères, Araignées, Opilions, Pseudoscorpions, Chilopodes).

De même, TOROSSIAN et PEPONNET (1968) ont étudié le rôle que joue la fourmi *Formica polyctena* Forst dans le maintien des équilibres biologiques forestiers. L'activité des ouvrières de cette espèce est liée à la température ; elle est élevée en avril, mai et juin, de même qu'en septembre et en octobre. Elle ne cesse pas entièrement en hiver mais, par suite de la disparition de la faune épigée, cette fourmi se nourrit alors principalement sur la faune endogée.

En période normale, sans rupture d'équilibre biologique, *F. polyctena* se comporte comme un prédateur non spécifique exerçant une action prédatrice aveugle à l'encontre de la faune qui se trouve dans l'aire de récolte de la colonie (cercle de 25 à 30 m, exceptionnellement 80 m), 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 la destruction des insectes dominants. Une forte densité de cette fourmi (4 nids à l'hectare par exemple) réalisera donc une menace potentielle constituant une garantie naturelle contre les éventuelles pullulations. *F. polyctena* de prédateur polyphage se transformera en prédateur monophage agissant sur l'espèce dominante. Ceci explique la présence d'îlots de verdure constatés autour des nids en période d'invasion et paraît devoir justifier l'utilisation intensive de certaines fourmis du groupe *Formica rufa* en lutte biologique forestière.

La destruction peut être la conséquence ultime du **parasitisme**.

Il est ainsi des champignons habituellement saprophages qui, dans certaines conditions chimiques ou microclimatiques particulières, deviennent parasites puis prédateurs des Nématodes. Selon les espèces, ces champignons infectent les Nématodes 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.

Autre exemple : les larves d'Hyménoptères qui se développent dans des insectes proies paralysés. Au début, la larve ne consomme que les organes peu essentiels, laissant son hôte en vie, et ce n'est qu'à la fin de son développement qu'elle l'achève et le dévore entièrement, de parasite devenant alors prédatrice.

Pour le parasitisme, on observe très souvent des fluctuations régulières entre hôte et parasite, mais la densité de l'hôte n'est pas le seul facteur qui règle la densité du parasite, car les optima écologiques sont souvent différents pour les hôtes et les parasites. Par exemple, les hyménoptères parasites qui pondent dans les larves d'autres insectes ont des formes adultes floricoles, d'où l'importance des plantes nectarifères pour l'abondance de ces parasites. L'ovogenèse de nombreux insectes peut aussi varier selon les stimulations du milieu ambiant et il est encore nécessaire que le stade d'attaque du parasite coïncide avec le stade réceptif de l'hôte, d'où dans les cas de lutte biologique, l'obligation de bien connaître les cycles du parasite et de son hôte avant de produire et de lâcher le parasite utilisé dans la nature.

Il est des exemples où le parasite meurt en tuant son hôte, nous avons là un cas de **synécrose**, mais le pouvoir de multiplication et de contagion du parasite est alors tel que l'individu par lui-même n'a plus d'importance pour autant que la contagion perpétue l'espèce. De tels exemples sont courants dans le domaine des bactéries et des virus.

Dans le cadre de la lutte pour la vie, les animaux peuvent s'opposer, comme nous l'avons vu avec la prédation et le parasitisme, mais, autre solution, ils peuvent aussi plus ou moins s'associer, comme dans les cas de commensalisme, de coopération et de symbiose.

Le **commensalisme** désigne étymologiquement les animaux «qui mangent à la même table» ; en fait, il désigne les animaux qui s'installent et qui sont tolérés dans le voisinage et dans les gîtes des autres espèces. Le monde marin offre de très nombreux exemples de commensalisme, depuis les poissons s'abritant dans les anémones jusqu'aux petits crabes pinnothères vivant dans les moules. Dans les sols, nombreux sont les insectes qui vivent dans les terriers des mammifères ou les nids des insectes sociaux : fourmilières et termitières. Ces insectes dits *pholéophiles* se nourrissent sur les réserves alimentaires et les excréments de leur hôte, et surtout sur les moisissures qui s'y développent.

Les Collembolles *Calobatinus Grassei* (Observation DELAMARE) et *Calobatinus occidentalis* (Observation SILVESTRI), situés à cheval sur la tête des soldats des termites *Bellicositermes*, attrapent quelques gorgées de nourriture au moment où les ouvriers donnent la becquée aux soldats.

La **phorésie** désigne le transport d'un animal généralement peu mobile par un autre animal sur lequel il se fixe ; on peut avoir passage de la phorésie au commensalisme quand l'animal demeure fixé sur son hôte.

Le commensalisme passe à la **coopération**, si les deux espèces tirent un avantage mutuel de leur vie en commun.

Les oiseaux nettoyeurs qui vivent sur le dos des bœufs, des antilopes, des rhinocéros et des éléphants débarrassent ces animaux de leurs parasites. Il en est de même de nombreux poissons nettoyeurs. Les exemples de coopération connus dans la faune du sol sont par contre encore peu nombreux et souvent assez discutables.

Avec la symbiose, les deux espèces tirent de leur association un tel avantage qu'elles ne peuvent plus vivre isolément. Les exemples classiques en sont les lichens (associations algue - champignon), les nodosités des légumineuses dans lesquelles des bactéries fixatrices d'azote apportent des nitrates à la plante tout en bénéficiant de ses synthèses glucidiques, ou encore l'existence des flagellés cellulolytiques dans la panse des ruminants.

Concernant la faune des sols, GRASSÉ (1959) a décrit un exemple de double symbiose remarquable chez les termites qui, au sein de leur nid, cultivent sur des meules de débris organiques des champignons dégradant la lignine en démasquant la cellulose ; celle-ci est à son tour attaquée ultérieurement par les bactéries cellulolytiques de l'intestin postérieur des termites ouvriers. Première symbiose du termite avec un champignon et deuxième symbiose du termite avec des bactéries.

Ces notions de commensalisme, coopération et symbiose peuvent nous sembler étrangères et, pourtant, si l'on pense aux relations existant entre l'homme et son chien, nous les retrouvons facilement. Le chien d'appartement vit en commensal de l'homme, mais le chien sait aussi rendre service à l'homme en tant que chien de garde, chien de chasse, chien d'aveugle, chien de sauvetage, ou encore chien de traîneau, et l'on passe à la coopération. Celle-ci peut même parfois devenir si étroite qu'à la mort de son maître, le chien se laisse volontairement mourir ; l'inverse n'étant que très exceptionnel, la symbiose parfaite n'est toutefois pas atteinte.

Par le jeu des interactions entre organismes, le sol apparaît biologiquement plus ou moins «tamponné», et il est le plus souvent impossible d'implanter un organisme nouveau dans celui-ci sans en modifier au préalable l'équilibre (changement de litière végétale, apport de compost ou de fumier, modifications physicochimiques, etc.).

Ce jeu des interactions entre organismes est souvent très subtil et les conséquences visibles inattendues. NONAKA (1959) - exemple rapporté par RAPOPORT (1959) - a ainsi montré que la «pourriture de la tige de riz» causée par la bactérie *Leptosphaeria* diminue quand la plante est attaquée par les Nématodes ; ces animaux causent en effet dans la plante une augmentation du coefficient respiratoire et des enzymes respiratoires qui, en fin de compte, jouent en faveur des plantes. Autre exemple donné par WILLIS et ROTH (1962) : *Scaptocoris divergens* (Hémiptère), en se nourrissant sur les racines des bananiers, produit une sécrétion qui en arrête la fusariose.

L'homme, en modifiant le milieu naturel pour s'assurer une productivité de nature différente mais plus avantageuse pour lui, en bouleverse les équilibres, et le jeu des interactions entre organismes contribue au changement des peuplements. BODOT (1967, 1971) a ainsi montré dans les savanes de basse Côte d'Ivoire que les défrichements contribuaient à favoriser les fourmis Dorylines, cause de la disparition des termites *Bellicositermes natalensis*, tandis que les termites *Amitermes evuncifer* progressaient au détriment des termites *Cubitermes severus*. Le recul des *Bellicositermes* paraît à son tour avoir entraîné un appauvrissement des Graminées et des Cypéracées.

Il est encore 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.

Il ne faudrait pas croire non plus que les interactions entre organismes, si elles organisent le peuplement au sein des sols, y créent pour cela des équilibres inamovibles aux rythmes saisonniers bien définis. Chaque modification irrégulière des facteurs abiotiques ou biotiques du milieu remet plus ou moins ces

équilibres 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». Ces graves perturbations du peuplement ont d'autant moins de chance de se manifester que le peuplement est plus diversifié, la diversité du peuplement lui assurant en effet une stabilité accrue.

DÉTERMINISME DES BIOCÉNOSES, DIVERSITÉ ET STABILITÉ

Pour synthétiser ce qui précède, nous pouvons reprendre le schéma du déterminisme de la vie dans le sol esquissé dans une précédente publication (BACHELIER, 1971) (cf. Fig.3) :

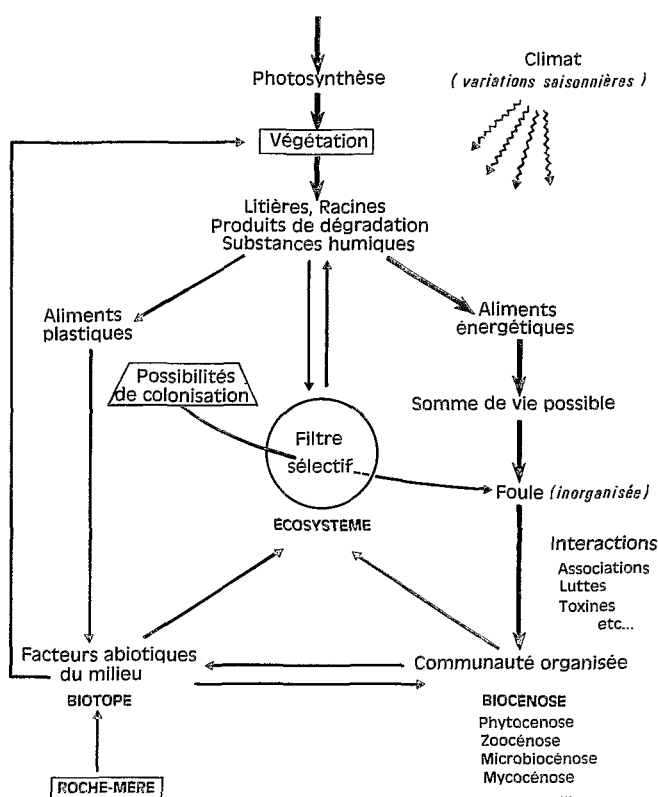


Fig. 3 — Schéma du déterminisme de la vie dans le sol.

facteurs du déterminisme de la vie dans le sol, et plus particulièrement du déterminisme des zoocénoses (ou biocénoses animales).

Celles-ci sont constituées de populations aux effectifs plus ou moins abondants et qui, réunies, constituent une biomasse vivante plus ou moins forte. Mais, ces biocénoses animales peuvent être aussi

Ce schéma essentiellement didactique, partant de la photosynthèse et de l'apport végétal et énergétique au sol, nous conduit aux communautés organisées ou biocénoses.

Nous y retrouvons premièrement le rôle fondamental de l'apport énergétique qui commande la somme de vie possible, deuxièmement l'importance des divers facteurs abiotiques du milieu qui, non seulement, participent à la sélection des organismes susceptibles de coloniser le milieu, mais dont la propre évolution dans le temps se reflète au fur et à mesure sur la végétation, et enfin troisièmement les interactions entre organismes qui organisent le peuplement.

Ce peuplement organisé (ou Biocénose) dépend du milieu (ou Biotope), mais, inversement, il a une action sur ce dernier ; action dont l'étude demeure le but essentiel de ce livre.

Biotope et Biocénose définissent l'Écosystème pédologique qui évolue dans le temps, du stade de la roche-mère à celui du climax, et dont chaque élément demeure constamment sous l'influence du climat ou du microclimat et de ses variations saisonnières.

Nous traiterons plus en détail de l'écosystème pédologique et de son évolution vers le climax au chapitre suivant, nous limitant dans celui-ci aux généralités et aux divers

plus ou moins «diversifiées», et la diversité des peuplements s'avère une notion écologique fondamentale dont les conséquences sont de première importance, bien qu'encore controversées.

Diversité et stabilité

C'est en 1920 que THIENEMANN a établi ce qu'on a appelé depuis les deux premières lois biocénologiques fondamentales.

- Première loi : «*Plus les conditions de vie sont variables dans un milieu biologique, plus grand est le nombre d'espèces de la communauté vivante qui le caractérise*».
- Deuxième loi (qui est en partie la réciproque de la première) : «*Plus les conditions de vie d'un biotope s'écartent de la normale et des conditions optimales de la plupart des animaux, plus la biocénose devient pauvre en espèces, plus elle devient caractéristique et plus la densité des espèces présentes s'élève*».

Nous avons effectivement considéré dans le schéma du déterminisme de la vie dans un sol que plus ou moins d'espèces peuvent peupler le milieu naturel en fonction de la sévérité du filtre que constitue l'ensemble des facteurs écologiques.

Plus intéressante est l'idée nouvelle, qui apparaît à la fin de la seconde loi de THIENEMANN, à savoir que dans les milieux naturels à faible valence écologique (1), la pauvreté en espèces s'accompagne de l'abondance de celles-ci.

En effet, si les espèces constituant les chaînes alimentaires au travers desquelles se dégrade l'apport énergétique sont nombreuses, chaque espèce disposera en moyenne d'un apport énergétique limité et les espèces seront donc représentées par peu d'individus. Inversement, si les espèces sont peu nombreuses, chacune bénéficiera d'un apport énergétique plus important et tendra donc à être représentée par de nombreux individus. La pression interspécifique sera forte dans le premier cas et faible dans le second.

Une faible diversité s'accompagne de populations abondantes, une forte diversité s'accompagne de populations peu nombreuses, comme nous le montre avec la Figure 4 un schéma du déterminisme de la diversité.

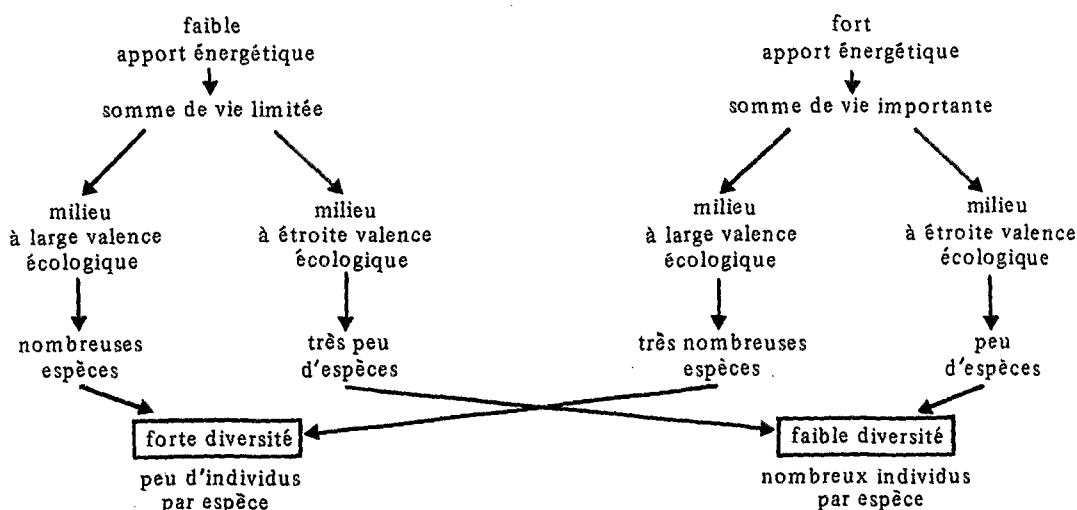


Fig. 4 – Schéma du déterminisme de la diversité.

(1) *valence écologique* : amplitude des conditions du milieu dans lesquelles un organisme ou une fonction biologique peuvent exister.

MALDAGUE (1961a) a ainsi trouvé au Zaïre une microfaune plus abondante, mais moins diversifiée, dans les sols de cultures améliorantes à graminées et légumineuses que dans les sols de forêt.

KARG (1967) a trouvé que le retrait de la litière dans un sol de forêt rapprochait la faune de ce sol de celle de sols cultivés renfermant deux à quatre fois moins d'espèces ; certaines des espèces du sol de forêt devenaient par contre beaucoup plus abondantes, tel *Rhodacarus roseus* (Acarien Mesostigmaté).

CLARKE (1954) - cité par DAJOZ (1970) - a observé que la diversité des peuplements s'accroît des régions arctiques aux régions tropicales, qu'il s'agisse des Coléoptères, des Gastéropodes terrestres, des Reptiles, des Amphibiens, des Phanérogames, des Mousses ou des Fougères. La forêt tropicale est ainsi infiniment plus riche en espèces végétales ou animales que la forêt tempérée. Pour un groupement faunique donné, le nombre d'individus peut être le même, mais la diversité y est plus grande. Les écosystèmes forestiers tropicaux sont plus complexes ; les sols y sont, par exemple, généralement plus profonds.

La diversité augmente aussi avec l'altitude, et s'avère, à latitude égale, plus pauvre dans les îles.

FRANZ, en 1953, a proposé une troisième loi biocénotique : «*Plus les conditions du milieu d'une station ont évolué avec continuité et plus les conditions de l'environnement se sont développées harmonieusement, plus la communauté sera riche en espèces, plus elle sera équilibrée et stable*».

Deux nouvelles idées sont apportées là, à savoir :

- premièrement, que l'évolution normale d'un sol vers son climax s'accompagne d'une plus grande variabilité des conditions de vie et donc, d'après la loi de THIENEMANN, d'une plus grande diversité de son peuplement.
- deuxièmement, que la diversité du peuplement lui assure une plus grande stabilité.

En effet, la diversité permet une complexité plus grande dans les interrelations, une spécialisation accrue dans les chaînes alimentaires, et donc un «tamponnage» biologique du milieu plus affirmé.

L'équilibre d'un milieu est d'autant plus fragile que ce milieu est plus sélectif, car la disparition d'une espèce entraîne alors la disparition d'un grand nombre d'individus. Inversement, plus un milieu est complexe, plus peut en être varié son peuplement, plus stable son équilibre, et donc plus grande sa possibilité de résister aux perturbations nocives de sa biocénose.

Il a été ainsi montré que la disparition des prédateurs omnivores, liée à une simplification des chaînes alimentaires, s'avérerait nuisible au bon équilibre biologique, les prédateurs omnivores contribuant à maintenir l'équilibre entre les divers consommateurs d'ordre inférieur dont ils se nourrissent. Rappelons les exemples, que nous avons vus, de la grenouille des champs étudié par ZIMKA (1966) et de la fourmi *Formica polyctena* étudié par TOROSSIAN et PEPONNET (1968).

Reprenant les conceptions d'ODUM (1959, 1960), et de MARGALEF (1969), MALDAGUE en 1970 a proposé une quatrième loi biocénotique ainsi énoncée : «*Plus un milieu est biologiquement actif, plus la circulation de la matière et la dissipation de l'énergie y sont grandes et plus la fertilité y est élevée*».

Pour conserver le concept de diversité développé dans les trois précédentes lois, nous préférons personnellement une loi ainsi formulée : «*Plus un milieu a un peuplement diversifié, meilleur est son rendement dans l'exploitation de l'apport énergétique, meilleur est l'ensemble de son turnover, et plus grande est sa fertilité*».

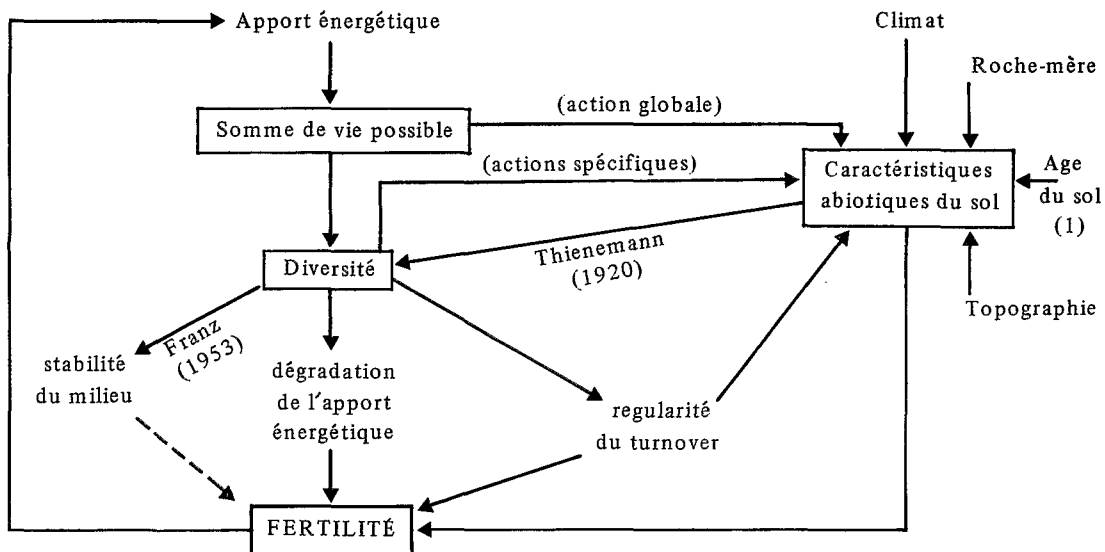
La diversité, liée à la multiplication des niches écologiques, crée la spécialisation fonctionnelle des espèces et permet un meilleur rendement dans la dégradation énergétique, celle-ci s'effectuant alors sans engorgement au long des chaînes trophiques.

De plus, les peuplements très diversifiés subissent une forte «pression interspécifique» et tendent donc à avoir des populations plus jeunes et à manifester un métabolisme plus actif que les peuplements peu diversifiés.

Le rapport $Q = \text{productivité primaire} / \text{biomasse totale}$ est d'autant plus faible que l'écosystème est plus complexe et possède une biocénose plus diversifiée. C'est-à-dire, qu'à productivité primaire égale, la biomasse sera plus élevée dans les écosystèmes complexes, car dans ceux-ci l'utilisation de la productivité primaire s'effectuera avec un meilleur rendement, les espèces étant plus nombreuses et donc plus diversifiées dans leurs fonctions.

Il est de même facile à concevoir que plus la vie est abondante et diversifiée, plus facilement s'effectuent au sein des sols les cycles naturels des divers éléments minéraux, et plus la fertilité de ceux-ci s'en trouve améliorée. Certes, les conditions physico-chimiques des sols peuvent être facteur limitant de la fertilité, mais d'après la loi de THIENEMANN, elles le sont aussi de la diversité.

Le schéma suivant (cf. Fig. 5) résume ce bref exposé sur la diversité et nous aide à mieux comprendre l'action de l'homme sur la fertilité des sols dans le cadre d'une agriculture biologique.



(1) cf. dans le chapitre II, le schéma de l'évolution du sol vers son climax.

Fig. 5 — Abondance et diversité de la vie dans le sol.

Chapitre 2

LA FAUNE DU SOL ET LA PÉDOGENÈSE

ACTION DE LA FAUNE DANS LA DÉGRADATION ET L'HUMIFICATION DES LITIÈRES

- Action sur la vitesse de disparition des litières
- Action sur la fragmentation des litières
- Action sur l'humification des matériaux végétaux
- Principaux types d'horizons humifères et leur faune

ACTION DE LA FAUNE SUR LES DIVERSES CARACTÉRISTIQUES DU SOL

- Action sur les caractéristiques physiques du sol
- Action sur les caractéristiques chimiques du sol
- Action sur les caractéristiques biologiques du sol

L'ÉQUILIBRE BIODYNAMIQUE DES SOLS

- Définition de l'équilibre pédologique
- Évolution du sol vers son climax
- Expression du dynamisme des biocénoses
- Exemple d'équilibres pédologiques voisins mais distincts
- Dynamisme des sols tempérés et des sols tropicaux

CONSIDÉRATIONS PÉDOÉCOLOGIQUES ET PRATIQUES AGRICOLES

LA FAUNE DU SOL ET LA PÉDOGENÈSE

La faune a un rôle plus ou moins important dans la genèse et la dynamique des sols.

Dans les sols hydromorphes, ce rôle est pratiquement nul mais, à l'opposé, il est des sols où la faune par certains de ses représentants s'avère le facteur principal de leur genèse et de leur dynamique ; sols que l'on pourrait alors dénommer «sols fauniques», exactement comme les sols salins sont des «sols chimiques» et les sols hydromorphes des «sols physiques». Certains sols à vers tropicaux et la plupart des sols à termites des savanes africaines sont de tels sols fauniques.

Entre ces deux extrêmes (sols abiotiques et sols fauniques) se trouvent tous les sols où la faune a une action normale. Cette action de la faune sur la genèse et la dynamique des sols sera examinée en détail pour chacun des différents groupes fauniques, mais il n'est pas inutile d'en esquisser d'abord une vue d'ensemble et d'en dégager les principes généraux.

ACTION DE LA FAUNE DANS LA DÉGRADATION ET L'HUMIFICATION DES LITIÈRES

Action sur la vitesse de disparition des litières

Cette action est très variable selon les milieux.

Dans les tourbes en formation, la faune est pratiquement inexistante. DICKINSON et MAGGS (1974) ont ainsi observé que la dégradation des sphaignes était principalement effectuée par des champignons, la faune n'y ayant pratiquement pas d'action. MOLODOVA (1976) a aussi constaté la pauvreté en invertébrés dans les sols d'humus brut et de nature tourbeuse situés en altitude dans l'île de Sakhalin. Par contre, KOZLOVSKAYA, FADEEVA et ZAGURAL'SHAYA (1964) ont montré l'importance des invertébrés dans la dégradation des tourbes ; les vers de terre notamment contribuent fortement à la libération de l'azote, du phosphore et du potassium, tout en favorisant le développement microbien du milieu.

La décomposition des litières en milieu sec est surtout l'œuvre des insectes (principalement des Coléoptères) et des bactéries. Elle fournit essentiellement des produits volatils et contribue peu à la formation des sols.

Les phénomènes de putréfaction conduisent aussi à des corps volatils (méthane, hydrogène sulfuré, ammoniac) et laissent s'écouler dans les sols des substances généralement toxiques. Les espèces animales typiquement nécrophages sont relativement rares (TISCHLER, 1976).

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 facilement ingérée par eux. Dans la forêt tempérée, pour un apport annuel de 200 à 400 g de litière au mètre carré, on estime que les vers en ingèrent 250 g en 3 mois, les Acariens 30 à 40 g et les Collembolles 50 à 60 g. Non seulement toute la litière végétale peut être ingérée par les animaux du sol, mais elle passe en grande partie par plusieurs tubes digestifs avant d'être livrée à la microflore et complètement dégradée.

KURCHEVA (1960), en utilisant le naphthalène pour chasser les animaux et réduire l'activité biologique aux seules bactéries et champignons, a montré que, sans la faune du sol, les litières disparaissent environ 5 fois plus lentement et donnent beaucoup moins de composés humiques. Ce même auteur (KURCHEVA, 1971), toujours avec la technique au naphthalène, a observé que dans les steppes russes les invertébrés accélèrent en moyenne de 2 à 3,5 fois la décomposition des herbes, et même de 6 à 9 fois en été et en automne ; pendant ces mêmes saisons, la décomposition des feuilles de chêne, connues comme très résistantes, n'était accrue que de 2,5 à 4 fois. Le rôle des invertébrés du sol apparaît particulièrement important dans la destruction des restes de céréales.

WILLIAMS et WIEGERT (1971) ont montré que le naphthalène pouvait réduire de 90 % les Microarthropodes de la litière et réduire de 13 % la disparition de celle-ci, mais cette substance chimique peut aussi entraîner la mort des plantes vertes en un à deux mois et surtout accroître le dégagement de CO_2 du sol, par suite vraisemblablement d'un accroissement de la microflore, et notamment des bactéries utilisant le naphthalène.

Inversement, en apportant au sol divers animaux (Lombricides, Enchytréides, Diplopodes et Isopodes), KURCHEVA (1967) a mis en évidence une augmentation de la destruction de la litière de 7 % par rapport à la parcelle témoin ; l'humification de la litière a influé fortement dans cette expérience, non seulement sur l'activité des animaux mais aussi sur leur multiplication.

En enfermant des litières dans des sacs ou des filets en nylon de maille plus ou moins grande, et en enterrant ces sacs ou en les disposant à la surface des sols, de très nombreux auteurs ont aussi mis en évidence l'action de la macrofaune, et plus particulièrement des vers de terre. Ceux-ci peuvent en effet pénétrer dans les filets à large maille d'environ 7 mm, mais non dans les filets à petite maille d'environ 0,5 mm. Après 10 mois, la décomposition de litières de chêne ou de hêtre a été ainsi trouvée par EDWARDS et HEATH (1963) deux fois plus importante dans les filets à grande maille que dans les filets à petite maille.

La décomposition de la cellulose se trouve favorisée par le développement de la mésofaune (DUNGER, 1968a), celle des éléments ligneux par de nombreux insectes xylophages. En forêt, selon l'essence en cause, ces insectes assurent la décomposition de plus ou moins 25 % du bois mort (25 % pour le hêtre). Des troncs de pin et de chêne, protégés expérimentalement, ont été observés se décomposer beaucoup plus lentement (DAJOZ, 1974).

ZLOTIN (1971) a montré que la présence d'excréments d'Invertébrés phytophages stimulait fortement les processus de minéralisation des diverses substances organiques, ce qui fait que l'action directe des Invertébrés sur la destruction des débris végétaux est peut-être un peu surestimée.

La profondeur de l'horizon humifère des sols correspond généralement à la profondeur de l'horizon où l'on trouve les Invertébrés. Les limites de la répartition verticale dans le sol des racines, des Invertébrés et des matières humiques se déterminent réciproquement (GHILAROV, 1963).

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

Action sur la fragmentation des litières

Considérons le morcellement hypothétique d'un morceau de feuille de 1 cm² de surface et 1 mm d'épaisseur ; morceau que nous supposons de nature homogène pour les besoins du raisonnement.

Supposons d'abord que ce morceau de feuille soit ingéré par des représentants de la macrofaune (Lombricides, Enchytréides, Myriapodes) et réduit par eux à l'état de petits cubes de 1 mm de côté. En considérant que ces animaux utilisent 20 % de la feuille ingérée, nous obtiendrons 80 petits cubes d'1 mm de côté, et la surface initiale de notre morceau de feuille ne sera multipliée que par 2.

Supposons maintenant que ces 80 petits cubes de 1 mm de côté soient repris par les Microarthropodes de la mésofaune et morcelés en petits cubes de 20 microns de côté. En considérant que les Microarthropodes utilisent 50 % de ce qu'ils ingèrent (valeur élevée tenant compte de 2 à 3 réingestions, ainsi que de la dégradation bactérienne), nous obtiendrons 5 millions de petits cubes de 20 microns de côté, mais la surface initiale du morceau de feuille ne sera multipliée que par 50.

Supposons enfin que tous ces petits cubes de 20 microns de côté soient repris par des Nématodes (microfaune) et morcelés cette fois en petits cubes de 5 microns de côté. Avec encore ici, une utilisation de 50 % des aliments ingérés, nous aurons 160 millions de petits cubes de 5 microns de côté, mais la surface initiale de notre morceau de feuille ne sera multipliée que par 100. Si l'on considère le cas où les Nématodes s'attaquent directement aux cubes de 1 mm de côté, et qu'on fasse abstraction de la mésofaune et de ses 50 % d'utilisation, on arrive alors à 320 millions de petits cubes de 5 microns de côté et à une multiplication de la surface initiale par 200.

Tout ceci n'est que théorique et il est bien évident que les débris végétaux que l'on retrouve dans les excréments des animaux ne sont pas cubiques, ni de constitution homogène, mais il n'en reste pas moins qu'au cours de la réduction mécanique des débris végétaux par la faune, la multiplication des surfaces peut être, en première approximation, de l'ordre de 50 à 200.

VAN DER DRIFT (1965) 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 de mouche (*Enoicyla pusilla* Burm.) que l'attaque microbienne des boulettes fécales, mesurée par le dégagement de CO₂, était égale à 7 fois celle des feuilles entières, mais peu supérieure à ces mêmes feuilles broyées mécaniquement, ce qui souligne bien l'importance de la multiplication des surfaces et de la libération des contenus cellulaires.

Dans cette réduction mécanique des débris végétaux, il est intéressant de noter le rôle important joué par les Microarthropodes et les Nématodes, groupes fauniques toujours très bien représentés dans les végétaux en décomposition.

En même temps que la faune fragmente les débris végétaux, elle les modifie chimiquement et apporte de nouveaux enzymes. Cette fragmentation et cette modification chimique des débris végétaux s'accompagnent d'un développement de la microflore qui trouve au sein des excréments de la faune un milieu particulièrement favorable. On a dispersion de certaines espèces et élimination d'autres.

Action sur l'humification des matériaux végétaux

De nombreux auteurs ont suggéré que cette fragmentation des matériaux végétaux, en multipliant les surfaces offertes aux microorganismes et en favorisant l'activité biologique globale des sols, devait aussi favoriser les processus d'humification. Cette hypothèse ne se vérifie pas toujours.

Rappelons brièvement en quoi consiste l'humification, renvoyant pour plus de détails au livre de PREVOT (1970).

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 (adsorption des argiles).

A 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. MANGENOT, JACQUIN et METCHE (1965) ont montré que les exsudats foliaires pouvaient aussi être source de substances humiques.

D'après les différents travaux sur la chimie de l'humus, l'humification correspond à la fixation en chaînes latérales de protéines et d'acides aminés sur des noyaux quinoniques, dérivant des composés aromatiques sous l'influence des oxydases végétales et animales ; une incorporation secondaire de ces mêmes composés azotés est possible dans les hétéropolycondensats humiques. Fixation et incorporation des composés azotés peuvent s'effectuer à la fois par des processus physico-chimiques et des processus biologiques plus ou moins directs (BACHELIER, 1975). 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 sesquioxides 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 énergétiquement floculables par le calcium (ALEXANDROVA, 1960 ; KONONOVA, 1961, 1966).

Une grande partie des acides humiques du sol dérive aussi de la lignine (HURST et BURGESS, 1967). La lignine, à l'air et en milieu humide, est dégradée par les champignons, les actinomycètes et plusieurs groupes de bactéries. Ses molécules très complexes se fragmentent en éléments plus simples qui donnent, après oxydations et déméthylations successives, des noyaux aromatiques à fonctions acides, puis à fonctions phénoliques et quinoniques. Ces noyaux aromatiques subissent alors des condensations secondaires, fixent des composés azotés (dont les acides aminés) et donnent des acides humiques ou des complexes humo-ligneux : les acides humiques ainsi formés peuvent en effet inclure des fragments de lignine plus ou moins clivée, déméthylée et oxydée. MANSKAYA et KODINA (1968) ont fait ressortir le rôle des structures aromatiques de la lignine dans la formation des acides humiques. FLAIG et HAIDER (1968) ont montré l'importance des phénols issus de la lignine dans la structure des acides humiques.

L'évolution des divers acides humiques vers l'humine se traduit par une libération d'azote et une accumulation relative de carbone ; ce processus rappelle à plus petite échelle la charbonisation des débris végétaux et rend les substances humiques plus difficilement dégradables.

Exception faite pour les tourbières, et compte tenu des accumulations ou entraînements possibles, les matières humiques dans les sols sont annuellement détruites en quantités approximativement égales à celles qui sont 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 synthèse et leur dégradation, 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 de la végétation, mais aussi du climat, de la nature des sols, de la microflore et de la faune.

Ainsi, un climat chaud et humide constant favorise les processus de déshumification. Inversement, EL HALFAWI, VAN CLEEMPUT et VAN DEN HENDE (1969) ont observé que des conditions alternées d'humidité et de sécheresse favorisaient dans une litière de raygrass la minéralisation de l'azote, la diminution du rapport C/N et la formation des acides humiques. Une richesse en bases et un pH proche de la neutralité ou même très légèrement basique, influent aussi favorablement sur les processus d'humification. La microflore des sols ferrallitiques favorise par contre les acides fulviques aux dépens des acides humiques (BACHELIER, 1963).

Les feuilles brunes qui, dans les régions tempérées, tombent en automne sont déjà très humifiées et ont même le plus souvent déjà été partiellement lessivées par les eaux de pluie ; ce lessivage se poursuit au sol jusqu'à complète disparition de la litière. La faune du sol, en réduisant mécaniquement celle-ci, tant en automne que surtout au printemps, aide à la libération des substances humiques et les animaux qui, comme les vers de terre, mélangent la terre à leurs aliments, favorisent l'adsorption (et donc la protection) des composés humiques par les argiles. Pendant tout ce laps de temps, et avec l'aide d'une microflore tant bactérienne que fongique, l'évolution des substances végétales, et notamment de leurs composés humiques, se poursuit à la fois au sol et dans les excréments des animaux.

La faune, par ses excréments et ses cadavres, détermine localement des pH basiques et accroît fortement l'activité biologique du milieu, ce qui peut, selon la microflore et l'évolution naturelle des équilibres pédologiques, aussi bien favoriser les processus d'humification que les processus de déshumification (BACHELIER, 1972).

Un même animal peut, en activant simplement les processus biochimiques naturels, favoriser l'humification d'un matériel végétal en voie d'humification ou, au contraire, activer la déshumification d'un autre matériel végétal. Mais, inversement, pour un même matériel végétal de départ, deux animaux différents peuvent, a priori, avoir une action opposée sur l'humification de ce matériel, si les modifications que l'un d'eux apporte au milieu suffisent à y créer des conditions favorables à un changement de l'équilibre humification-déshumification : des larves de Diptères favorisent ainsi la déshumification des matériaux végétaux qu'elles réduisent en bouillie, si leurs excréments ne se trouvent pas bien incorporés au sol et que s'y crée un milieu anaérobie. L'action déshumifiante des termites est aussi bien connue. Par contre, les vers de terre (tout au moins dans les régions tempérées) ont la réputation de stimuler les processus d'humification. En fait, l'expérience nous a montré, là encore, que ces animaux pouvaient fort bien favoriser l'humification d'une sciure ou, au contraire, en accélérer la déshumification, selon la nature même de la sciure et les conditions de son évolution. Le résultat de l'action des vers de terre tend, cependant, comme nous le verrons en étudiant ce groupe faunique, à créer des conditions généralement favorables aux processus d'humification.

En isolant dans leurs excréments les éléments ligneux, et en les livrant à une microflore, essentiellement fongique, dans un milieu humide et basique, les animaux favorisent les synthèses humiques d'origine ligneuse.

En apportant par ses cadavres divers composés protéiniques et des acides aminés, la faune est susceptible de favoriser fortement les synthèses humiques au sein des éléments végétaux en décomposition, surtout s'il y a effet de brassage par les vers de terre.

Divers travaux nous ont montré (BACHELIER, 1973a) que l'action humifiante des animaux morts dépend des composés protéiniques qu'ils renferment, et notamment des acides aminés aliphatiques ou aromatiques qu'ils sont susceptibles de fournir aux matériaux végétaux en décomposition. Selon la nature chimique des matériaux végétaux, les composés protéiniques les plus favorables à l'humification changent, et donc la nature des cadavres animaux susceptibles d'agir le plus efficacement sur cette humification. L'évolution subie par les cadavres est aussi importante pour les nombreux composés thermolabiles et xérolabiles actifs qu'ils renferment.

Nous avons ainsi constaté expérimentalement que diverses poudres d'animaux lyophilisés favorisaient l'humification d'une sciure de résineux en fonction essentiellement de leur teneur en tyrosine, alors que la cystine avait au contraire une action nettement négative. Une poudre d'Isopodes a de même favorisé l'humification de la sciure de résineux, alors qu'elle a accéléré la déshumification de coques d'arachides.

L'estimation théorique des apports protéiniques par les cadavres d'animaux montre que ceux-ci doivent pouvoir influencer jusqu'à la moitié des synthèses humiques dans les sols où un brassage biologique efficace a lieu entre la terre et les débris végétaux.

Ainsi, mis à part quelques animaux bien précis dont nous verrons l'action plus en détail, 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 d'agir sur l'humification des sols en agissant directement et uniquement sur la faune, étant donné le déterminisme même de cette faune. Seuls, des apports chimiques, des modifications dans la nature des apports végétaux et des modifications du microclimat peuvent éventuellement déplacer dans le sol l'équilibre de la fonction humifiante ; les modifications artificielles (et souvent expérimentales) de la faune ne peuvent généralement être tentées que compte tenu de ces premières modifications du milieu.

Cependant, les introductions d'animaux peuvent réussir si, franchissant une barrière géographique, l'animal retrouve un équilibre pédologique proche de son équilibre d'origine. Tel est, par exemple, le cas que nous aurons l'occasion d'analyser, de l'introduction des vers de terre européens dans les sols de Nouvelle-Zélande. Certains animaux chassés de leur milieu naturel peuvent aussi y revenir ultérieurement, tel, en Europe, le retour plus ou moins lent et parfois encore inachevé de nombreux animaux après le retrait des glaciers.

Principaux types d'horizons humifères et leur faune

Le **mull** ou «humus doux», est ainsi dénommé car il s'avère doux au toucher, les éléments grossiers, dont le quartz, y étant enrobés par la fraction fine argilo-limoneuse et organique.

Le mull recouvre des sols de pH 5 à pH 8 sous forêts de feuillus ou sous prairies. Les substances humiques s'y trouvent fortement liées aux substances argileuses et il n'y a pas d'horizon Ao (horizon organique incomplètement décomposé et à structure encore organisée). Dans les litières en décomposition, le parenchyme des feuilles tend à être attaqué en premier. Le calcium échangeable et les nitrates y sont plus abondants que dans les sols acides. La bonne mouillabilité du mull lui assure une facile pénétration de l'eau et une humidification satisfaisante. La biomasse de la faune y est généralement élevée ; sous climat tempéré, les Lombricides, les Enchytréides et les Nématodes y sont abondants. Les bactéries y dominent par rapport aux champignons.

Le **mull-like-moder** est constitué par des agrégats dissociables de constituants organiques liés à des particules minérales. KUBIENA (1953) le considère comme résultant de l'action combinée des larves d'insectes, des petits vers et surtout des Diplopodes.

Le **moder** recouvre des sols de pH 4 à pH 5 sous forêts de feuillus dégradées ou sous forêts de résineux. Il forme un horizon Ao épais seulement de 2 à 5 cm et s'avère constitué par des résidus de plantes et de très nombreuses déjections de Microarthropodes (Collembolés et Acariens). Dans le moder acide, peut se manifester un lessivage de ces déjections avec départ de substances humiques et formation d'horizons d'accumulation sous-jacents.

Le **mor** ou «humus brut» est ainsi dénommé car il s'avère dur et grattant au toucher, les quartz y étant à nu.

Le mor recouvre des sols acides de pH 3,5 à pH 4,5 sous forêts de résineux, terres de bruyère ou landes atlantiques. Il résulte de la décomposition très lente des débris végétaux donnant un épais horizon Ao très noir et fibreux. Dans les litières en décomposition, les vaisseaux ligneux, à l'inverse de ce qui se passe dans le mull, sont rapidement attaqués (essentiellement par les Acariens Phthiracaridae), et les protéines précipitent en protégeant les tissus végétaux de l'attaque des animaux et des bactéries. Le calcium échangeable y est faible et les nitrates rares. On y trouve toujours des taux assez élevés d'acide citrique. Une mouillabilité difficile du mor y détermine de rapides changements d'humidité. La biomasse de la faune y reste généralement très faible. Les Collembolés et les Acariens y sont nombreux. Les champignons, spécialement les Myxomycètes, dominent la microflore et expliquent les teneurs élevées du mor en acides organiques.

Ces différents types d'horizons humifères traduisent des équilibres pédologiques différents, comme nous le verrons plus loin avec les travaux de MALDAGUE. Toutes les formes intermédiaires d'horizons humifères peuvent se rencontrer et, en fonction des sols, les dominantes fauniques de ces horizons peuvent changer. Dans les sols sableux et pauvres en bases, les Diplopodes contribuent ainsi à la formation de moder,

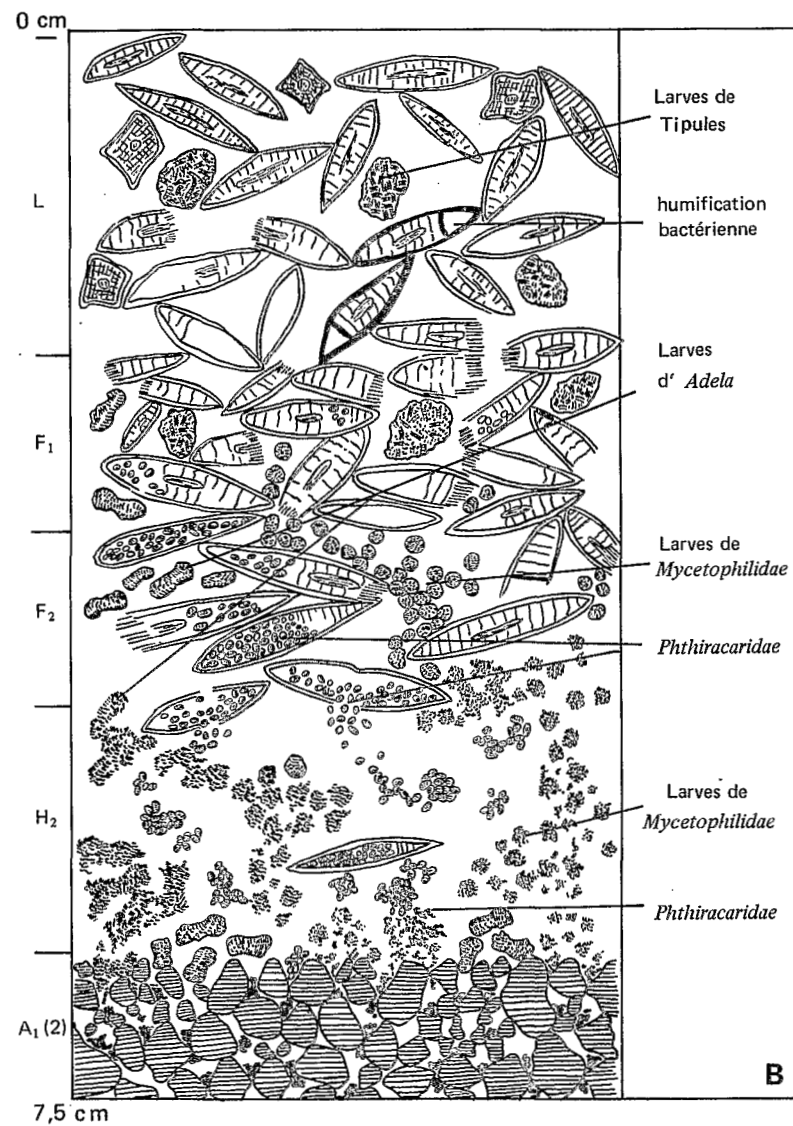
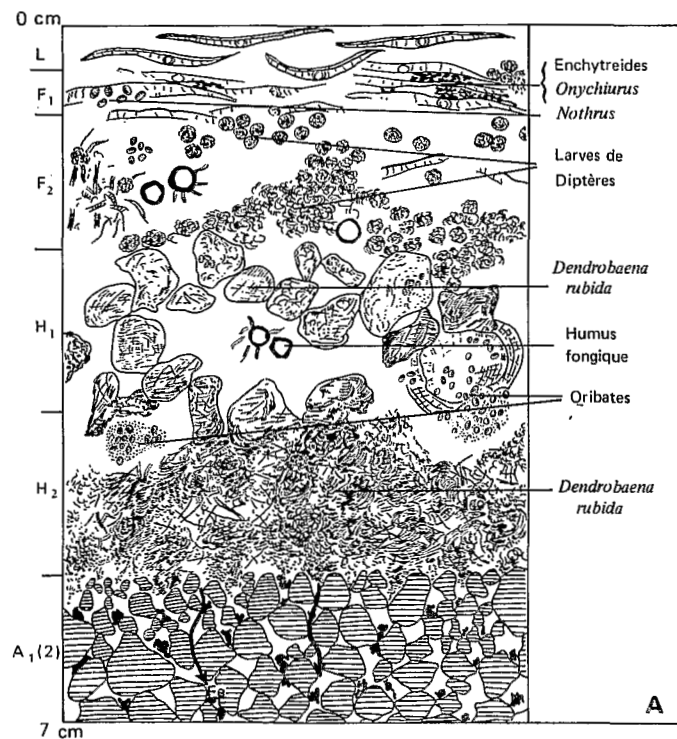


Fig. 6 et 7 – Micromorphologie d'horizons humifères de type moder sous chêne rouge (A) et sous pin Douglas (B) (d'après BAL, 1970).

alors que, dans les sols argileux et riches en bases, ils contribuent à la formation de mull. Dans les rendzines peu argileuses où les larves de Diptères convertissent une partie de l'année les débris végétaux en humus coprogène, les vers contribuent à déterminer une structure de moder au lieu d'une structure grumeleuse de mull (SZABO, MARTON et VARGA, 1962).

BAL (1970) a étudié par la technique des lames minces le rôle de la faune du sol dans la genèse de deux profils pédologiques à humus moder : un sol sous chêne rouge (*Quercus borealis*) et un sol sous pin Douglas (*Pseudotsuga menziensis*). Ses interprétations de lames minces illustrent bien le rôle de la faune dans la dégradation des litières végétales (cf. Fig. 6 et 7).

Dans le profil sous chêne rouge :

La litière (L) n'est attaquée par la faune qu'après qu'elle ait déjà subi une attaque microbienne et qu'elle ait été lessivée par les pluies.

Dans l'horizon F1 (couche de fragmentation et de fermentation), s'observent des excréments de larves de Diptères (*Mycetophilidae*), d'Oribates (*Nothrus silvestris*), d'Enchytréides et de Collembolles (*Onychiurus* se nourrissant principalement de pollen et d'algues). Ces excréments déposés sur les feuilles peuvent subir un entraînement par les eaux.

Dans l'horizon F2 plus évolué, l'attaque microbienne est plus prononcée, les larves de Diptères dévorent le parenchyme des feuilles, des racines mortes et les mycéliums présents. De nombreux excréments sont lessivés par les eaux. Les excréments des Oribates sont très stables et peuvent même passer à travers le tube digestif des vers ; leur destruction s'effectue par voie microbienne avec explosion sous la pression des gaz.

Dans l'horizon H1 (couche humifiée non structurée), s'observe le travail des vers (*Dendrobaena rubida*) qui ressoudent l'ensemble des matériaux en gros rejets. Les restes de racines sont colonisés par des champignons avec production de substances humiques noires. Il y a fusion des petits excréments d'Oribates dans et hors des racines.

Dans l'horizon H2 domine toujours le travail des vers, mais se minéralisent de nombreux agrégats avec dépôt de fer et formation de revêtements (ou cutans) d'origine organique. Les particules de 2 à 50 microns sont facilement entraînées plus en profondeur (flèches noires sur le dessin).

Dans le profil sous pin Douglas :

L'horizon L est constitué par une accumulation d'aiguilles à rapport C/N voisin de 77, la dessiccation en est facile et les moisissures y sont limitées.

L'horizon F1 offre peu de changements.

Dans l'horizon F2 s'observent des excréments de larves d'*Adela* (Lépidoptère) et de *Mycetophilidae* (Diptères). Une aiguille minée est remplie d'excréments de Phthiracaridae (Acariens Oribates) ; le bris des aiguilles libère les excréments.

En absence de vers et d'Enchytréides, il n'y a pas d'horizon H1.

Dans l'horizon H2 s'observe un vieillissement des excréments ; ceux-ci subissent un ramollissement interne avec développement de mucus bactérien et formation d'acides humiques. Des agglomérations d'excréments ramollis sont très souvent visibles. Des particules fécales sont là encore illustrées plus en profondeur.

ACTION DE LA FAUNE SUR LES DIVERSES CARACTÉRISTIQUES DES SOLS

Action sur les caractéristiques physiques des sols

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

De nombreux vers creusent des galeries, effectuent des transports verticaux de sols et assurent un mélange intime des débris végétaux avec la partie minérale du sol. De nombreux termites effectuent aussi des remontées spectaculaires de sol.

Les galeries de vers, de certaines larves d'insectes, ou encore de petits vertébrés comme les taupes peuvent se remplir de terre humifère entraînée par les eaux et constituer 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.

Un animal ne peut vivre dans un milieu sans, du fait même de son métabolisme, participer à son déterminisme. 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, de par son influence sur la microflore, il contribue à définir 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 d'un sol peuvent être complètement modifiés par la vie animale. Un bon équilibre air-eau n'existe dans les sols que grâce à une activité biologique capable d'en maintenir efficacement les qualités physiques.

Nous prendrons comme exemple la **formation des agrégats**.

Nous savons que celle-ci au départ dépend de facteurs purement physico-chimiques tels la nature texturale du sol, la nature des argiles, la saturation du complexe colloïdal, et l'existence de fer libre ou parfois de silice amorphe dans 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 gommes et mucus bactériens : mucus des *Azotobacter*, des *Rhizobium*, des *Cytophaga* et des *Cellulomonas* notamment (MARTIN, 1971 ; SARMA et DAKSHINAMURTI, 1971). L'état d'agrégation du sol est déterminé par la synthèse et la dégradation continue des matériaux liants de la population bactérienne totale, plutôt que par l'activité de micro-organismes spécifiques. Cette balance entre synthèse et dégradation des matériaux liants est contrôlée par les conditions du milieu et les facteurs nutritionnels qui affectent l'activité microbienne (ASPIRAS, ALLEN, HARRIS et CHESTERS, 1971).

La résistance des agrégats est liée à la stabilisation de ces produits de la synthèse microbienne, et notamment à l'accroissement des liaisons entre polysaccharides et surfaces minérales, que favorisent les alternances d'humidification et de dessiccation (GUCKERT, CHONE et JACQUIN, 1975). HASSAN, MOAVAD, GUZEV, BAB'YEVA et ZVYAGINTSEV (1974) ont montré que l'adsorption des polysaccharides sur la kaolinite est d'ordre physique quand cette argile est saturée par des cations mono et divalents, et d'ordre chimique quand elle est saturée par des cations trivalents Fe^{+++} et Al^{+++} qui contribuent à la création de ponts. GUCKERT, VALLA et JACQUIN (1975) ont montré que l'adsorption des polysaccharides sur la montmorillonite est cinq fois plus importante que celle des acides humiques et dépend là encore considérablement des cations saturant l'argile. L'adsorption est maxima sur la montmorillonite à Fe^{+++} .

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

D'autres facteurs biologiques interviennent encore dans la formation et la stabilisation des agrégats :

Il est bien connu que les racines, et plus particulièrement le dense chevelu des racines de graminées, favorisent la structuration des sols, non seulement par l'action mécanique et enrobante des racines et des radicelles, 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 gommes (ASPIRAS, ALLEN, CHESTERS et autres, 1971 ; ASPIRAS, ALLEN, HARRIS et CHESTERS, 1971a et b). Ils semblent plus particulièrement efficaces dans la stabilisation des sols sableux (BOND et HARRIS, 1964). 1 cm³ de mycélium représente environ 40 km de filaments ; si 10 cm³ de mycélium pèsent environ 1 gramme, dans un sol de forêt où les mycéliums représenteraient une biomasse de 50 g/m², on aurait 200 km de filaments au m² !

Les molécules des substances agrégatives sont principalement, comme les polysaccharides et les polyuronides, de type linéaire, et renferment de nombreux groupements hydroxyles OH susceptibles de s'unir à l'H des particules argileuses, d'où cette «protection» des substances glucidiques facilement minéralisables dans les sols argileux (BACHELIER, 1968a). Les substances humiques, colloïdes de structure moléculaire plus sphérique, s'avèrent moins agrégatives et ne sont plus actuellement considérées comme responsables premiers de la structure. Mais, pénétrant les agrégats comme une teinture et s'y condensant, elles en maintiennent et même en renforcent la stabilité structurale (sols sous anciennes prairies), surtout en présence de CaCO₃ libre à l'action floculante énergique (sols bruns calcaires, rendzines). MONNIER (1965), étudiant l'action des matières organiques 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.

La faune du sol, en favorisant l'activité biologique globale du sol, en favorise indirectement la structure, mais nombre de ses représentants peuvent aussi avoir une action plus directe sur cette structure, soit, comme le font les vers et les Enchytréides, en amalgamant intimement les débris végétaux en décomposition à la partie minérale du sol, soit, comme les autres animaux, en facilitant au cours des chaînes alimentaires la pénétration en profondeur des matières organiques.

Action sur les caractéristiques chimiques des sols

La faune influence les caractéristiques chimiques des sols par des voies très variées.

Concernant, par exemple, le cycle de l'azote, les animaux participent non seulement à la minéralisation de l'azote organique par leur digestion, mais ils constituent aussi par eux-mêmes une réserve d'azote souvent très importante et mobilisable à leur mort. Certaines augmentations saisonnières de l'azote des sols sont ainsi dues à une diminution brutale des animaux par suite de l'apparition de conditions hostiles à leur existence. La mortalité de saison sèche des vers de terre peut apporter aux cultures jusqu'à la moitié de leurs besoins en azote (SATCHELL, 1960) ou encore couvrir les besoins annuels d'une forêt en cet élément (SATCHELL, 1963).

Évidemment, en absence de vers de terre ou d'autres animaux, la même quantité de litière, à dégradation égale, libérera la même quantité d'azote, mais cet azote risque plus d'être lessivé ou livré à la dénitrification dans le cas d'une dégradation microbienne qu'au sein des rejets de vers où les éléments fins le retiennent et grâce auxquels il se trouve mieux réparti dans le profil. La présence d'une faune des sols abondante, et principalement la présence des vers de terre, limite fortement la «faim d'azote» des sols quand on y incorpore de la paille ou du fumier pauvre.

Les Protozoaires bactériophages, de leur côté, stimulent les diverses fonctions des bactéries dont ils se nourrissent, en maintenant leurs populations jeunes et actives ; ils facilitent ainsi l'ammonification des débris organiques et accroissent la fixation d'azote par les Azotobacter.

Par leurs remontées de matériaux profonds, les animaux peuvent aussi augmenter le potentiel chimique des sols, tel est un des résultats les plus probants du labeur de nombreux termites.

Mais, en «travaillant» le sol, les animaux peuvent encore faciliter l'assimilabilité des éléments chimiques, tel est, par exemple, le cas du molybdène rendu assimilable par les vers de terre européens introduits dans les sols de Nouvelle-Zélande ; nous en verrons les conséquences en analysant cet exemple dans le chapitre consacré aux vers annelés.

Action sur les caractéristiques biologiques des sols

La faune a aussi une influence marquée sur la biochimie des sols et ses diverses caractéristiques biologiques.

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 reprend souvent un fragment végétal rejeté par un autre pour en utiliser un composant que le premier n'a pas assimilé faute de la diastase appropriée. Cette reprise des excréments, qui donne naissance aux associations par coprophagie, contribue à accroître le potentiel enzymatique des sols.

Quantité d'animaux ne digèrent pas les celluloses, les hémicelluloses et les lignines, mais entre deux digestions partielles, les excréments sont colonisés par des champignons ou des bactéries attaquant ces constituants organiques.

De nombreux chercheurs se sont intéressés à la composition enzymatique des sols pour mieux en définir l'activité biologique.

En enrichissant le potentiel enzymatique des sols, la faune a une action catalytique sur leur activité biologique, mais cette action se manifeste encore de bien d'autres façons.

La faune contribue fortement à la dissémination des bactéries et des spores. 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 bactéries, des kystes de Protozoaires ou de Nématodes, et des spores de champignons qui ont résisté au passage dans leur tube digestif.

HUTCHINSON et KAMEL (1956), ayantensemencé des sols stérilisés avec des champignons déterminés, ont constaté, au bout d'un certain temps, une contamination bien plus grande des sols où avaient été introduits simultanément quelques vers de terre.

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

On peut encore rappeler 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 de charbon, issues des bêtes charbonneuses enterrées dans ces champs. De nos jours, les vers de terre peuvent concentrer certains pesticides organo-chlorés dans leurs tissus et nuire aux oiseaux, batraciens et insectivores qui les consomment. Leur rôle possible dans la dispersion, la concentration et l'assimilabilité favorisée des éléments radioactifs, tel le Co^{60} , a été aussi mis en évidence.

La faune entretient l'état juvénile des populations bactériennes et leur assure un métabolisme actif ; rappelons à ce sujet l'exemple des Protozoaires bactériophages favorisant l'activité des *Azotobacter*. Mais, la faune peut aussi casser les équilibres dus aux antibiotiques. Les vieilles colonies bactériennes et fongiques voient en effet leur activité se ralentir et leur efficacité dans les processus de dégradation fortement diminuer. Apparaissent des «bactériostases» et des «mycostases» dues à des substances antibiotiques.

Les animaux, en supprimant ces zones de faible activité métabolique, exercent une stimulation du métabolisme microbien, profitable à l'ensemble de la biocénose. Les animaux du sol déterminent dans leur milieu un flux d'énergie plusieurs fois supérieur à celui qui les traverse.

La faune des sols, en conclusion, favorise la production de foyers à haut degré nutritif, et stimule l'activité de la microflore, dont le rôle dans la dégradation énergétique est quantitativement plus important. La faune entretient l'écoulement du flux énergétique et en évite les engorgements.

Vie et fertilité vont de pair ; la vigueur des systèmes racinaires a, par exemple, souvent été observée aller de pair avec la diversité de la faune (WILCKE, 1963).

A côté de cet aspect global et quantitatif de l'action de la faune sur la biologie des sols, existe aussi l'aspect plus qualitatif de ses actions sélectives. Nous en verrons plusieurs exemples, notamment avec la microflore des rejets de vers et l'action des termites.

Mais, après avoir envisagé, dans le premier chapitre, l'action du milieu sur les organismes vivants dans le cadre du déterminisme des biocénoses puis, dans ce second chapitre, l'action des organismes vivants sur les diverses caractéristiques du milieu, il est utile de donner maintenant quelques précisions sur les écosystèmes, ou équilibres biodynamiques très particuliers, que sont les sols, avant d'en étudier la faune.

L'EQUILIBRE BIODYNAMIQUE DES SOLS (BACHELIER, 1971)

Définition de l'équilibre pédologique

Un sol est un équilibre dynamique très complexe. Par «équilibre dynamique», nous entendons un équilibre défini par de très nombreuses forces qui varient sans cesse en réagissant les unes sur les autres. Une «pieuvre» de voiture, dont les forces de traction sur les différents sandows peuvent varier, nous donne l'image enfantine d'un tel équilibre.

Dans les sols, ces forces sont représentées sur le plan biologique par les interactions entre organismes, et par les chaînes alimentaires qui dans la microflore assument souvent des fonctions importantes (chaîne des nitrificateurs, par exemple).

Toute modification de l'un des facteurs de l'équilibre perturbe les autres facteurs et des mécanismes de compensation tendent à s'instaurer, créant ainsi un pouvoir tampon.

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 la dynamique (BACHELIER, 1968a, 1968b) et, d'autre part, les études de terrain et de laboratoire permettent parfois d'en saisir les différents stades d'évolution : de la roche-mère au pédoclimax (BACHELIER, 1957, 1959).

Cinq facteurs fondamentaux président à la détermination des sols, à savoir : le climat, la roche-mère, la topographie et l'évolution du sol.

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, 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 conduirait 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 développent le cycle des matières organiques, l'humification des litières, le « tamponnage » chimique et biologique des sols et le passage à un équilibre dynamique, qui, sauf carences, fournit à chaque moment de la croissance des plantes les éléments appropriés. De plus, la plupart des plantes développent des mycorhizes susceptibles d'utiliser directement les matières humiques ; d'après KUHNELT (1961), seules les Crucifères et les Cypéracées n'auraient pas de mycorhizes.

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

L'évolution du sol, enfin, est facteur de sa propre évolution. C'est-à-dire que l'approfondissement du profil et la différenciation des horizons modifient les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques du sol, et celles-ci, en retour, agissent sur la détermination du profil. La création d'un horizon lessivé et d'un horizon d'accumulation, la formation d'un gley, le cuirassement d'un horizon sont autant de faits qui modifient le régime air-eau, la nature des peuplements et les caractéristiques physico-chimiques des sols.

On a autodétermination de l'écosystème pédologique avec possibilité de modifications auto-accélerantes.

Pour les sols très vieux, rentrent aussi dans les éléments de leur déterminisme les modifications climatiques anciennes (glaciations, périodes sèches ou humides) et les changements géologiques et géomorphologiques locaux : apports éoliens de loess ou de cendres volcaniques, colluvionnements, alluvionnements, processus d'érosion, tous phénomènes eux-mêmes souvent liés à des modifications climatiques.

Évolution du sol vers son climax

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

Le climax représente le terme d'équilibre final d'une évolution naturelle au cours de laquelle les facteurs déterminants se modifient eux-mêmes dans le cadre d'une série dynamique et en dehors d'une influence anarchique de l'homme.

On appelle « pédoclimax » le climax des écosystèmes pédologiques. Il nous paraît possible de concevoir une définition énergétique du pédoclimax.

En début d'évolution, la flore limitée du sol juvénile (mousses, lichens) ne fixe qu'une très faible fraction de l'énergie solaire incidente ; la productivité primaire de l'écosystème pédologique est donc limitée et la vie du sol, même si certaines espèces particulières peuvent y être abondantes, est dans l'ensemble restreinte. La respiration du sol, qui traduit son activité biologique, 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 croît et la vie se diversifie. La respiration du sol est 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 suffira d'un conduit de faible section, alors que pour l'écoulement d'un débit liquide plus important, il faudra, à pression égale, un conduit de section proportionnellement plus grande. Ce conduit de section proportionnelle au débit liquide représente l'ensemble des chaînes alimentaires 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 notre schéma les imaginer comme des fuites proportionnelles à l'importance des conduits (cf. Figure 8).

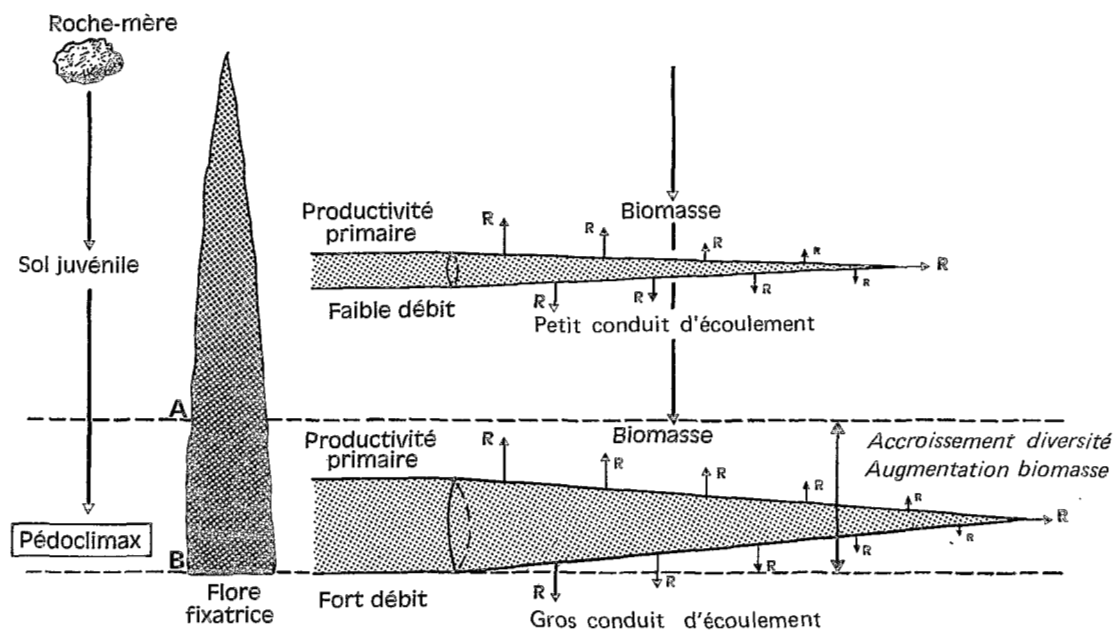


Fig. 8 - Schéma de l'évolution énergétique d'un sol.

Cette évolution énergétique du sol se poursuit jusqu'à ce qu'avec la fin de l'évolution de la flore (liée à celle du sol) cesse de croître la fixation énergétique et par suite s'arrête l'évolution de l'écosystème. Arrive en effet un moment où la végétation, que ce soit une forêt ou une prairie, ne peut offrir à l'énergie lumineuse une surface photosynthétisante plus grande.

A ce stade d'équilibre (ou pédoclimax), la productivité correspond alors au seul entretien de la biomasse qui, en principe, ne devrait plus varier, ses pertes égalant la productivité (cas des forêts primaires, des grandes steppes herbeuses et des prairies alpines).

L'augmentation totale de la biomasse du sol au cours de son évolution a été égale à la somme des augmentations des diverses biomasses, elle-même fonction du développement de la productivité primaire.

Si la biomasse que constitue la faune du sol dépend bien directement de la productivité primaire, elle dépend aussi à un degré moindre de la diversité des espèces qui la constituent, car à un accroissement de la diversité des espèces correspond une meilleure exploitation de la productivité et donc la possibilité d'un peuplement plus fort. La plus grande diversité des espèces animales entraîne une baisse du rapport $Q = \text{productivité primaire} / \text{biomasse totale}$.

Expression du dynamisme des biocénoses

MALDAGUE (1970) a très simplement exprimé le dynamisme des biocénoses dans les sols.

Tenant compte de l'apport énergétique annuel entrant dans l'écosystème pédologique sous forme de matière organique (E_i , Énergie introduite) et du temps nécessaire à la dégradation de cette matière organique (t), MALDAGUE calcule la part de cette énergie dissipée annuellement ; elle représente, à l'équilibre, la vitesse de flux :

$$V_f = \frac{E_i}{t} \text{ (Kcal/m}^2\text{)} \\ \text{t (années)}$$

En se basant sur les apports annuels de matière organique et la vitesse de disparition de disques de feuilles disposés sur le terrain, MALDAGUE a obtenu les valeurs suivantes pour les vitesses de flux V_f dans des sols sous érablières en zone tempérée froide et des sols sous forêt équatoriale à *Scorodophloeus zenkeri* :

Humus de type mor	56 Kcal/m ² /an
Humus de type moder	260
Humus de type mull	1 117
Sol sous forêt équatoriale	5 662

On peut aussi calculer le pourcentage d'énergie provenant de l'apport annuel qui est dégradé chaque année, expression qui traduit le rendement ou l'efficacité de la biocénose :

$$E_b = \frac{V_f}{E_i} \times 100 = \frac{100}{t} \text{ (Kcal/m}^2\text{)} \\ \text{t (années)}$$

Ce qui donne pour les sols étudiés par MALDAGUE :

Humus de type mor	4,4 %
Humus de type moder	25 %
Humus de type mull	100 %
Sol sous forêt équatoriale	100 %

MALDAGUE conclut : «Même si ces chiffres ne doivent pas être considérés d'une manière absolue, il n'en demeure pas moins que la vitesse de dissipation de l'énergie V_f est susceptible de donner une vue fort adéquate du dynamisme biologique des différents milieux».

Exemple d'équilibres pédologiques voisins mais distincts

Pour illustrer ces données écologiques un peu abstraites, nous reprendrons un exemple déjà choisi antérieurement (BACHELIER, 1971), en y adjoignant quelques résultats des travaux de MALDAGUE (1970) sur l'évolution des humus et le dynamisme des sols tempérés et équatoriaux.

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 ce dernier, 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 microorganismes qui, conjointement aux phénomènes de dissolution et d'hydrolyse, altèrent la roche en solubilisant certains de ses cations nutritifs, et qui 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 champignons (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 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 cellulósiques et ligneuses donnent une litière sèche composée de feuilles gaufrées à C/N de 33,2 ; litière essentiellement cellulósique 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) n'y sont pas récupérées les années suivantes, car la matière organique du mor devient avec le temps de plus en plus difficilement décomposable.

Étudiant au Canada les sols de trois érablières respectivement à humus mull, humus moder et humus mor, MALDAGUE (1970) a montré que ce ralentissement dans le temps de la vitesse de dégradation

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

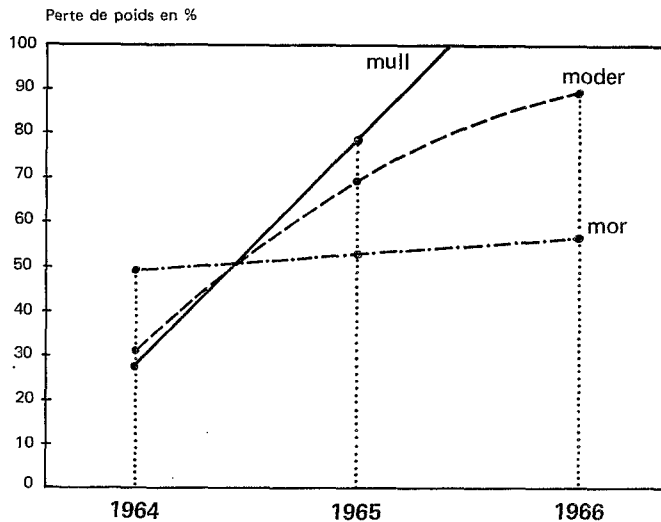


Fig. 9 – Dégradation de la matière organique, déterminée par la perte de poids de disques de feuilles, en 1964, 1965 et 1966, dans 3 érablières (humus mull, moder et mor) (MALDAGUE, 1970).

de la matière organique était bien plus important dans le mor que dans le moder, et à plus forte raison que dans le mull. La Figure 9, extraite du travail de MALDAGUE, montre clairement cet état de choses.

Les résidus végétaux par suite s'accumulent plus dans le mor que dans le moder. Le *taux de décomposition* k d'une litière décroît rapidement sur un mor alors qu'il croît plus ou moins lentement sur un moder et qu'il progresse très fortement sur un mull, où la litière disparaît, comme nous l'avons vu, dans l'année.

Pour mémoire :

$$k = \frac{A}{L + A} \times 100$$

avec A représentant l'apport annuel de litière et L le poids moyen de litière présente (LAUDELOUT, MEYER et PEETERS, 1960).

Ce ralentissement dans le temps de la vitesse de décomposition de la matière organique au sein du mor paraît lié à l'absence d'une macrofaune, et notamment des vers ; macrofaune qui aurait un effet catalytique et empêcherait, comme nous l'avons vu, la formation des myco et bactériostases.

Dans l'exemple des sols de Arnhem, la macrofaune est deux fois plus importante dans le mull calcaire 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 cependant présence saisonnière de larves de Tipules qui fragmentent une partie des feuilles de chêne.

Concernant la microflore, les Bactéries et les Actinomycètes dominent dans le mull calcaire, les champignons dominent dans le mor.

Cet exemple des sols de Arnhem montre bien la subtilité qu'atteint souvent l'enchaînement des causes et des effets dans la pédogenèse et la dynamique des sols.

Dynamisme des sols tempérés et des sols tropicaux

Dans le cas des mull de région tempérée, comme dans celui des sols forestiers équatoriaux, la dégradation des matériaux végétaux est rapide. Les sols de la forêt équatoriale sont cependant traversés par un flux énergétique beaucoup plus important que les mull des régions tempérées. L'apport organique au sol y est cinq à six fois plus élevé et s'y poursuit, comme la décomposition, tout au long de l'année ; mais, par suite d'un microclimat chaud et humide constant, la litière feuillue s'y dégrade en six semaines, alors qu'en forêt décidue tempérée, avec le ralentissement hivernal de l'activité biologique, la litière ne disparaît qu'en un an ; dans les forêts de conifères boréales, un même poids de litière peut mettre sept ans à disparaître.

Le climat chaud et humide constant de la forêt équatoriale y favorise une activité biologique plus continue que dans les mull des sols tempérés, avec une très forte action microbienne et fongique (LEE, 1974).

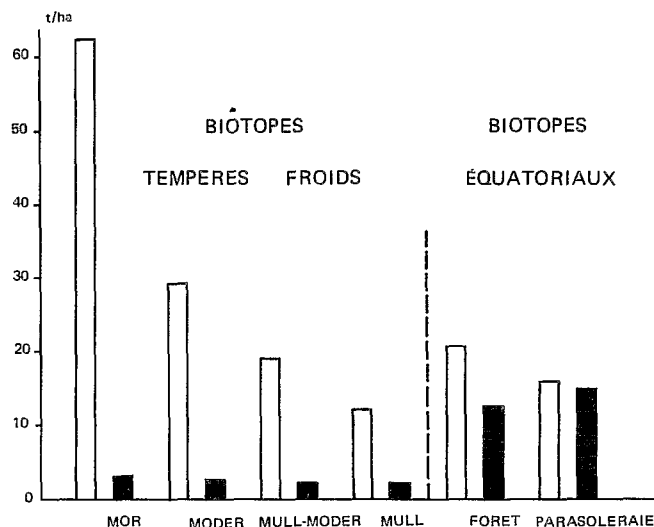


Fig. 10 – Apport annuel de résidus végétaux (colonnes noires) et de matière organique accumulée au sol (colonnes blanches) dans des érablières et des biotopes équatoriaux (d'après MALDAGUE, 1970).

La Figure 10, encore empruntée au travail de MALDAGUE (1970), nous montre bien la différence de dynamisme existant entre certains biotopes tempérés (mull, moder, mor) et certains biotopes équatoriaux.

La faune des sols s'avère un facteur actif de la disparition des matériaux végétaux ; principalement les termites en forêts équatoriales et les Lombricides en forêts tempérées froides à humus mull.

Comparant l'action des termites de la forêt équatoriale à celle des Lombricides d'érablières tempérées froides du Canada, MALDAGUE a trouvé une biomasse de termites six fois plus faible que celle des Lombricides (10 g/m^2 au lieu de 60 g/m^2), mais une respiration 2,8 fois plus importante et une ingestion alimentaire 2,6 fois supérieure pour ces mêmes termites qui, par ailleurs, poussent bien plus loin que les vers la minéralisation des matériaux végétaux.

Là encore, il est à observer que l'activité des termites est pratiquement continue au cours de l'année, alors que celle des vers ne se manifeste essentiellement qu'au printemps et à l'automne.

ATHIAS, JOSENS et LAVALLE (1974) ont montré que les Collembolés et les Acariens sont généralement moins nombreux dans les sols de savane et les sols de forêt des pays chauds que dans les sols des régions tempérées, mais qu'on y trouve une diversité souvent plus grande des Microarthropodes, avec une forte représentativité de certains groupes fauniques : petites larves d'Insectes, Symphytes, Pauropodes, Pseudo-scorpions, Protozoaires...

CONSIDÉRATIONS PÉDOÉCOLOGIQUES ET PRATIQUES AGRICOLES

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 plupart des plantes exige des équilibres pédologiques complexes, dont les diverses caractéristiques, nous l'avons vu, ne se maintiennent que si le sol reste «vivant». Pour cela, la fertilisation minérale doit être étroitement associée à la fertilisation organique, et les divers pesticides n'être utilisés qu'avec discernement et la plus grande prudence.

L'homme crée des milieux dont la productivité peut lui servir directement (cultures) ou indirectement (pâturages et cultures industrielles). Il cherche aussi à utiliser au mieux les milieux dont la productivité ne sert pas directement à son alimentation (forêts). Mais, dans tous les cas, il faut que ses pratiques agricoles puissent maintenir élevé et diversifié le niveau biotique des divers écosystèmes pédologiques dont il tire profit.

L'action des engrais est à juger non seulement sur les bénéfices immédiats qu'ils procurent avec l'augmentation des récoltes, mais aussi sur l'évolution pédologique qu'ils entraînent à plus longue échéance ; leur action sur la vie du sol est notamment essentielle.

L'apport de nitrates, par exemple, accroît la productivité des cultures, mais il contrecarre la fixation biologique de l'azote atmosphérique effectuée naturellement dans le sol par diverses bactéries, plusieurs algues et de nombreux champignons (PREVOT, 1970). Dans les cas de trop forts épandages, les nitrates rendent même facilement toxiques les eaux des rivières et des sources, causant de nombreux ennuis, dont entre autres la méthémoglobinémie infantile (COMMONER, 1972).

Certains sols trop lourds ne peuvent assimiler facilement les apports végétaux qui, enfouis mécaniquement, y déterminent des phénomènes de réduction éminemment nocifs, mais si ces sols, quand c'est possible, étaient progressivement rendus plus vivants et qu'une faune appropriée puisse y incorporer l'apport végétal en les travaillant et en les aérant, n'y aurait-il pas bénéfice ?

Quant aux insecticides, nématicides et autres pesticides, certains - et en tout premier ceux qui les vendent - vont jusqu'à affirmer qu'il n'y aurait plus de culture possible sans eux et que l'homme serait alors réduit à la famine.

Il est vrai qu'il serait parfois difficile «maintenant» d'obtenir une récolte valable sans ces produits. Mais, sans parler de l'entraînement plus ou moins lointain de nombre de ces poisons par les eaux et de leur concentration possible au long des chaînes biologiques, il faut aussi considérer que ces poisons détruisent plus ou moins la faune des sols et, à coup sûr, en bouleversent l'équilibre biologique.

La plante peut dans l'immédiat bénéficier de la lente minéralisation des cadavres de la faune, et évidemment voir ses parasites momentanément diminuer, mais les pesticides sélectionnent souvent des parasites de plus en plus résistants et qui surtout ne trouvent plus dans le milieu leurs prédateurs naturels.

Ainsi, en Afrique centrale, dans le but d'éliminer la punaise *Habrochila ghesquieri* qui occasionne des dégâts peu importants sur les caféiers du Congo, on a fait de nombreuses pulvérisations de D.D.T. qui ont favorisé cette punaise, car, d'une part, elle était peu sensible au D.D.T. et, d'autre part, on a détruit une autre punaise *Apolodotus chinai*, prédatrice de la première (PELLERIN, 1970).

BASEDOW (1973) a montré que les Arthropodes prédateurs des larves d'insectes peuvent causer dans les sols une perte de 80 % des imagos phytophages agricoles, les Carabes et les Araignées étant particulièrement actifs. L'épandage d'insecticides non sélectifs sur de larges surfaces risque donc d'induire une augmentation des populations nuisibles.

CHABOUSSOU (1970) a aussi montré que les pullulations observées après certains traitements, y compris après des traitements antifongiques, pouvaient être dues non pas à la disparition d'un prédateur mais à la modification de la physiologie végétale de la plante traitée. Les pullulations des Acariens phytophages de la vigne (*Panonychus ulmi* Koch), après traitement au D.D.T. étaient ainsi liées à l'exacerbation de la protéogénèse de la plante, l'insecticide modifiant notamment chez celle-ci le rapport azote total - glucides.

D'une manière générale (MENHINICK, 1962), les pesticides dans les sols tendent à diminuer la diversité et la biomasse totale des animaux, bien que ceux-ci tendent cependant à devenir plus nombreux, par suite d'une diminution des gros organismes au profit des petits beaucoup plus tolérants aux pesticides. Les prédateurs à grosse biomasse (Chilopodes, Aranéides, Insectes et larves d'insectes) se trouvent remplacés par des Acariens Trombidiformes. On a un changement dans la structure des chaînes alimentaires des sols en faveur des niveaux les plus bas.

Avec la diminution de la vie, se détériorent les caractéristiques physiques et chimiques des sols, diminue leur valence écologique, diminue la diversité de leur peuplement et diminue en fin de compte leur résistance naturelle... leur «tamponnage» biologique, d'où la nécessité bien connue «d'augmenter les doses»... et c'est le cercle vicieux. La lutte biologique coûte cher et ne peut généralement être mise au point que par des services spécialisés, mais elle est toujours à rechercher. Les pesticides ne doivent être employés que dans les infections graves et seulement suppléer aux mécanismes naturels de défense, habituellement suffisants pour les infections légères.

Souvent d'ailleurs les fumures, quand elles sont équilibrées et appropriées au sol, rendent la plante plus résistante et modifient l'équilibre du sol aux dépens de l'agent pathogène.

La nécessité d'entretenir la vie dans les sols justifie l'étude des équilibres pédologiques et la recherche de l'influence que peuvent avoir sur eux les diverses pratiques agricoles (TISCHLER, 1955a, 1955b ; KEVAN, 1962).

Les pratiques agricoles peuvent avoir une **action sur les insectes parasites** des cultures et leurs ennemis naturels, si le cycle de vie et le comportement de ces animaux s'y prêtent. BOMBOSCH (1960) a ainsi noté qu'une culture continue de betterave sucrière peut grandement réduire la multiplication d'*Atomaria linearis* (petit coléoptère s'attaquant au collet des végétaux), vraisemblablement en favorisant le développement de champignons du genre *Cephalosporium*. Par contre, cette culture continue ne peut rien contre le puceron *Aphis fabae* et ses parasites, dont le cycle de vie est tout différent.

Dans l'enfouissement des herbes et des engrais verts, les Lombricides, et d'une manière générale la faune saprophage, sont d'autant plus favorisés que les plantes enfouies sont riches en protéines et présentent un faible rapport C/N, d'où la nécessité de ne pas laisser les herbes devenir trop hautes avant la coupe et l'enfouissage.

Pour favoriser la **décomposition sur place des troncs d'arbres**, FOURMAN (1938) préconise de ne pas enlever l'écorce qui offre abri à de nombreux animaux. On peut aussi recouvrir ces troncs avec des broussailles et éventuellement les arroser d'une solution de potasse. Contre les troncs ainsi préparés, on dispose quelques mois plus tard des morceaux de vieux troncs en pleine décomposition qui aident à la colonisation faunique et microbienne.

Pour le **paillage-mulching**, d'après GRAFF (1955), l'application directe de la paille au sol est souvent plus économique que le compostage et s'avère tout aussi efficace, pour autant que les conditions d'une rapide décomposition soient présentes (apport nécessaire de 5 à 10 kg d'azote par tonne de paille enfouie) ; des engrais verts combinés à des paillages peuvent aussi donner d'excellents résultats.

Laisser la paille mulchée l'hiver et l'enfourir au printemps détermine une plus grande activité des Nématodes, des Vers, des Collembolés et des autres animaux, que lorsqu'on la retourne aussitôt après la moisson ; mais ce mulchage laissé en surface peut conduire à une prolifération des champignons dans les sols légers, et à des fermentations anaérobies après enfouissage dans les sols lourds (spécialement si l'humidité et l'aération ne sont pas satisfaisantes), d'où parfois le brûlis nécessaire des pailles sur les sols argileux. Une paille riche est toujours plus facilement attaquée que des matériaux à fort rapport C/N.

Pour le **compostage**, multiples sont les recettes. On intercale, par exemple, des couches de végétaux avec des couches de fumier et de minces couches de terre et de calcaire, des cheminées verticales d'aération étant à prévoir afin d'assurer après chaque arrosage une humidité uniforme.

Le compost s'échauffe alors à 50°-70°, puis les champignons s'y développent. Après environ trois semaines, on retourne le tas. On a alors une forte colonisation bactérienne du compost, les animaux apparaissent et le compost brunit. Un nouveau retournement est alors nécessaire. En trois mois, le rapport C/N du compost peut passer de 33 à 10.

MROHS (1961), en suivant l'évolution de composts peu épais et préparés avec des scories basiques, a constaté l'apparition des animaux dans un ordre déterminé : d'abord les Nématodes, puis les Acariens,

les Collemboles, *Eisenia foetida* (Lombricide) et pour finir les Enchytréides. Les Collemboles eux-mêmes apparaissent dans un ordre défini et s'avèrent bons indicateurs du compostage.

CHERNOVA (1963a), étudiant l'évolution d'un compost composé de tourbe et de fumier, a observé trois stades. Dans le premier stade, qui dure environ deux mois, et s'accompagne d'une forte élévation de température, on a en surface de nombreux Acariens *Tyroglyphidae*, *Amoetidae* et *Pyemotidae*. Dans le deuxième stade, la température s'abaisse à 20-25° et le nombre des Collemboles excède bientôt le nombre d'Acariens ; *Proisotoma minuta* Tulb. domine et pénètre le compost en profondeur. Les *Scutacaridae* deviennent les Acariens dominants. Des vers *Eisenia foetida*, *Oxytellus* et des larves de Diptères apparaissent. Le compost «mur» est presque entièrement composé d'excréments. Dans la dernière phase, les Microarthropodes diminuent et la faune du compost se rapproche de celle du sol.

Ce même auteur (CHERNOVA, 1963b), étudiant l'évolution de composts de feuilles, a encore observé, au cours de la dégradation et de l'humification de celles-ci, une succession des Collemboles dominants, avec un remplacement graduel des espèces de surface par des espèces hémiedaphiques puis euédaphiques. Aux premiers stades de la décomposition des feuilles, il y eut d'abord *Isotoma olivacea* et, au printemps, des *Hypogastruridae*. Les stades intermédiaires de la maturation du compost furent caractérisés par la dominance de *Proisotoma minuta*. Ce dernier fut à son tour remplacé dans le compost mûr et structuré par *Isotoma notabilis* et finalement par des espèces typiquement euédaphiques, comme *Onychiurus armatus*. Les stades d'une telle succession peuvent servir d'indice valable du degré de maturation du compost et de la possibilité de l'apporter au sol.

Dans la fermentation du fumier de ferme, on observe aussi durant le premier ou les deux premiers mois une augmentation marquée des bactéries anaérobies et une survivance très limitée des représentants de la faune, puis une augmentation des Protozoaires et des Nématodes, et ensuite une recolonisation progressive par la mésofaune et plus tardivement la macrofaune. MANNIGER et VARGA (1957) ont estimé qu'une fermentation de trois tonnes de fumier pendant quatre mois conduit à une accumulation de 320 grammes de protéines résultant de l'augmentation des Bactéries, des Protozoaires et des Nématodes. Ces mêmes auteurs ont d'autre part noté que le développement des microorganismes dans le fumier de bétail était grandement stimulé par un apport de phosphate naturel, un apport de superphosphate ou un apport de bentonite (stimulant qui s'est avéré particulièrement actif pour la microfaune). Le mélange à parties égales de fumier de bétail et de fumier de cheval offre un meilleur développement de la microfaune que chacun des deux fumiers pris isolément.

Concernant l'influence des engrais minéraux sur la microflore et la faune des sols, MULLER (1957) a observé que, dans des sols sableux, des apports de N.P.K., N.P.K.Ca ou N.K.Ca augmentaient à la fois la microflore et la faune. KIPENVARLIC (1963) a constaté que, dans des sols acides sur lehm, la plus forte augmentation de la faune s'observait dans les parcelles ayant reçu à la fois du calcaire et du fumier ; les vers de terre y étaient 2,3 à 9 fois plus nombreux que dans les parcelles témoins ou les parcelles à fumure N.P.K. Les insectes saprophages y étaient aussi plus nombreux et plus diversifiés, alors que dans les parcelles N.P.K. leur développement se trouvait freiné.

WEISSEN (1973), étudiant l'évolution d'une litière de hêtres, a trouvé que les apports de scories potassiques, avec ou sans urée, augmentaient considérablement les activités de la faune ; les vers de terre et les larves de Diptères devenaient plus nombreux et permettaient une transformation bien plus rapide de la litière avec amélioration notable de l'horizon supérieur.

De nombreux autres exemples existent dans la littérature.

L'introduction d'animaux nouveaux, faite dans un sol pour en changer la dynamique, demeure généralement inefficace, sauf si l'animal que l'on souhaite introduire retrouve et occupe une niche écologique qui lui convient. Il en a été ainsi pour les quelques vers de terre européens qui, au cours du siècle dernier, ont colonisé la Nouvelle-Zélande et amélioré nombre de ses pâturages (cf. chapitre sur les vers de terre).

GHILAROV (1971), en Russie, signale aussi les introductions réussies d'*Eisenia nordenskioldi* dans une forêt de la zone steppique de l'Ural et d'*Allolobophora djungarica*, ver de forêt, dans une plantation de pommiers.

Mais, le plus souvent, l'introduction d'animaux dans les sols nécessite au préalable la modification du milieu : chaulage, drainage ou changement des litières, par exemple. Les destructeurs les plus actifs de la litière sont des animaux calcophiles (Isopodes, Diplopodes, Lombricides, larves de Diptères), aussi le chaulage accélère-t-il la transformation du mor en mull en favorisant l'action des animaux saprophages.

En se dégradant et en changeant de végétation, un sol à mull peut évoluer vers un sol à moder et même un sol à mor. L'enlèvement des litières de chênes pour les besoins horticoles facilite ainsi l'extension de la hêtraie ; alors que le chêne donne une litière à décomposition rapide, le hêtre, qui régénère surtout sur sa propre litière, donne une litière à décomposition lente qui contribue à la formation des moder.

Le système est-il réversible et peut-on refaire un sol à mull à partir d'un sol à mor ? Oui, mais cela n'est pas possible en agissant directement sur la faune, même après chaulage. Les reprises de sols à mor qu'on réussit le sont essentiellement par changement des litières. Si, par exemple, sur une terre de bruyère, on supprime les Callunes et que l'on apporte une litière de bouleau, on observe des changements très rapides de la faune : un an plus tard, on a des différences considérables dans les Mesostigmates (Acariens), les Collembolés et les Enchytréides. On peut alors planter de jeunes bouleaux et progressivement l'horizon humifère des sols évolue vers le type mull avec augmentation des Lombricides (DIMBLEBY, 1952).

Divers auteurs ont aussi signalé la présence d'antibiotiques très résistants sous conifères. Dans les pays à forte pluviométrie, ces antibiotiques seraient plus facilement lessivés, ce qui permettrait aux mull de mieux se maintenir, même sous conifères.

Des applications pratiques peuvent toujours surgir d'études pédobiologiques.

DESEO (1958), en Hongrie, par la mise en tas répétée des mauvaises herbes en bordure des champs, a ainsi observé la formation dans ces tas d'une association faunique uniforme favorisant l'hibernation d'insectes utiles, car aidant au printemps et en été à lutter contre l'invasion de divers parasites des cultures. Plus récemment, le problème des haies en France a rappelé cette importance des abris pour les animaux régulateurs des équilibres biologiques et prédateurs des parasites de cultures.

BORNEMISSZA (1960) a observé, en Australie, que faute d'une faune coprophage suffisante, les déjections des bovins et des moutons diminuaient fortement la surface effective des pâturages. Les bovins et les moutons ont été en effet introduits sur ce continent sans les divers insectes spécialisés dans l'enfouissement et la dégradation des excréments, d'où l'importation nécessaire de nouvelles espèces coprophages.

La faune peut encore grandement accélérer l'évolution des boues d'égouts. HOLLER (1959), HOLLER-LAND (1959) en ont étudié les meilleures conditions d'épandage et d'incorporation au sol.

Rappelons enfin la nécessité des études pédobiologiques dans les sols fauniques que l'on désire mettre en valeur : sols tropicaux à termites ou à vers, par exemple.

Chapitre 3

DONNÉES ÉLÉMENTAIRES SUR L'ANALYSE DES BIOCÉNOSES

DENSITÉ ET DISTRIBUTION

BIOMASSE ET ACTIVITÉ

ORDRE DE GRANDEUR DE L'ABONDANCE, DE LA BIOMASSE ET DE L'ACTIVITÉ RESPIRATOIRE
DES ANIMAUX CONSTITUANT LE PEUPLEMENT D'UN SOL

DIVERSITÉ DES PEUPELEMENTS

DEGRÉ D'ASSOCIATION ENTRE ESPÈCES

COMPARAISON DE BIOTOPES ENTRE EUX

ESPÈCES INDICATRICES ET ESPÈCES RELIQUES

DONNÉES ÉLÉMENTAIRES

SUR L'ANALYSE DES BIOCÉNOSES

Le but essentiel de cet ouvrage étant d'étudier la faune des sols et son action dans les processus de pédogenèse, nous ne donnerons dans ce chapitre que quelques brèves indications générales sur l'analyse des biocénoses. Nous examinerons, par la suite, avec chaque groupe faunique les techniques d'étude qui lui sont propres.

DENSITÉ ET DISTRIBUTION

Pour étudier la faune d'un sol, on en récolte les animaux selon les techniques appropriées à chaque groupe, et que nous verrons par la suite, puis on en fait un comptage.

Pour les animaux extraits à partir d'échantillons de sol, il est nécessaire de connaître exactement le volume des échantillons prélevés (ou leur poids sec et leur densité apparente), pour pouvoir rapporter les résultats de comptage à des surfaces ou à des volumes : on aura par exemple *n* Acariens Oribates au mètre carré et de 0 à 5 cm de profondeur, et *n'* Acariens Oribates, toujours au mètre carré, et de 5 à 10 cm de profondeur.

La *densité* ou l'*abondance* de la population correspond au nombre moyen d'individus par unité de surface ou de volume. Mais, en multipliant les résultats de comptage pour les donner en rapport avec des surfaces (tel le mètre carré, l'are et même parfois l'hectare), on en multiplie aussi les erreurs. Comme les animaux ne sont qu'exceptionnellement répartis au hasard, il est nécessaire de juger de la représentativité des résultats avant de les ramener à des surfaces un tant soit peu importantes.

Pour cela, il faut connaître la *distribution spatiale* des animaux dans le sol.

L'échelle à laquelle doit être étudiée la distribution spatiale des animaux du sol dépend de la taille même de ces animaux, d'où pour les différents groupes fauniques des valeurs différentes de micro, méso, macro et mégadistribution. RAPOPORT (1966) propose les valeurs suivantes :

	taille des individus	micro distribution	méso distribution	macro distribution	méga distribution
nanofaune	< 0,2 mm	< 1 mm	< 10 mm	$10^2 - 10^3$ mm	
microfaune	0,2 - 2	1 - 10	10 - 100	$10^3 - 10^4$	facteurs
mésafaune	2 - 20	10 - 100	100 - 1000	$10^4 - 10^5$	d'ordre
macrofaune	20 - 200	$10^2 - 10^3$	$10^3 - 10^4$	$10^5 - 10^6$	biogéographique
mégafaune	> 200	> 10^3	> 10^4	> 10^6	

L'échelle adoptée par RAPOPORT pour la taille des individus des différents groupements fauniques est différente de l'échelle logarithmique que nous avons admise et qui est, rappelons-le, de moins de 0,2 mm pour la microfaune, de 0,2 à 4 mm pour la méso ou méiofaune, de 4 à 80 mm pour la macrofaune et de 80 mm à 1,60 m pour la mégafaune. Cette différence d'échelle demeure sans conséquence.

La distribution des animaux dans le sol peut être régulière, au hasard ou en agrégats.

VANNIER et CANCELA DA FONSECA (1966) ont donné une très parlante représentation figurée et mathématique de ces trois types de distribution (cf. Fig. 11).

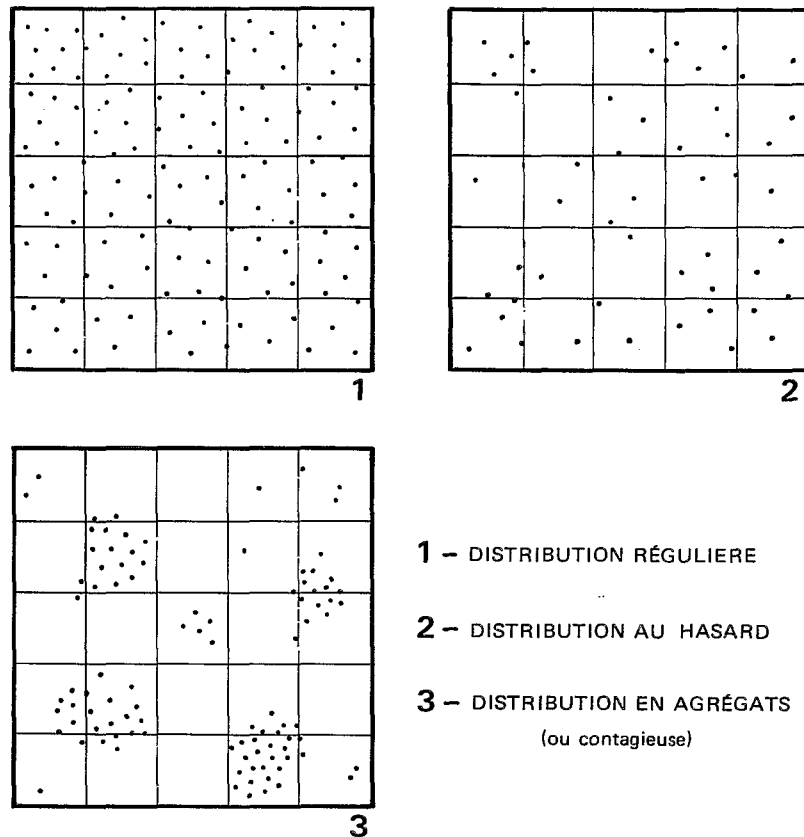


Fig. 11 - Types de distribution spatiale des animaux du sol (VANNIER et CANCELA DA FONSECA, 1966)

Mathématiquement, si N = le nombre total d'observations, c'est-à-dire le nombre total de prélèvements ou d'extractions en des points différents,

\bar{x} = la moyenne des comptages

x = le résultat d'un comptage quelconque

$$\text{la variance} = \frac{\sum (x - \bar{x})^2}{N - 1}$$

et l'écart-type (S) (= Standard Deviation, S.D.) = $\sqrt{\text{variance}}$

si $\bar{x} > S^2$, on a une distribution régulière (loi normale ou uniforme)

si $\bar{x} \approx S^2$, on a une distribution au hasard (loi de Poisson)

si $\bar{x} < S^2$, on a une distribution en agrégats dite encore distribution contagieuse (loi binominale négative)

Seuls les groupes à très faible densité approchent dans les milieux homogènes de la distribution au hasard (ou de Poisson). Dans presque tous les groupes se manifeste une tendance à former des îlots de plus forte densité, et les comptages totaux suivent généralement une distribution binominale négative avec un seuil de probabilité de 90 à 95 %.

MERNY et DEJARDIN (1970) ont observé une telle distribution des Nématodes dans les rizières inondées de Côte d'Ivoire.

USHER (1969), étudiant en Angleterre la distribution des Collemboles du sol dans une forêt de pins, a constaté que 0,9 % des blocs étudiés offraient une distribution régulière des Collemboles, 27,4 % une distribution au hasard et 71,7 % une distribution en agrégats. La distribution régulière offrait une corrélation significative entre la densité de population et le nombre d'agrégats ; c'était la distribution des formes jeunes et d'*Onychiurus asoloni*. La distribution au hasard était déterminée par les niches écologiques et la nourriture. Ce même auteur (USHER, 1975) a aussi étudié, en Écosse et dans un sol sous forêt de pins, les différents types de distribution en agrégats des Oribates (Acariens).

ATHIAS (1973) a constaté, en Côte d'Ivoire, que, dans les sols tropicaux de savane parcourus chaque année par le feu de brousse, la distribution horizontale de la faune était hétérogène et calquée sur celle des souches de graminées, tout particulièrement pour les Microarthropodes épi et hémiedaphiques.

Dans la distribution en agrégats, la présence certaines années d'une espèce en un point donné n'est pas forcément due à la multiplication d'individus très rares les années creuses, mais elle peut être le résultat de la migration d'individus toujours abondants en un autre point situé à plus ou moins grande distance.

Le coefficient de fréquence d'une espèce A égale le nombre de prélèvements où l'on trouve cette espèce sur le nombre total de prélèvements, le tout multiplié par 100 :

$$Cf = \frac{Pa}{P} \times 100$$

Pour DAJOZ (1970), ce coefficient désigne la *constance*. Les espèces présentes dans plus de 50 % des relevés sont dites constantes, les espèces présentes dans 25 à 50 % des relevés sont dites accessoires et les espèces présentes dans moins de 25 % des relevés sont dites accidentelles. La *fréquence*, pour DAJOZ, désigne le pourcentage d'individus d'une espèce par rapport au total des individus ; cette fréquence pouvant être calculée pour un prélèvement ou pour l'ensemble des prélèvements d'une même biocénose. La fréquence traduit là l'importance numérique d'une espèce au sein d'un peuplement.

Toute analyse faunique du sol doit être datée, et si possible répétée aux différentes saisons, car il existe une distribution différente des animaux dans le temps ; telle espèce abondante en automne peut être absente en été, et inversement. La plupart des Microarthropodes ne sont notamment actifs que pendant un temps limité.

L'analyse d'une Zoocénose nécessite donc la connaissance des animaux qui s'y trouvent, mais aussi la connaissance de la distribution dans l'espace et dans le temps de ces animaux.

BIOMASSE ET ACTIVITE

L'abondance des animaux ne reflète pas leur importance au sein des biocénoses : 1 million de Nématodes au mètre carré représente peu de chose, mais 200 vers de terre au mètre carré représentent une population dont l'action sur les sols sera fondamentale. Plusieurs auteurs parlent de *dominance* plus ou moins grande pour exprimer l'influence qu'est supposée exercer une espèce au sein de la biocénose.

Pour mieux juger de l'importance des animaux au sein des biocénoses, on est amené, à côté de leur nombre, à en considérer aussi le poids et l'activité respiratoire.

La *biomasse* représente à un moment donné le poids de l'ensemble des individus vivants, d'une ou plusieurs espèces, par unité de surface (biomasse des Collembolés, par exemple), ou encore le poids total des êtres vivants par unité de surface (biomasse d'un sol ou d'un horizon pédologique, par exemple). Nous emploierons le terme de biomasse dans ces deux sens.

L'évaluation des biomasses des différents groupes fauniques présents dans le sol n'est pas chose aisée, soit que les animaux sont trop petits (cas des Microarthropodes, et à plus forte raison des Protozoaires et des Nématodes), soit que leur teneur en eau est très changeante (cas des vers de terre), soit qu'ils ingèrent de la terre (cas encore de nombreux vers de terre). RUSSEL (1961) avait pensé à utiliser les teneurs en azote des animaux pour en estimer le poids, mais ces teneurs en azote varient selon les groupes fauniques et les espèces.

BOUCHÉ (1966a), pour réduire dans la mesure des biomasses l'erreur relative introduite par les éléments denses, biologiquement inactifs ou peu actifs, des tubes digestifs, a proposé de substituer aux mesures pondérales des mesures volumétriques avec l'immersion des échantillons et la mesure précise des différences de niveau. Deux types de volumètres ont été proposés par cet auteur : un pour la macrofaune et un pour la mésofaune.

EDWARDS (1967) a étudié pour un certain nombre d'animaux du sol les relations entre leur poids, leur volume et leur nombre.

Les résultats pondéraux montrent que les petits animaux, en dépit de leur nombre, ne constituent qu'un faible pourcentage de la biomasse animale. Les vers de terre, quand ils sont présents, peuvent, avec les Myriapodes, représenter jusqu'à 90 % de la biomasse animale.

Ainsi, et en ne tenant pas compte des Protozoaires, dans un mull renfermant une tonne d'animaux à l'hectare, les Lombricides constitueront 70 % de la biomasse animale, les Arthropodes 20 % et les Nématodes 10 %, alors que dans un mor renfermant 300 kg d'animaux à l'hectare mais dépourvu de Lombricides, les Arthropodes constitueront 50 % de la biomasse animale, les Enchytréides 30 % et les Nématodes 20 % (NEF, 1957 ; STOCKLI, 1957).

Le poids des animaux n'est cependant pas en rapport avec leur ingestion alimentaire. Le métabolisme des petits animaux est plus élevé que celui des gros et, à poids égal, les petits animaux consomment davantage que les gros et ont une activité respiratoire plus grande. Même à surface corporelle égale, le métabolisme des animaux varie encore selon les espèces ; les Collembolés sont ainsi généralement plus actifs que les Acariens.

Dans les mull, où, comme nous venons de le voir, les vers dominent largement la biomasse, l'ensemble des Nématodes et des Microarthropodes (Acariens et Collembolés) a pour sa respiration un besoin en oxygène généralement au moins égal à celui des vers. Les évaluations de BORNEBUSCH (1930) sur les consommations d'oxygène des animaux du sol sont maintenant dépassées et les valeurs trouvées depuis avec des techniques plus précises, tels les respiromètres capillaires et la technique du ludion, s'en éloignent parfois fortement.

Il sera donné par la suite pour chaque groupe faunique étudié diverses valeurs réelles de l'abondance de leurs populations, de leur biomasse et éventuellement de leur activité métabolique, mais pour fixer les idées, il est peut-être utile de fournir avant quelques valeurs générales.

ORDRE DE GRANDEUR DE L'ABONDANCE, DE LA BIOMASSE ET DE L'ACTIVITÉ RESPIRATOIRE DES ANIMAUX CONSTITUANT LE PEUPLEMENT D'UN SOL

La Figure 12 nous donne un exemple de la composition pondérale possible d'un horizon organique de sol de prairie tempérée.

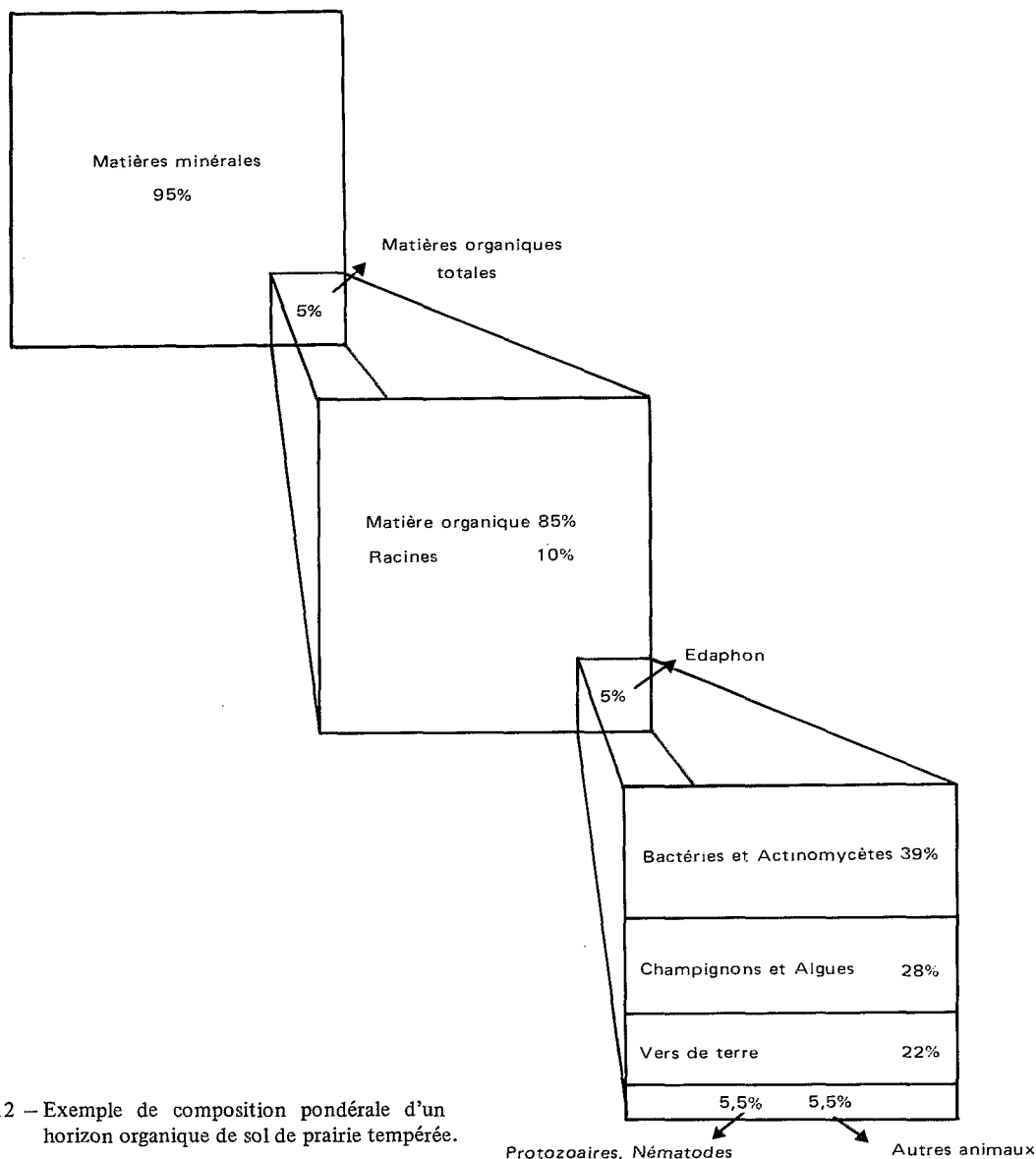


Fig. 12 — Exemple de composition pondérale d'un horizon organique de sol de prairie tempérée.

D'après d'autres évaluations, dans un sol brun forestier de région tempérée renfermant 6 tonnes de litière et 2 tonnes de racines, on pourrait trouver 30 g/m^2 ($\approx 0,3 \text{ T/ha}$) de microflore et 100 g/m^2 ($\approx 1 \text{ T/ha}$) de faune des sols, dont 60 g/m^2 de Lombricides (DUVIGNEAUD, 1974).

Une grande marge d'incertitude entache obligatoirement l'évaluation de la biomasse de la microflore d'un sol, car son pouvoir de multiplication est très grand, son degré d'hydratation très variable et nombre de ses représentants s'entourent de substances muqueuses. Nous ne pensons pas qu'on puisse actuellement savoir si dans un sol la microflore constitue 25 % ou 70 % de l'édaphon (ensemble des êtres vivants qui peuplent le sol). Par contre, pour la faune des sols, et à l'exception des Protozoaires, les estimations pondérales peuvent maintenant être faites avec une marge d'erreur suffisamment limitée.

La Figure 13 nous donne un tableau de l'importance numérique, pondérale et métabolique des divers groupes fauniques que l'on peut trouver dans un sol brun non cultivé des régions tempérées ; ce tableau a été établi à partir des diverses données de la littérature.

	AU MÈTRE CARRÉ		
	Nombre	Poids (en gr.)	Respiration (mg O ² /h)
Protozoaires 3/4 Flagellés 1/4 Rhizopodes < 0,1 % Ciliés	250 millions (de 100 à 500 M)	15 (de 6 à 30)	?
Nématodes	10 millions (de 1 à 20 M)	15 (de 1 à 30)	15
VERS ANNELÉS Lombricides Enchytréides	200 (de 50 à 400) 25 000 (de 10 000 à 50 000)	100 de 20 à 250 3 (de 1 à 6)	de 4 à 16 de 1 à 2
ARACHNIDES Acarions { Oribates 70 % } { Autres 30 % } Pseudo-scorpions, Aranéides, opilions	300 000 (de 20 000 à 500 000) 60	3 (de 0,2 à 5) 0,06	0,6 0,08
INSECTES APTERYGOTES Collembolés Protoures Diploures Thysanoures	200 000 (de 20 000 à 500 000) 200 150 peu	2 (de 0,2 à 5) négligeable négligeable	de 1 à 3,5 négligeable négligeable
INSECTES PTERYGOTES Fourmis (Hyménoptères) Larves de Coléoptères Larves de Diptères Autres insectes	100 400 quelques-uns	Selon les lieux 1 3,5	0,2 à 0,3 p. g. 0,5 1,5
MYRIAPODES Symphiles Pauropodes Chilopodes Diplopodes	1 000 pas rares 50 200 (très variable)	0,1 négligeable 1 8	? négligeable 0,5 3
GROUPES SECONDAIRES Turbellariés (géoplanaires) Rotifères Tardigrades Mollusques Crustacés Amphipodes et Copépodes Isopodes	quelques-uns 500 000 de (50 000 à 1 M) 100 000 (de 10 000 à 200 000) 50 rares 100	0,25 0,1 2,5 (très variable)	? ? 1
Total		≈ 150 grammes (= 1,5 T/ha)	40 à 55 mg O ² /heure

Fig. 13 – Exemple de répartition de la faune dans un sol brun non cultivé des régions tempérées (Valeurs moyennes calculées d'après les données des divers auteurs).

NEF (1957) a trouvé 100 g/m^2 ($= 1 \text{ T/ha}$) de pédofaune dans un mull et seulement 30 g/m^2 ($= 300 \text{ kg/ha}$) dans un mor.

STOCKLI (1957) a trouvé dans un sol de prairie suisse 400 g de vers de terre au m^2 , 80 g de gros Arthropodes et de Mollusques, 37 g de Protozoaires, 5 g de Nématodes, 2 g d'Enchytréides et 2 g de Microarthropodes, soit un total de 536 g/m^2 ($=$ plus de 5 T/ha) pour la faune de ce sol, mais, dans un autre sol de prairie en Hongrie, il n'a trouvé que 135 g/m^2 de vers de terre, et dans un sol labouré seulement 18 g/m^2 de vers de terre.

Ces quelques valeurs, choisies au hasard parmi des centaines d'autres, nous montrent combien peut être différente la faune d'un sol à l'autre. Nous le constaterons avec chaque groupe faunique.

Pour les régions équatoriales, où les termites prennent une place généralement prépondérante, nous avons vu précédemment (MALDAGUE, 1970) qu'avec une biomasse 6 fois plus faible que celle des Lombricides, les termites peuvent offrir une activité respiratoire 2,8 fois plus importante et ingérer 2,6 fois plus de matériaux végétaux.

GOFFINET et FRESON (1972), étudiant au Katanga la faune des sols d'une forêt claire, ont trouvé que dans ces sols, soustraction faite des termites et des fourmis, la biomasse de l'ensemble des autres animaux est très faible. Le rôle des Oligochètes terricoles, dont l'influence est importante dans les forêts de feuillus de régions tempérées, apparaît ici comme secondaire. Dans les sols étudiés, les termites constituaient 36 % de la biomasse totale, les larvès d'insectes 21 % et les vers de terre 13 %.

Pour ce qui est des valeurs d'activité respiratoire des divers animaux de la faune des sols, on se reportera au tableau récapitulatif donné dans MALDAGUE (1970) ou, entre autres auteurs, pour les Lombricides à SATCHELL (1970), pour les Enchytréides et les Nématodes à NIELSEN (1961), O'CONNOR (1962), pour les Microarthropodes à ZINKLER (1966), DUNGER (1968b), HEALEY (1970), LUXTON (1975), et pour les fourmis à MALDAGUE, HARDY et DEMERS (1967).

DIVERSITÉ DES PEUPELEMENTS

A côté de l'aspect quantitatif de la faune des sols, il est nécessaire, pour l'analyse des biocénoses et la comparaison des écosystèmes pédologiques, de tenir aussi compte de l'aspect qualitatif de la faune et notamment de sa diversité, concept dont nous avons déjà vu la richesse en fin de premier chapitre.

Plus la surface étudiée est grande, plus le nombre d'espèces trouvées s'approche du nombre réel d'espèces présentes. La courbe représentative du nombre d'espèces en fonction de la surface offre un palier horizontal qui indique la surface minima qu'il est nécessaire de prospecter. Une remontée de la courbe signifie que la surface prospectée est trop grande et recouvre plusieurs biocénoses voisines.

De nombreux indices cherchent à exprimer mathématiquement cette diversité des peuplements. Parmi les plus simples, nous retiendrons :

— l'indice de FISHER (WILLIAMS, 1951)

Cet indice n'est utilisable que pour une répartition logarithmique des espèces à même nombre d'individus, et donc pour des sols très évolués, proches du pédoclimax.

$$S = \alpha \log_e \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right)$$

α = l'indice de diversité

S = le nombre des espèces

N = le nombre des individus

L'indice de diversité α peut être calculé indépendamment de la connaissance de N (le nombre des individus), car si l'on est sûr que le nombre des individus est bien proportionnel au volume de l'échantillon, il en résulte que pour deux échantillons de volume suffisant 1 et V :

$$S_V - S_1 \simeq \alpha \log_e V$$

et si un volume est le double de l'autre :

$$S_2 - S_1 \simeq \alpha \log_e 2 \simeq 0,69 \alpha$$

Ainsi, si pour un groupe faunique donné un volume de 500 cm³ de sol renferme 30 espèces et un volume d'un litre de ce même sol 40 espèces, l'indice de diversité sera voisin de (40 - 30)/0,69, c'est-à-dire 14,5.

BIOTOPE	INDICE %
Forêt à <i>Brachystegia</i>	18,7
Forêt riveraine	12,2
Caféière établie sur abattis incinérés	8,8
Caféière établie sur abattis non incinérés	8,1
Culture de <i>Stylosanthes</i>	7,3
Vieille prairie	7,0
Jachère à <i>Lilanda</i>	6,7
Jeune Parasoleraie	4,8

A titre d'exemple, nous donnons ici les indices de diversité de FISHER que MALDAGUE (1961b) a calculés pour les Oribates (Acariens) présents dans les sols de différents biotopes du Zaïre.

Toute dégradation d'un biotope entraîne une diminution de la diversité de ses peuplements ; la stabilité des biocénoses est, comme nous le voyons, plus grande en forêt que dans les autres milieux

La sensibilité de cet outil écologique est très grande et peut indiquer dans les sols des changements d'évolution là où les analyses physico-chimiques ne peuvent encore que difficilement les déceler. Mais, rappelons que le calcul de l'indice de diversité de FISHER nécessite que les espèces à même nombre d'individus forment une série logarithmique et donc que les sols aient atteint leur climax. A défaut, seront employés d'autres indices comme l'indice de SIMPSON ou l'indice de McINTOSH.

— l'indice de SIMPSON (1949)

$$D = \frac{N(N-1)}{\sum n(n-1)}$$

N = le nombre d'individus dans la population

n = le nombre d'individus de chaque espèce

Cet indice varie de 1 à l'infini.

Exemple : pour 5 espèces dont 3 sont représentées par 10 individus

1 par 20 individus

1 par 50 individus

$$D = \frac{100 \times 99}{3(10 \times 9) + (20 \times 19) + (50 \times 49)} = \frac{99}{31} = 3,19$$

Inversement, la mesure de l'uniformité = $\frac{n(n-1)}{N(N-1)}$ et varie de 0 à 1, la valeur 1 correspondant à la plus grande uniformité, c'est-à-dire à 1 espèce.

— l'indice de McINTOSH (1967)

$$\sqrt{\frac{S}{\sum_{i=1}^S n_i^2}}$$

S = le nombre des espèces

n = le nombre des individus de chaque espèce

n_i = une mesure individuelle

Cet indice a l'avantage de dériver d'une mesure de similarité dont il n'est qu'un cas particulier, et il permet une représentation graphique naturelle des résultats.

DEGRÉ D'ASSOCIATION ENTRE ESPÈCES

Dans l'étude des biocénoses, les Écologistes cherchent à établir les groupements caractéristiques des divers habitats et, pour cela, s'efforcent de connaître dans quelle mesure les différentes espèces sont entre elles associatives ou exclusives.

Plusieurs indices ont été proposés dans ce but, mais il ne faut pas oublier que ces indices ne servent qu'à établir des corrélations, sans pour autant préciser la nature de ces corrélations. Il existe en effet des quantités de raisons de trouver réunis des individus d'espèces différentes, sans que la cause en soit pour cela liée à de plus ou moins étroites interrelations.

— Coefficient d'affinité cénotique (CASSAGNAU, 1961)

$$Ca = \frac{P_{ab} \times 100}{P_a + P_b + P_{ab}}$$

P_{ab} = le nombre de prélèvements où les espèces A et B cohabitent

P_a = le nombre de prélèvements où ne demeure que l'espèce A

P_b = le nombre de prélèvements où ne demeure que l'espèce B

Ce coefficient peut varier de 0 à 100.

— Coefficient de contingence de PEARSON (1904)

Ce coefficient est mathématiquement préférable, mais plus compliqué à calculer. COLE (1949) et DEBAUCHE (1962) en conseillent l'emploi.

a étant le nombre de prélèvements où les deux espèces sont présentes,

d le nombre de prélèvements où ni l'une ni l'autre des deux espèces ne sont présentes, et

b et c les nombres de fois où une seule des deux espèces est présente,

on dresse le tableau suivant :

		Espèce A		
		présente	absente	
Espèce B	présente	a	b	(a + b)
	absente	c	d	(c + d)
		(a + c)	(b + d)	a + b + c + d = N (nombre d'échantillons)

$$\chi^2 = \frac{n \left[(ad - bc) - \frac{n^2}{2} \right]^2}{(a + c)(b + d)(c + d)(a + b)}$$

et le coefficient de contingence ou degré d'association C est :

$$C = \sqrt{\frac{\chi^2}{n + \chi^2}}$$

Ce coefficient varie de 0 (indifférence) à + 1 (association parfaite) si $ad - bc$ est positif, ou - 1 (exclusion totale) si $ad - bc$ est négatif.

Certains, trouvant cette formule trop lourde à manier, préfèrent utiliser le *coefficient de corrélation de points* r_p

$$r_p = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a + c)(b + d)(c + d)(a + b)}}$$

Ce coefficient varie de - 1 (exclusion) à 0 (indifférence) et + 1 (association parfaite).

COMPARAISON DE BIOTOPES ENTRE EUX

Pour juger de la similitude de deux biotopes, il est possible d'utiliser le quotient de similarité de SOERENSEN (SOERENSEN, 1948) ou l'indice d'ODUM (DEBAUCHE, 1958).

- Quotient de similarité de SOERENSEN, 1948

$$Q.S. = \frac{2c}{a + b} \times 100$$

a = le nombre d'espèces présentes dans le milieu A

b = le nombre d'espèces présentes dans le milieu B

c = le nombre d'espèces communes aux deux milieux A et B

Ce rapport peut varier de 0 (aucune similarité) à 100 (similarité totale).

- Indice d'ODUM (DEBAUCHE, 1958)

$$I = \frac{\sum (a - b)}{N} \times 100$$

a = le nombre d'individus d'une espèce dans le milieu A

b = le nombre d'individus de la même espèce dans le milieu B

N = le nombre total d'individus recensés dans les deux milieux.

Ce rapport, à l'inverse du précédent, égale 0 quand les deux milieux sont strictement identiques et 100 quand ils sont entièrement différents.

A titre d'exemple, nous donnons ici les indices d'ODUM que MALDAGUE (1961b) a calculés pour les différents biotopes déjà précédemment cités, toujours avec les Oribates (Acariens) et par rapport à la forêt à *Scorodophloeus* (la plus courante dans la région de Yangambi-Zaïre).

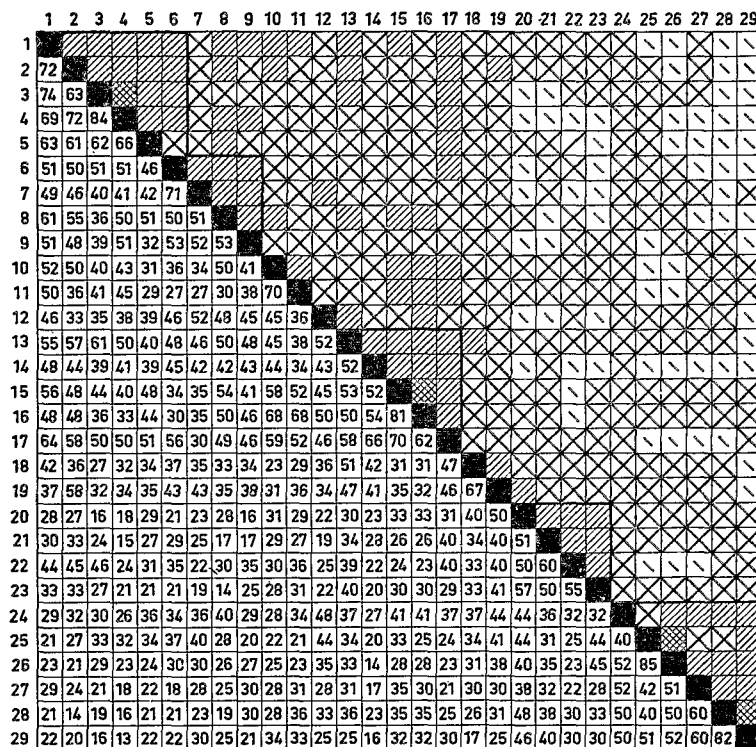
	Indice d'Odum (%)
Forêt riveraine	33,4
Forêt à <i>Brachystegia</i>	37,1
Caféière établie sur abattis non incinérés...	51,9
Caféière établie sur abattis incinérés	55,9
Parasoleraie âgée	56,3
Jeune parasoleraie spontanée	69,6
Culture de <i>Stylosanthes</i>	73,8
Vieille prairie	76,9
Jachère à <i>Lilanda</i>	81,2

L'indice d'ODUM permet de constater dans le cas présent que les biocénoses sont d'autant plus caractéristiques qu'elles sont plus anciennement établies.

Pour exprimer le degré d'association entre plusieurs espèces ou comparer de nombreux biotopes entre eux, il est commode d'utiliser la *représentation en carré*. Les différentes espèces ou les biotopes sont disposés à la fois en abscisse et en ordonnée, et à l'intérieur du quadrillage ainsi obtenu, sont reportées les différentes valeurs de l'indice choisi. Comme ce carré se divise en deux triangles symétriques, il est pratique de reporter dans l'un les valeurs numériques de l'indice et dans l'autre ces mêmes valeurs groupées en catégories, qu'on représente alors graphiquement.

A titre d'exemple, la Figure 14 reproduit un tel carré établi par LOUB (1963) sur 29 biotopes, avec le quotient de SOERENSEN, et dans le cadre d'une étude de la synécologie des champignons (cf. Figure 14).

Il est à remarquer que ce mode de représentation est indépendant de la disposition des unités sur les coordonnées et que, par suite, on est libre de disposer ces unités de la manière la meilleure pour faire apparaître au mieux les groupements recherchés ; ce mode de représentation a un but essentiellement didactique.



QS 0 – 4 % : carrés vides
 5 – 24 % : tirets
 25 – 49 % : diagonales croisées
 50 – 74 % : diagonales serrées
 75 – 100 % : diagonales croisées serrées.

Fig. 14 – Quotients de Soerensen (QS) montrant les similitudes existant entre 29 biotopes différents (LOUB, 1963).

ESPÈCES INDICATRICES ET ESPÈCES RELIQUES

Le Pédobiologiste s'intéresse encore à rechercher au sein des biocénoses les *espèces «indicatrices»*, espèces qui peuvent être négligeables en nombre, en poids et en activité, mais qui s'avèrent être en étroite corrélation avec les données microclimatiques ou certaines propriétés physico-chimiques du sol. GILYAROV (1956), en Russie, a ainsi utilisé les Myriapodes pour établir des limites de sols dans des cas où les analyses physico-chimiques s'étaient avérées insuffisantes. Cette utilisation d'animaux spécifiques en tant qu'indicateurs de caractéristiques pédologiques ou de fertilité ne peut être faite que dans le cadre d'études pédobiologiques assez poussées et bien localisées.

Certaines espèces animales ne sont plus aussi au sein de leur biocénose que des *espèces résiduelles*, reliques d'un ancien équilibre aujourd'hui disparu ou en cours d'évolution. Ainsi, en plusieurs lieux qui aujourd'hui sont complètement déboisés, les restes d'une faune de litière forestière peuvent encore se rencontrer sous les pierres ; de nombreux animaux ont pu pénétrer dans les craquelures du sol et vivre ensuite en rapport avec la nouvelle végétation herbacée.

En Afrique, là où l'on sait que la forêt a reculé, il est notamment intéressant de suivre l'évolution de la faune des sols en passant de la forêt à la savane.

Le lecteur désirant en savoir plus sur les méthodes d'analyse des biocénoses pourra consulter avec profit le livre de WALLWORK J.A. (1976) *The distribution and diversity of soil fauna*, et notamment son chapitre II «Methods for studying distribution and diversity».

Chapitre 4

LES PROTOZOAIRES

MORPHOLOGIE

SYSTÉMATIQUE

BIOLOGIE

- Vitesse de reproduction

- Les kystes, formes de résistance et de dissémination

- Nutrition des Protozoaires du sol

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

- Les Protozoaires et le régime air-eau des sols

- Les Protozoaires et le pH

- Les Protozoaires et la température

LES PROTOZOAIRES DANS LE SOL

- Abondance et biomasses

- Influence des Protozoaires sur l'activité bactérienne

- Effets de la stérilisation des sols

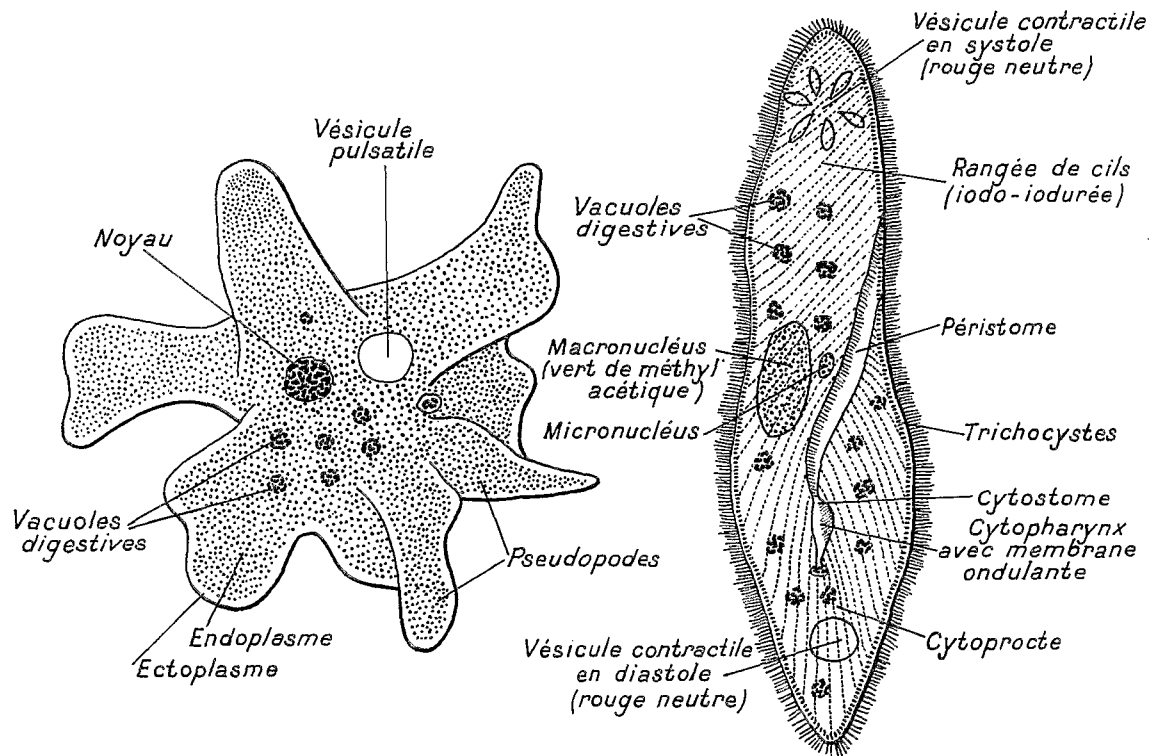
TECHNIQUES D'ÉTUDE DES PROTOZOAIRES

- Techniques qualitatives directes

- Techniques qualitatives indirectes : les cultures

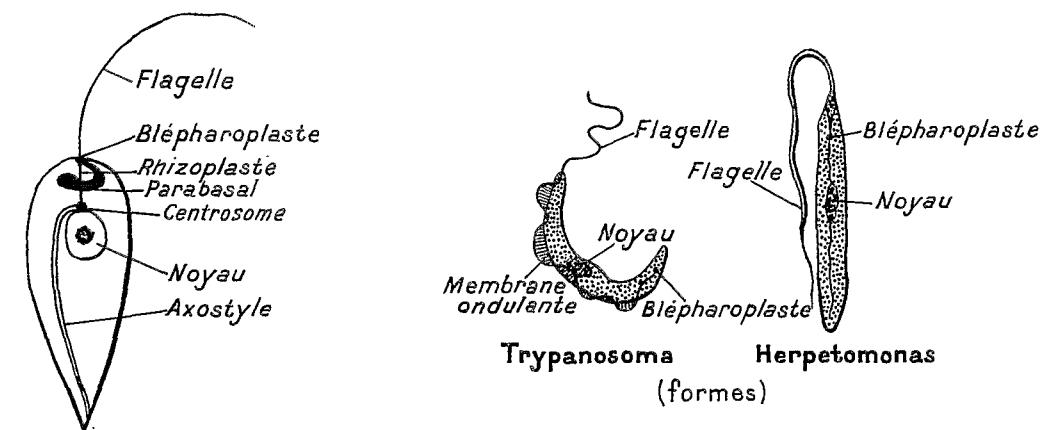
- Techniques quantitatives de numération

- Techniques d'observation, de préparation et de montage.



— AMIBE —

— PARAMÉCIE —



Organites pouvant exister dans la cinétide d'un flagellé.

— FLAGELLÉS —

Fig. 15 — Morphologie des Protozoaires

LES PROTOZOAIRES

MORPHOLOGIE

Les schémas de la Figure 15 rappellent les grands traits de l'organisation cellulaire des Protozoaires et le vocabulaire de base élémentaire qui les concerne.

Du point de vue de la taille, les Protozoaires du sol sont normalement plus petits que ceux des eaux libres et mesurent en général de 1/100 à 1/10 de millimètre.

D'autres caractères morphologiques et biologiques les distinguent encore de la faune aquatique. Ainsi, les Thécamoebiens du sol (amibes à test plus ou moins imprégné de silice et à une seule loge) se différencient des espèces aquatiques par une taille plus réduite, mais aussi par une forme plus globuleuse, une protection et un enfoncement du pseudostome (ouverture du test par où sortent les pseudopodes).

SYSTEMATIQUE

Bien qu'il n'y ait qu'un peu moins du tiers des classes de Protozoaires qui intéressent directement les sols, il apparaît cependant utile d'en donner une systématique qui en permette un aperçu d'ensemble ; aperçu qu'illustrent par ailleurs les quelques silhouettes de la Figure 16.

SUBPHYLLUMS	EMBRANCHEMENTS
<ul style="list-style-type: none"> Protozoaires à pseudopodes, à flagelles ou à pseudopodes et flagelles. Un seul noyau. 1 - SARCOMASTIGOPHORA 	<ul style="list-style-type: none"> SARCODINA (= Rhizopodes) RHIZOPODA ACTINOPODA MASTIGOPHORA (= Flagellés) OPALINATA
	Rhizoflagellés
<ul style="list-style-type: none"> 2 - SPOROZOA 3 - CNIDOSPORA 	
<ul style="list-style-type: none"> Protozoaires à cils. Deux types de noyaux (macronucleus et micronucleus). Sexualité avec conjugaison. 4 - CILIOPHORA (= Ciliés). 	

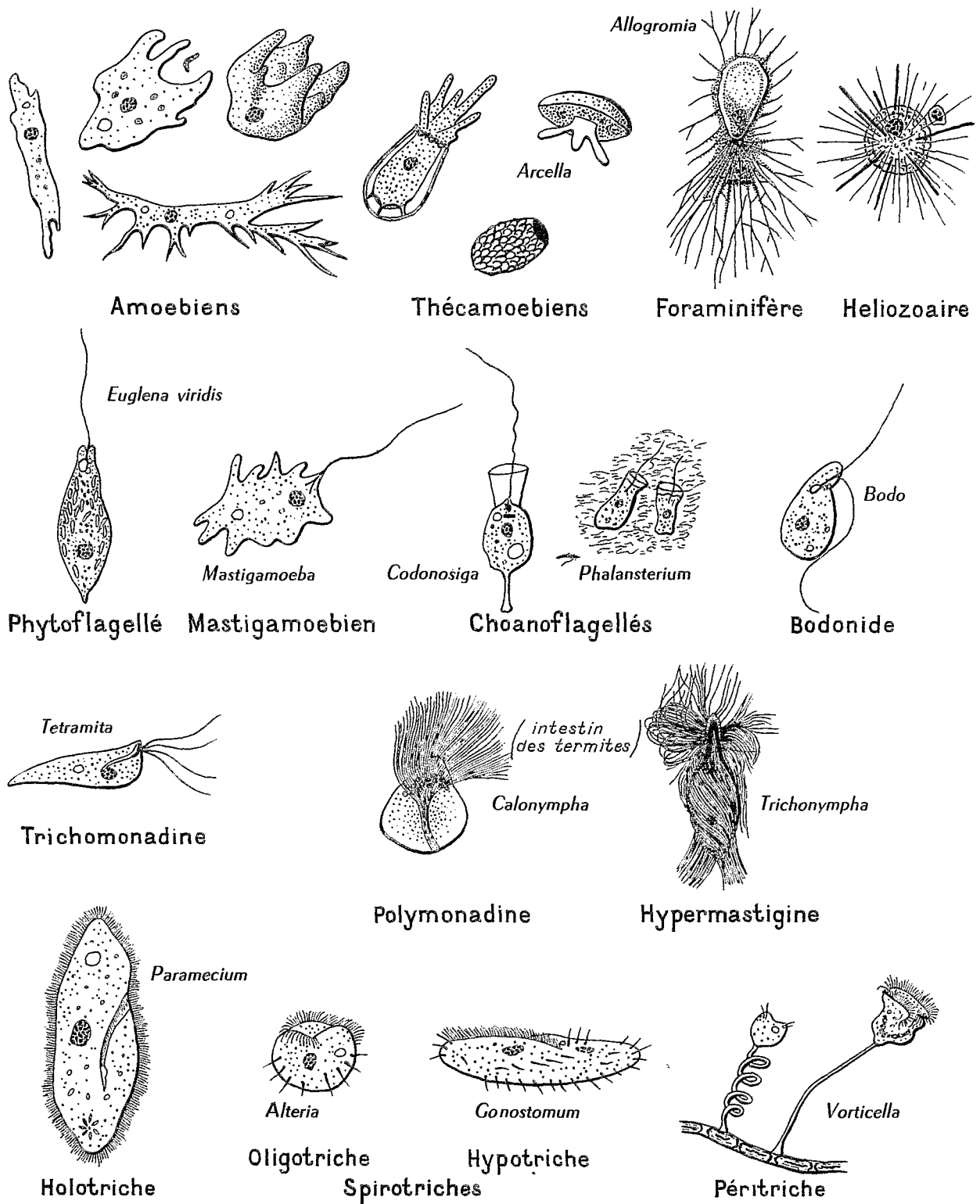


Fig. 16 – Protozoaires

EMBRANCHEMENT DES SARCODINA (= Rhizopodes)

Protozoaires avec pseudopodes et sans flagelle

6 classes, dont 2 seulement ont de nombreux représentants édaphiques

— SOUS-EMBRANCHEMENT DES RHIZOPODA

Protozoaires à expansions lobées ou filiformes

1. Classe des Amœbiens

Ni squelette, ni test ; pseudopodes courts et lobés

Nombreuses amibes libres dans le sol

Le genre *Leptomyxa*, rattaché au groupe des *Proteomyxa* renferme des formes géantes, souvent multinucléées ; *L. reticulata* peut ainsi atteindre 3 mm à 1 cm de diamètre, c'est une amibe assez courante en Australie et en Angleterre (SINGH, 1948).

Les amibes à stade amiboïde et stade flagellé sont classées dans les Mastigamœbiens (MASTIGOPHORA).

2. Classe des Thécamœbiens (ou testacés, ou amibes à coquille)

Test chitineux plus ou moins imprégné de silice à 1 seule loge

Nombreuses thécamibes dans le sol.

Ces amibes sont communes dans les sols acides et pauvres en bactéries où elles se localisent dans les horizons organiques.

La systématique des Thécamœbiens repose sur la morphologie des thèques (BONNET, 1964). On distingue : des cuticules souples et déformables, des thèques minces, souples et transparentes de forme à peu près constante et, cas le plus fréquent, des thèques rigides composées de plaquettes sécrétées par le cytoplasme ou de particules choisies dans le milieu ambiant et cimentées entre elles par une substance silico-organique.

3. Classe des Foraminifères

Test calcaire à plusieurs loges.

La plupart marins : Miliolés, Globigérines, Operculines ; une seule famille habite les eaux douces (Gromie).

Formes fossiles importantes : Fusulines du Carbonifère, Alvéolines du Crétacé, Nummulites de l'Éocène (pierre à liards).

— SOUS-EMBRANCHEMENT DES ACTINOPODA

Protozoaires à expansions axiales

4. Classe des Radiolaires

Animaux marins «planctoniques» constituant (généralement avec les diatomées) les boues siliceuses des fonds marins intertropicaux — importance de la silice apportée par les fleuves intertropicaux.

Capsule centrale, squelette siliceux, pseudopodes grêles, algues symbiotiques.

5. Classe des Heliozoaires

Vivent surtout en eau douce. Symétrie rayonnée et pseudopodes maintenus par des tigelles axiales (axopodes).

Il en est d'édaphiques, tel le genre *Actinophrys* à pseudopodes ramifiés.

6. Classe des Acanthaires

Tous marins, pseudopodes et axopodes, squelette particulier, algues symbiotiques.

EMBRANCHEMENT DES MASTIGOPHORA (= Flagellés)

Protozoaires à appareil cinéto-flagellaire, pseudopodes parfois possibles. 11 classes.

– SOUS-EMBRANCHEMENT DES PHYTOFLAGELLÉS

Flagellés à affinités végétales (chromatophores souvent présents et nature parfois cellulosique des membranes).

Groupe très polyphylétique, actuellement divisé en 10 classes qui ne renferment pas de représentant édaphique, à l'exception de quelques euglènes.

1. Classe des **Chloromonadines**. Espèces d'eaux douces ou saumâtres.
2. Classe des **Phytomonadines** ou **Volvocales**. Espèces d'eaux douces (genres *Chlamydomonas* et *Volvox*).
3. Classe des **Eugléniens**. Espèces d'eaux douces
4. Classe des **Xanthomonadines**
5. Classe des **Chrysomonadines**
6. Classe des **Sillicoflagellés**. Espèces marines à squelette interne silicieux.
7. Classe des **Cocolithophoridés**. Espèces du plancton marin à coque calcaire.
8. Classe des **Ébriédiens**. Espèces marines et planctoniques.
9. Classe des **Cryptomonadines**. Espèces d'eaux douces.
10. Classe des **Dinoflagellés** ou **Péridiniens**. Espèces marines, planctoniques et parfois parasites.

– SOUS-EMBRANCHEMENT DES ZOOFLAGELLÉS

Flagellés à affinités animales.

11. Classe des Zooflagellés

- Zooflagellés de petite taille, 1 à 2 flagelles, dépourvus d'axostyle : *Sous-classe des Protomonadines*.

ORDRE DES MASTIGAMOEBIENS, Protozoaires à pseudopodes et flagelle.

ORDRE DES TRYPANOSOMIDES, Protozoaires le plus souvent parasites à un flagelle.

Formes simples (*Leptomonas*, *Herpetomonas*, *Leishmania*) et formes à membrane ondulante (*Trypanosoma gambiense* de la maladie du sommeil) – passage possible d'une forme à l'autre au cours des cycles parasitaires.

Quelques formes libres dans les sols.

ORDRE DES BODONIDES, dont la cinétide porte deux flagelles.

Formes libres et formes parasites simples ou à membrane.

Formes libres nombreuses dans les sols :

Flagelles de même longueur : AMPHIMONADIDAE,

Flagelles de longueur différente

Pas de flagelle traînant : MONADIDAE,

Flagelle traînant : BODONIDAE.

genre *Bodo*, assez abondant dans les horizons les plus supérieurs

des sols.

ORDRE DES PROTEROMONADINES, Protozoaires parasites à 2 ou 4 flagelles.

ORDRE DES CHOANOFLAGELLÉS ou CRASPEDOMONADINES, Protozoaires dont l'unique flagelle est entouré à sa base par une collerette.

Rares dans les sols. Ces flagellés tendent parfois par division à former des colonies plus ou moins gélatineuses.

- Zooflagellés de taille grande ou moyenne munis de 3 ou n flagelles et d'un axostyle d'origine centrosomienne : *Sous-classe des Métamonadines.*

ORDRE DES TRICHOMONADINES, Métamonadines à monoénergide et monocinétide ayant 4 à 6 flagelles et vivant libres, parasites ou en symbiose.

Dans les sols : famille des TETRAMITIDAE à 4 flagelles — assez communs.

ORDRE DES DIPLOZOAIREs ou DIPLOMONADINES. Métamonadines à diénergides et dicinétides.

Dans les sols : famille des HEXAMITIDAE à 6 flagelles — assez communs.

ORDRE DES POLYMONADINES. Métamonadines à polyénergides et polycinétides.

Monstruosités héréditairement fixées dont l'origine est probablement due à des conditions spéciales de milieu ; parasites de l'intestin des termites :

genre *Stephanonympha* ; une centaine de noyaux disposés en hélice avec, pour chaque noyau, une cinétide à 4 fouets.

genre *Calonympha* ; nombre des énergides plus petit que le nombre des cinétides, dont une partie seulement est en rapport avec les noyaux.

ORDRE DES HYPERMASTIGINES, Métamonadines à monoénergide et polycinétides habitant l'intestin des blattes et des termites.

genre *Trichonympha*, cinétides équivalentes et soudées entre elles.

genre *Holomastigotes*, cinétides se multipliant à partir d'une cinétide initiale, flagelles en spirale.

EMBRANCHEMENT DES OPALINATA

Zooflagellés vivant en parasites dans l'intestin des batraciens anoures, très nombreux flagelles et quelques dizaines de noyaux.

SUBPHYLLUM DES SPOROZOA

Protozoaires essentiellement parasites à un ou plusieurs hôtes et à cycle évolutif complexe.

Classe des Grégarinomorphes

Parasites dans la cavité générale ou l'intestin des invertébrés, et notamment des vers de terre (*Gregarina*).

Classe des Coccidiomorphes

Parasites des épithéliums intestinaux, hépatiques et pancréatiques chez les vertébrés et les invertébrés. (Ex. : *Coccidium* responsable de la Coccidiose des lapins).

S'y trouve l'ORDRE DES HEMOSPORIDIES, parasites des globules rouges du sang des vertébrés. (Ex. : *Plasmodium* du Paludisme).

Classe des Sarcosporidies

Parasites des muscles des Mammifères, Oiseaux et Reptiles.

SUBPHYLLUM DES CNIDOSPORA

Protozoaires parasites des Vertébrés et des Invertébrés ; spores à filament extensible.
(Ex. : *Nosema* déterminant la pébrine des vers à soie).

SUBPHYLLUM DES CILIOPHORA

Protozoaires à cils vibratiles, à membrane souple ou à suçoirs.
Différenciation très difficile d'après les cils, les franges adorales et les menbranelles.

Classe des Holotriches

Pas de frange adorale ni de menbranelle en dehors de la membrane ondulante du cytopharynx.
Revêtement plus ou moins homogène de cils vibratiles (Type Paramécie).
Dans les sols : genres *Paramecium*, *Colpoda*, *Colpidium*, *Glaucoma*.

Classe des Spirotriches

Frange adorale sénestre (inverse des aiguilles d'une montre).

ORDRE DES HÉTÉROTRICHES. Ciliature générale et fine (type Stentor).

ORDRE DES OLIGOTRICHES. Corps avec seulement quelques rangées ou groupes de cils.
genre *Alteria* (espèces édaphiques)

ORDRE DES HYPOTRICHES. Cils qu'à la face ventrale ou cils dispersés avec des cirres volumineux sur la face ventrale.

genre *Gonostomun* et *Stylonychia* (espèces édaphiques)

Classe des Péritriches (ou Discotriches)

Frange adorale dextre (à qq. très rares exceptions près) entourant un vaste disque où s'ouvre le cytostome. Généralement fixés par leur pôle opposé bien que pouvant parfois se détacher pour mener une vie libre (Type Vorticelle, parfois présent dans les filets d'eau capillaire des sols).

Se rattachent à cette classe :

L'ORDRE DES ACINÉTIENS (ou TENTACULIFÈRES). On les considère comme des Vorticelles très spécialisées. Les cils sont absents chez les Acinétiens adultes qui n'ont pas de bouche mais qui possèdent des tentacules suceurs d'un type très spécial. Les Acinétiens se nourrissent presque exclusivement de ciliés.

L'ORDRE DES CHONOTRICHES. Ciliés à entonnoir et frange adorale d'aspect compliqué et typique - morphologie et biologie très spéciales.

BIOLOGIE

Vitesse de reproduction

Un infusoire (amibe ou paramécie) placé dans des conditions favorables subit en 24 heures 3 à 4 bipartitions successives, ce qui pour un gros infusoire d'un millionième de milligramme donnerait théoriquement une masse vivante d'un kilo au bout de 12 jours, d'une tonne au bout de 15 jours, et une masse égale à celle de la terre au bout d'un mois.

Cette rapidité de multiplication des Protozoaires leur permet de coloniser très rapidement un sol ou une litière quand l'activité bactérienne se développe. Dans les herbes en décomposition, on les voit ainsi

apparaître conjointement au développement de l'activité bactérienne et juste avant la multiplication des Nématodes.

Les kystes, formes de résistance et de dissémination

Quand l'humidité atteint des valeurs de pF trop élevées, la majorité des Protozoaires du sol rentrent en anabiose (simple déshydratation) ou s'enkystent, y compris les Thécamoebiens déjà protégés par leur test (HALLAS, 1975). Chez quelques Thécamoebiens du genre *Plagiopyxis* existe une phase prékystique qui permet au Protozoaire le séjour sans enkystement dans un milieu où manque l'eau (BONNET, 1961). Pour être apte à former un kyste mûr viable, le Protozoaire doit avoir accumulé suffisamment de réserves pendant sa phase de croissance (PUSSARD, 1967).

L'enkystement consiste en la sécrétion d'une membrane protectrice épaisse et de nature chimique complexe (glucides, protéines, chitine, cellulose...) suivie d'une déshydratation encore réversible plusieurs dizaines d'années après. Dans des sols de collection vieux de 38 à 49 ans, GRAY (1954) a ainsi constaté l'éclosion de kystes de *Colpoda* (Cilié) et de *Cercomonas* (Flagellé). Le déterminisme de l'enkystement est encore très controversé ; disons simplement qu'il est déterminé par des conditions de milieu défavorables, et peut-être certaines nécessités biologiques.

Les kystes résistent d'autant mieux aux fortes températures, qu'ils sont plus déshydratés ; bien déshydratés, de nombreux kystes ne sont tués qu'à 80 ou 100°C pendant 1 heure. Les basses températures sont beaucoup mieux supportées : certains kystes peuvent ainsi résister à -180°C.

Les kystes résistent aussi plus ou moins longtemps à certains enzymes et à des corps chimiques très agressifs, tels le sulfure de carbone, le chloroforme, l'éther, l'alcool, l'acide chlorhydrique à 2 % (1 à 2 jours) et même 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 conditions d'éclosion des kystes ont été étudiées par de nombreux auteurs. Il apparaît que le plus souvent la présence de bactéries vivantes (et non leurs filtrats de culture) est nécessaire au désenkystement des Protozoaires, même pour les Protozoaires qui sont carnivores et ne se nourrissent pas de bactéries. Les bactéries les plus comestibles, comme les bactéries à gram-négatif paraissent les plus efficaces, alors que certaines bactéries chromogènes initient, puis retardent le désenkystement (KUNICKI-GOLDFINGER, DROZANSKI, BASZCZAK et autres, 1957). Les amibes de la famille des *Hartmannellidae* ne se désenkystent qu'en présence d'*Aerobacter aerogenes* ou de ses produits de métabolisme constitués d'un mélange d'acides aminés (DROZANSKI, 1961).

Pour PUSSARD (1967), le métabolisme bactérien enrichit le milieu en acides aminés qui traversent la paroi kystique et entrent en contact avec le protoplasme en vie ralentie. L'ensemble du métabolisme de la cellule se met alors à fonctionner plus activement : « Dans les conditions naturelles, les Protozoaires s'enkystent lorsque la pression osmotique de la solution du sol augmente, c'est-à-dire en période de sécheresse. Les kystes peuvent perdre momentanément tout contact avec la phase aqueuse, véhicule des substances organiques. L'eau de pluie (ou d'irrigation) en imbibant le sol dissout les acides aminés libres et stimule l'activité métabolique de la microflore. La phase aqueuse qui baigne à nouveau les kystes, apporte les substances qui provoquent le désenkystement des Protozoaires. Le désenkystement n'est pas lié spécialement au retour de l'humidité mais aux substances qui apparaissent avec l'eau ».

Ceci explique que les Protozoaires enkystés (et notamment les Thécamibes) se réactivent plus lentement et à des humidités plus fortes que les Tardigrades, les Rotifères ou les Nématodes déshydratés.

Le temps nécessaire à la réactivation des Rhizoflagellés enkystés (et spécialement des Thécamibes) dépend aussi de la durée de période de sécheresse à laquelle ils ont été soumis, alors que, chez les Tardigrades, les Rotifères, les Nématodes et les Ciliés, même après des années de sécheresse, la réactivation n'est retardée que de quelques heures. Pour réactiver 80 % des individus, les Thécamibes requièrent 2 jours après une période de sécheresse de 5 jours, et 3 semaines après une période de sécheresse de 5 mois (VOLZ, 1972).

Une concentration à 1 % ou 2 % de gaz carbonique favorise aussi le désenkystement de *Naegleria gruberi* (AVERNER et FULTON, 1966). Une température supérieure à 15–17°C paraît encore nécessaire pour un désenkystement et un développement important des Protozoaires (DUDZIAK, 1955).

Nutrition des Protozoaires du sol

Les Protozoaires du sol, en dehors de certaines Euglènes, sont tous hétérotrophes et ont besoin de carbone et d'azote organique. Ils se nourrissent à partir des aliments dissous qu'ils absorbent à travers leur membrane (Protozoaires osmotrophes) ou à partir des particules qu'ils peuvent ingérer (Protozoaires phagotrophes). La plupart des Flagellés sont osmotrophes, la plupart des Rhizopodes et des Ciliés sont phagotrophes ; de très nombreux Protozoaires sont à la fois les deux.

La majorité des Protozoaires phagotrophes du sol se nourrissent de bactéries, mais il en est qui se nourrissent d'algues ou de champignons ; plusieurs champignons sont cependant toxiques pour les Protozoaires et certains même prédateurs (PEACH, 1955). TAPILSKAJA (1967) a ainsi trouvé une relation inverse entre *Amoeba albida* Nägler et *Verticillium dahliae* Kleb, agent causal du flétrissement du cotonnier.

De nombreuses Thécamibes ingèrent les matières organiques en décomposition (SCHONBORN, 1965), mais seuls quelques groupes de Protozoaires sont capables d'hydrolyser les polymères complexes, comme la cellulose ou la lignine. Les Protozoaires qui vivent en symbiose avec les bactéries contribuent plus facilement à cette hydrolyse (STOUT, 1974).

D'autres Protozoaires sont prédateurs et s'attaquent à des Rotifères, des Tardigrades, des petits Nématodes ou même à d'autres Protozoaires. Quelques espèces parasitent les plantes (STOUT, 1974).

Les Protozoaires manifestent généralement une certaine spécificité alimentaire (SINGH, 1964), mais avec une possibilité d'adaptation, plus ou moins importante selon les espèces, quand leur nourriture préférée vient à manquer. POCHON et de BARJAC (1958) ont ainsi noté que *Stylonychia mytilus*, cilié habituellement mangeur de diatomées, se nourrit, à défaut, de bactéries. La plupart des Protozoaires bactériophages préfèrent certaines bactéries et voient leur prolifération favorisée par elles, mais, celles-ci manquant, ils se contentent généralement plus ou moins bien des autres (SINGH, 1941, 1942, 1945).

HEAL et FELTON (1970) ont observé que les microflores appréciées des amibes produisent des exsudats stimulant l'activité amibienne, alors que les microflores évitées par les amibes tendent à donner des exsudats inhibant, ou tout au moins n'affectant pas cette activité. Les Protozoaires bénéficient des bactéries à gram négatif, de préférence jeunes. Une corrélation existe habituellement dans les sols, d'une part entre les bactéries à gram négatif et les Protozoaires bactériophages et, d'autre part, entre les bactéries à gram positif et les Protozoaires mangeurs d'algues (GRAY, 1951).

Les Protozoaires bactériophages paraissent éviter les Actinomycètes, dont les produits de métabolisme inhibent le développement de nombreuses espèces (ZAHER, ISENBERG, ROSENFELD et autres, 1953). VARGA (1960) dans un Solonetz dégradé (Sploth) de Hongrie a cependant observé que les Streptomycètes présents en abondance ne paraissaient pas exercer d'effet antibiotique sur les Protozoaires bactériophages qui y vivaient. Les Protozoaires évitent aussi les bactéries à pigments rouges, violets,

verts, bleus ou fluorescents qui sécrètent des antibiotiques (SINGH, 1945) ; encore que, d'après d'autres auteurs (KUNICKI-GOLDFINGER, DROZANSKI, BASZCZAK et autres, 1957), l'inhibition du développement des amibes par les bactéries à pigments dépendrait plus de la taille et des caractéristiques physiques de celles-ci que de leur possibilité à former des pigments. De nombreuses bactéries ne font que ralentir le désenkystement et le développement des Protozoaires (DUDZIAK, 1955).

GELTZER (1963) a montré que les plantes exercent une influence différentielle sur le développement et la multiplication des amibes du sol par les excréments de leurs racines et la microflore de leur rhizosphère. Les Protozoaires ne se développent et ne se multiplient bien en effet dans les rhizosphères qu'en présence d'un développement actif des bactéries, et non des champignons ou des Actinomycètes ; encore, avons-nous vu, que quelques espèces s'en nourrissent préférentiellement.

Des interrelations multiples et variées existent donc entre les Protozoaires et la microflore, et tout spécialement entre les Protozoaires et les bactéries.

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les Protozoaires et le régime air-eau des sols

Tous les Protozoaires requièrent de l'eau pour être actifs, aussi sont-ils dans les sols sous la dépendance directe des eaux de drainage et de capillarité. Quelques espèces demeurent cependant actives dans les sols secs (CUTLER et CRUMP, 1921).

Il a été remarqué que les espèces de Protozoaires demeurant dans les eaux libres montrent souvent une tendance à pénétrer parmi les espèces édaphiques (HORVATH, 1950).

La majorité des Protozoaires est aérobie, les échanges respiratoires se faisant à travers la membrane cellulaire, mais, parmi les espèces courantes du sol, nombreuses sont celles qui peuvent vivre en aérobiose très réduite ; certaines même obtiendraient leur oxygène de la réduction de substances hautement oxydées (POCHON et de BARJAC, 1958).

Une bonne porosité du sol favorise l'abondance des Protozoaires dans les sols suffisamment organiques et à bonne capacité de rétention d'eau. La tolérance des Protozoaires au gaz carbonique est très variable selon les espèces.

Les Protozoaires et le pH

Les Protozoaires, pour la plupart, manifestent une certaine tolérance aux valeurs de pH et paraissent capables de vivre et de se reproduire en milieux de pH 4 à 9 (VAHLKAMPF, 1905 ; DETCHEVA, 1971-1972). *Paramecium* supporte des variations de pH de 5 à 9 (DALE, 1913). *Leptomyxa reticulata* (amibe de grande taille) supporte des variations de pH de 4,1 à 8,7, pour autant qu'une souche de bactérie appropriée lui soit fournie comme aliment (SINGH, 1948).

Certaines espèces, et notamment parmi les Thécamoebiens, marquent une nette préférence pour les sols acides. Très nombreuses dans les tourbes ou les horizons organiques des podzols, ces espèces deviennent exceptionnelles dans les terrains alcalins.

STOUT (1963), dans l'étude comparative d'un mor, d'un mull acide et d'un mull calcaire, a ainsi trouvé que les Amoebiens ne présentaient guère de différences significatives entre les 3 sols (plus de la moitié des espèces y demeuraient), alors que pour les Thécamoebiens : 30 % des espèces étaient communes aux 3 sols, 35 % limitées au seul mor et 22 % communes à la fois au mor et au mull acide ; pour les Ciliés : 16 espèces étaient communes aux 3 sols, 7 limitées au mull calcaire et 10 communes au mull acide et au mull calcaire. STOUT (1968) a confirmé cette préférence de la majorité des Thécamoebiens pour les sols acides et les horizons de mor, en étudiant des sols danois sous hêtraie. MATIC et BUNESCU (1977) ont toutefois constaté que dans les Monts Bucegi en Roumanie, les Thécamoebiens diminuaient, en nombre et en biomasse, du mull au mor.

CHARDEZ (1974) a montré que la colonisation des feuilles mortes par les Thécamoebiens débute sur l'arbre, ceux-ci étant déjà nombreux sur les feuilles jaunies et fraîchement lessivées où les insectes et les microarthropodes en facilitent éventuellement la dissémination (MAES, PAULUS et CHARDEZ, 1972).

DETCHEVA (1971-1972) a aussi observé en Bulgarie que le caractère argileux des sols limite la diversité des Thécamoebiens, vraisemblablement en freinant le lessivage de ces sols et en les rendant moins acides.

Les Protozoaires et la température

Le froid ralentit les activités des Protozoaires, tandis qu'un excès de chaleur les tue. Les formes actives sont détruites vers 50°C, les kystes à des températures plus élevées ; bien déshydratés, certains kystes ne sont tués qu'à une température de 80 à 100°C maintenue pendant une heure.

La température optimum pour les cultures se situe vers 20° ; l'optimum de croissance de la plupart des espèces se situe lui-même entre 20° et 35°C.

COUTEAUX (1975a) a montré l'existence de relations précises entre, d'une part, les Thécamoebiens et, d'autre part, la température et l'humidité du sol.

LES PROTOZOAIRE DANS LE SOL

Abondance et biomasses

Il est difficile de se faire une idée, même approchée, de l'abondance des Protozoaires dans un sol ; d'une part, les techniques de comptage sont indirectes et peu précises et, d'autre part, par suite de leur très grand pouvoir de multiplication, les Protozoaires, si les circonstances s'y prêtent, présentent en quelques heures des différences de populations considérables.

L'abondance des Protozoaires suit généralement celle des bactéries et des algues. Les Protozoaires sont plus nombreux en surface qu'en profondeur et ils dépendent beaucoup de l'humidité, de la température et de la richesse en matières organiques du milieu. Ils se concentrent plus particulièrement dans les sols à proximité des manchons bactériens des racines.

Leur peuplement change quand des cultures ou des couverts différents modifient le cycle organique et la microflore du sol (STOUT, 1960). Les Protozoaires sont généralement moins nombreux et moins diversifiés dans les sols jeunes ou non labourés que dans les sols cultivés, surtout les vieux sols de cultures irrigués (NIKOLJUK, 1963). La fertilisation avec du fumier ou des superphosphates paraît favoriser principalement le développement des Flagellés et des Rhizopodes, les arrosages et les irrigations le déve-

loppement des Flagellés (DETCHEVA, 1971-1972). Les populations de Thécamoebiens évoluent aussi considérablement sous l'effet des fumures (CHARDEZ, DELECOUR et WEISSEN, 1972).

Selon les sols et les circonstances, les Protozoaires varient approximativement de 100 à 1 000 millions au mètre carré, soit une biomasse de quelques grammes à quelques dizaines de grammes.

RUSSEL (1923) a trouvé dans un gramme de sol arable recevant du fumier chaque année : 770 000 Flagellés non enkystés et 350 000 Flagellés enkystés, 280 000 Rhizopodes non enkystés et 150 000 Rhizopodes enkystés, 1 000 Ciliés non enkystés et 100 Ciliés enkystés, soit un total d'environ 1 million et demi de Protozoaires par gramme de sol ; valeur admise par STOCKLI (1950) et DUCHE (1950).

MILLAR et TURK (1951) estiment qu'il existe en moyenne dans les sols des régions tempérées de 500 000 à 1 million de Flagellés par gramme de terre, de 100 000 à 500 000 Amibes et de 80 à 1 000 Ciliés.

D'après les diverses données numériques publiées, PUSSARD (1971) pense qu'il est possible d'admettre qu'un gramme de sol sec contient entre 250 et 1 500 000 Amibes, 250 et 1 000 000 de Flagellés, 100 et 73 000 Thécamoebiens, 0 et 7 000 Ciliés. En fait, toutes ces valeurs n'ont pas grande signification, étant donné la grande variabilité possible des populations de Protozoaires.

DETCHEVA (1971-1972), en étudiant en Bulgarie les teneurs en Protozoaires dans différents types de sols, non labourés ou labourés, enrichis en superphosphates ou en fumier, arrosés ou non arrosés, a trouvé que les Protozoaires les plus nombreux étaient les Flagellés (100 à 1 000 000 par gramme de sol), puis les Rhizopodes (10 à 100 000), et enfin les Ciliés (10 à 10 000). Mais, en effectuant des comparaisons saisonnières, cet auteur a pu constater de très grandes variations, dans le rapport de 1 à 100, 1 000 et même parfois plus. Par exemple, dans un sol, les Flagellés qui étaient au nombre de 550 000 par gramme au printemps, s'élevaient à 1 million en été et redescendaient à 400 000 en automne ; dans ce même sol, les Ciliés qui étaient au nombre de 10 par gramme au printemps, s'élevaient à 400 en été et à 36 670 en automne.

Concernant les seuls Thécamoebiens, nous avons vu que ceux-ci sont généralement plus abondants dans les sols acides, et notamment les humus bruts sous conifères. VOLZ (1954) a trouvé ainsi un peuplement de Thécamoebiens plus abondant et plus profondément réparti dans un sol à humus brut sous pins que dans un mull sous forêt de feuillus. BAMFORTH (1971) a aussi trouvé que dans des échantillons récoltés sous conifères les Thécamoebiens étaient au moins dix fois plus abondants que les Ciliés (10 000 à 24 000 par gramme de litière et 8 000 par gramme de sol), alors que sous feuillus, les Ciliés approchaient, égalaient ou dépassaient les Thécamoebiens.

BONNET (1961) a observé que les sols jeunes hébergent des groupements de Thécamoebiens caractéristiques des roches-mères, alors que dans les sols évolués les peuplements de Thécamoebiens tendent à être identiques, quelle que soit la nature de la roche-mère : il y a climax faunique. Ce même auteur a notamment étudié les Thécamoebiens dans des sols de la République du Congo (BONNET, 1967).

COUTEAUX (1975a) a aussi observé que c'est dans les milieux forestiers à humus de type mor que l'on trouve les peuplements de Thécamoebiens les plus abondants, mais que c'est dans les sols calcaires qu'on trouve la faune thécamoebienne la plus caractéristique et la plus exclusive. COUTEAUX (1976) a étudié en détail le dynamisme de l'équilibre des Thécamoebiens dans des humus forestiers acides de Belgique et de France.

Pour les Biomasses, d'après les estimations de PUSSARD (1967) et celles d'auteurs plus anciens, on peut estimer que 100 000 Flagellés par gramme de sol correspondent très approximativement à une biomasse vivante de 3 g/m², 100 000 Amibes par gramme de sol à une biomasse vivante de 10 g/m² et

1 000 Ciliés par gramme de sol à une biomasse vivante de 1 g/m², soit pour l'exemple de RUSSELL (1923) une biomasse vivante de 70 g/m², pour l'exemple de MILLAR et TURK (1951) une biomasse vivante moyenne de 50 g/m² et, pour les fourchettes possibles données par PUSSARD (1971), une biomasse vivante de 3 à plus de 150 g/m². Dans notre tableau de la faune d'un sol brun non cultivé de région tempérée (cf. Figure 13, chap. III), nous avons admis une biomasse de 15 grammes de Protozoaires au mètre carré, valeur proche de celle trouvée dans les sols de la station agricole de Rothamstead en Angleterre.

En fait, pour les Protozoaires, les estimations de biomasse n'ont guère plus de signification que celles de densité et ne doivent être considérées aussi que comme de très grossières approximations destinées tout au plus à fixer les idées.

Les Thécamoebiens, pour leur part, ne dépasseraient que rarement un gramme au mètre carré. GASPAR (1973), dans les Ardennes, a cependant trouvé des peuplements de Thécamoebiens de 0,7 à 1,3 g/m² sous hêtraies et de 2,5 à 3,2 g/m² sous chênaies calcicoles, avec des variations de 1 à 4 selon les années. MATIC et BUNESCU (1977) ont aussi trouvé 20 g/m² de Thécamoebiens dans un sol brun acide des Monts Bucegi en Roumanie, mais seulement 0,11 g/m² dans un sol podzolique de toundra alpine voisin.

D'après PUSSARD (1971), les Flagellés et les Amibes sont généralement enkystés dans la proportion de 9 à 50 %, les Ciliés sont presque tous enkystés ou offrent au maximum 28 % d'actifs. Les Thécamoebiens sont le plus souvent actifs.

Influence des Protozoaires sur l'activité bactérienne

Du fait qu'ils sont certainement les principaux bactériophages du sol, on a longtemps considéré que les Protozoaires, en limitant le nombre des bactéries, devaient aussi nuire à la fertilité des sols. L'amibe *Naegleria gruberi*, élevée en culture pure, ingère par exemple 130 000 bactéries entre chaque division, et en 24 heures peut se diviser plusieurs fois (CUTLER et CRUMP, 1935).

En réalité, en détruisant les bactéries, les Protozoaires stimulent leur développement, qui est encore plus rapide que celui des Protozoaires, maintiennent jeunes les populations bactériennes et favorisent 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 (CUTLER et BAL, 1926). HEARVEY et GREAVES (1941) ont même montré que la fixation d'azote était non seulement accrue par la présence de Protozoaires vivants, mais aussi par des suspensions de Protozoaires tués par la chaleur. Diverses substances sécrétées par les Protozoaires peuvent aussi accroître la fixation d'azote (NIKOLJUK, 1963, 1969), tel par exemple l'acide indol-3-acétique, encore qu'il n'en existe que de faibles quantités dans les cultures pures d'*Azobacter* (BROWN et WALKER, 1970).

DARBYSHIRE (1972) a montré l'importance de la température dans la fixation comparée de l'azote par les cultures pures d'*Azotobacter chroococcum* et les cultures mixtes de cette même bactérie avec le Cilié *Colpoda steini*. Cette stimulation de la fixation d'azote a été particulièrement nette entre 15 et 25°C, mais moins nette ou même nulle aux températures inférieures ou supérieures.

L'ammonification paraît de même favorisée dans les sols par la présence de nombreux Protozoaires, dont entre autres *Colpoda sp.* (HILL, 1916). D'une manière générale, l'activité bactérienne globale s'accroît en présence de Protozoaires bactériophages, ainsi que le montrent les mesures de dégagement de gaz carbonique (CUTLER et CRUMP, 1935).

De plus, les Protozoaires dans les sols diminuent le rôle des antibiotiques dans l'équilibre de la microflore, en contribuant à limiter les bactériostases et les mycostases. Ils excrètent aussi des enzymes capables de modifier peptones et glucides, tels l'amidon et la cellulose.

Actuellement, on tend à considérer que les Protozoaires favorisent les processus métaboliques des sols et stimulent même parfois le développement des plantes supérieures.

Des graines de cotonnier traitées avec des *Azotobacter* activés par des Protozoaires ont vu leur développement stimulé et leur rendement accru (NIKOLJUK, 1963). Des jeunes plants de luzerne ont réagi aussi positivement à des cultures mixtes d'*Amoeba limax* et de bactéries de la rhizosphère. Cet effet résulterait de la production par l'amibe de l'hétéroauxine déjà citée : l'acide indol-3-acétique (NIKOLJUK et TAPILSKAJA, 1969).

Toutefois, ces résultats de laboratoire n'ont pu donner lieu à des applications pratiques de terrain, la grande complexité des écosystèmes naturels rendant les résultats par trop aléatoires.

STOUT (1973) a montré que même de petits changements dans les populations et les biomasses de Protozoaires peuvent être associés à une accélération du turnover des éléments minéraux, vraisemblablement par une microprédation accrue des bactéries. La respiration commune de deux populations de Protozoaires est plus forte que la somme de chacune d'elles, même avec des changements minimes dans l'équilibre proies-prédateurs.

Effet de la stérilisation des sols

SINGH et CRUMP (1953) ont observé que, dans un sol sableux de pH 6, pendant 12 mois après sa stérilisation par la vapeur, le peuplement bactérien et le nombre des Amibes y avaient crû conjointement.

Par contre, le traitement de ce sol avec une solution aqueuse à 40 % de formol y a diminué d'une manière significative le nombre des Amibes, alors même que l'activité bactérienne y est devenue par la suite plus active. Un type non apprécié de nourriture bactérienne a pu maintenir les Amibes en échec, ce qui confirme l'idée que la qualité de la microflore, plus que son importance, détermine l'augmentation des Amibes du sol.

TECHNIQUES D'ETUDE DES PROTOZOAIRES

Les techniques d'étude des Protozoaires sont très proches des techniques de Microbiologie et généralement peu pratiquées par les Pédobiologistes, aussi n'en rappellerons-nous que les grandes lignes, renvoyant pour plus de détails à HEAL (1970) ou PUSSARD (1971).

Techniques qualitatives directes

- Enfouissement dans le sol de lames histologiques, traitées après récupération comme des frottis humides.
- Technique des coupes de sol. Cette technique peut apporter certaines informations sur les Thécamoebiens présents dans les lacunes du sol.
- Extraction des Protozoaires par flottation avec mise en suspension du sol et décantation ; ceci, sans fixation préalable des Protozoaires ou, au contraire, après fixation par une solution d'acide picrique.

La séparation des Thécamoebiens est obtenue en milieu liquide par barbotage de CO₂ créant une solution saturée en gaz carbonique : le gaz naissant se dégage secondairement à l'intérieur des thèques qui, allégées, s'élèvent vers la surface du liquide où elles sont alors récoltées (BONNET et THOMAS, 1958).

COUTEAUX (1967) a proposé une fixation du cytoplasme des Thécamoebiens par le Bouin-Hollande suivie d'une coloration par le ponceau de xylidine, puis un décollement des thèques par un violent barbotage d'air de plusieurs heures. 5 ml de la suspension sont ensuite filtrés sur filtre Millipore de 25 mm de diamètre en esters de cellulose (Rawpo 2 500). Le filtre est séché à l'air, imbibé par quelques gouttes de xylol qui le rend transparent, puis monté sur lame au baume de Canada. COUTEAUX (1975) préfère maintenant monter directement le filtre séché dans quelques gouttes d'huile Millipore qui offre le même avantage de transparence pour le filtre, mais nécessite ensuite un lutage soigneux au Glyceel. COUTEAUX (1975) estime que cette technique permet une estimation quantitative valable des Thécamoebiens présents dans les un à deux premiers centimètres du sol qui ont été prélevés avec une microsonde circulaire de 6,6 cm² de section.

— Extraction de certains Protozoaires par galvanotactisme.

Soumis à un courant électrique, les Ciliés migrent, selon les conditions, vers l'anode ou la cathode autour desquelles ils peuvent être prélevés (LUBINSKI, 1949 ; BARKOTT, 1975).

Techniques qualitatives indirectes : les cultures

Pour faire l'inventaire des Protozoaires d'un sol, il est nécessaire d'utiliser plusieurs milieux de culture différant par leur consistance et la nature de leurs éléments nutritifs.

Pour les Protozoaires bactériophages, on cultive d'abord en boîte de Pétri, sur milieu gélosé (à 1-1,5 % de gélose et 0,5 % de NaCl) des bactéries comestibles (SINGH, 1946, 1955), puis on dispose des petits fragments de terre sur ces cultures. On laisse incubé une à deux semaines à 21°C et on observe ensuite directement au microscope, en disposant une lamelle sur la gélose pour emploi de l'objectif à immersion.

Pour les Protozoaires saprozoïques, on utilise des infusions de litière ou de sol à 1,5 % de gélose qu'on stérilise et qu'on ensemence, après refroidissement, par de petits fragments de terre.

Beaucoup d'autres milieux de culture ont été proposés. BAND (1959) a ainsi cultivé l'Amibe *Hartmannella rhysodes* dans une solution physiologique contenant de la peptone comme source azotée, et du glucose, du maltose ou du mannose comme source carbonée.

Techniques quantitatives de numération

Les Thécamoebiens peuvent être évalués quantitativement par la technique de COUTEAUX (1967) citée plus haut. KORGANOVA et GELTSEY (1977) estiment que les frottis de sol colorés avec une solution d'érythrosine à 1 % dans du phénol à 5 % permettent aussi une bonne estimation des Thécamoebiens avec distinction aisée des Thécamoebiens vivants et des coquilles vides.

Pour les autres Protozoaires, on utilise la technique des dilutions de sol, qu'on examine directement sur lame après séchage et coloration, ou qu'on inocule sur milieux de culture selon la méthode des cercles bactériens de SINGH (1946) :

Une douzaine de prélèvements de sol sont intimement mélangés et tamisés à 3 mm. Dix grammes de ce tamisage sont agités 5 minutes avec 50 ml d'eau distillée à 0,5 % de NaCl, et, à partir de cette première dilution au 1/5, on en réalise une série de 14 autres par dilution de deux en deux ; soit au total 15 dilutions

dont un certain volume est, soit examiné sur lame après séchage et coloration, soit inoculé sur milieu de culture.

Pour cela, on prépare 15 boîtes de Pétri stériles à solution de gélose nutritive (1 % de gélose et 0,5 % de NaCl). Avant refroidissement de cette gélose, on y plante 8 anneaux de verre également stériles de 1 cm de haut et 2 cm de diamètre. On étale dans chacun de ces anneaux une goutte d'une suspension pâteuse obtenue en émulsionnant dans de l'eau à 0,5 % de NaCl des raclures d'une culture d'*Aerobacter aerogenes*, et avec chacune des 15 dilutions réalisées comme il a été dit, on inocule les 8 anneaux d'une des 15 boîtes, à raison de 0,05 ml par anneau, soit une boîte de Pétri par dilution.

On laisse incuber les boîtes 2 semaines à 21-22°C (en ajoutant une goutte d'eau stérile à 0,5 % de NaCl aux cultures dont la gélose viendrait à se dessécher) puis, on compte après ce laps de temps la somme des cultures négatives dans l'ensemble des boîtes.

Des tables, telles que celles de FISHER et YATES (1943) donnent le nombre probable de Protozoaires bactériophages par gramme de terre (cf Figure 17).

Nombre de cultures négatives	Organismes par g.	Nombre de cultures négatives	Organismes par g.	Nombre de cultures négatives	Organismes par g.	Nombre de cultures négatives	Organismes par g.	Nombre de cultures négatives	Organismes par g.
4	1 690 000	27	132 000	50	17 300	73	2 330	96	317
5	1 430 000	28	121 000			74	2 140	97	290
6	1 230 000	29	110 000	51	15 800	75	1 960	98	265
7	1 060 000	30	101 000	52	14 500	76	1 800	99	243
8	931 000			53	13 300	77	1 650	100	223
9	824 000	31	92 000	54	12 200	78	1 510		
10	729 000	32	84 200	55	11 100	79	1 390	101	203
		33	77 100	56	10 200	80	1 270	102	185
11	650 000	34	70 500	57	9 380			103	169
12	581 000	35	64 500	58	8 570	81	1 170	104	154
13	520 000	36	59 000	59	7 860	82	1 070	105	140
14	467 000	37	54 000	60	7 210	83	979	106	126
15	421 000	38	49 400			84	898	107	113
16	380 000	39	45 200	61	6 600	85	823	108	101
17	344 000	40	41 400	62	6 040	86	755	109	90,2
18	311 000			63	5 540	87	693	110	79,4
19	282 000	41	37 900	64	5 080	88	635		
20	256 000	42	34 700	65	4 670	89	582	111	69,5
		43	31 800	66	4 280	90	534	112	60,2
21	232 000	44	29 200	67	3 920			113	51,3
22	211 000	45	26 700	68	3 600	91	490	114	42,9
23	192 000	46	24 500	69	3 300	92	450	115	34,8
24	175 000	47	22 400	70	3 020	93	412	116	27,4
25	159 000	48	20 500			94	377		
26	145 000	49	18 800	71	2 770	95	346		
				72	2 540				

Fig. 17 — Estimation du nombre de Protozoaires d'après FISHER et YATES, 1943.

Pour estimer séparément les Protozoaires actifs et les Protozoaires enkystés, on estime d'abord les Protozoaires totaux, puis seulement les formes enkystées, après avoir tué les formes actives avec une solution d'HCl à 2 % agissant pendant une nuit.

Il apparaît nécessaire de comparer les résultats de numération obtenus sur cultures bactériennes avec ceux qu'on peut obtenir sur diverses géloses nutritives. Mais, l'estimation quantitative des Protozoaires dans les sols demeure encore très aléatoire et affaire de spécialiste. DARBYSHIRE, WHEATLEY, GREAVES et INKSON (1974) ont cependant grandement facilité cette estimation en mettant au point des microdiluteurs pour Protozoaires et Bactéries du sol.

Un isolement quantitatif des Ciliés par séparation dans un champ électrique a aussi été proposé par BARKOTT (1975). Les conditions d'électrolyse, et notamment la nature des cations présents et la valeur de la pression osmotique, font que les Ciliés nagent vers l'anode ou la cathode. Un compteur de particules électriques est utilisé par BARKOTT pour compter automatiquement les Ciliés ainsi isolés.

Techniques d'observation, de préparation et de montage

Pour l'observation des Protozoaires vivants, il est commode d'accroître la viscosité du milieu par du blanc d'œuf pur, un gel hydrophile non toxique, tel la méthyl cellulose, ou encore de l'albumine de Peters constituée de 50 ml de blanc d'œuf, 50 ml de glycérine et 1 g de salicylate de sodium.

La fixation des Protozoaires s'effectue entre lame et lamelle après le dessèchement partiel du milieu à l'aide d'un papier filtre fin. Le milieu de Brumpt et le mélange de Zenker ont été utilisés comme fixateurs. Le milieu de Brumpt est un milieu à la fois fixateur et conservateur, composé de formol à 5 % renfermant 10 % de liqueur de Bouin (1). Le mélange de Zenker (2) nécessite ensuite un lavage à l'alcool à 70° iodé pour précipiter le bichlorure de mercure.

Les colorations possibles sont multiples. Rappelons, parmi les plus classiques, le vert lumière et l'éosine comme colorants de fond, le carmin chlorhydrique ou aluné et le rouge neutre à 1 % pour les vacuoles digestives et les vésicules, le vert de méthyle acétique pour les noyaux et les vacuoles, l'alcool iodo-ioduré et le frottis à la nigrosine pour les cils des ciliés, l'hématoxyline ferrique alcoolique de Dobell pour les systèmes nucléaires. Les trichocystes des Ciliés (corps fusiformes à filament toxique) sont visibles avec une solution à 1 % de bleu de méthyle et 3 % de potasse.

Le montage des Protozoaires peut s'effectuer en milieu liquide dans des lames à microcellule avec, par exemple, le milieu de Brumpt et un lutage très soigné des préparations, ou dans le baume après le passage classique dans des alcools de plus en plus forts et du xylol.

-
- (1) Liqueur de Bouin
- | | |
|----------------------|--------------|
| formol à 40 % | 100 ml |
| eau distillée | 300 ml |
| acide picrique | à saturation |
- + 5 % d'acide acétique au moment de l'emploi.
- (2) Mélange de Zenker (1894)
- | | |
|-------------------------------|--------|
| bichlorure de mercure | 5 g |
| bichromate de potassium | 2,5 g |
| sulfate de sodium | 1 g |
| eau distillée | 100 ml |
- + 5 % d'acide acétique au moment de l'emploi.

Chapitre 5

LES NÉMATODES

MORPHOLOGIE

SYSTÉMATIQUE

BIOLOGIE

- Ubiquité des Nématodes

- Développement des Nématodes

- Formes de résistance des Nématodes

- Nutrition des Nématodes du sol

- Prédateurs des Nématodes

LES NÉMATODES PHYTOPHAGES ET LA DÉFENSE DES CULTURES

- Les Nématodes phytophages

- La défense des cultures

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

- Les Nématodes et l'eau

- Les Nématodes et l'atmosphère du sol

LES NÉMATODES DANS LE SOL

- Abondance des Nématodes dans les sols

- Les Nématodes dans l'équilibre biologique et la dynamique des sols

- Influence des engrais et des insecticides

TECHNIQUES D'ÉTUDE DES NÉMATODES

- Extraction des Nématodes

- Comptage des Nématodes

- Extraction des kystes de Nématodes

- Culture des Nématodes

- Préparation des Nématodes

LES NÉMATODES

MORPHOLOGIE

Les Nématodes forment avec les Gordiens et les Acanthocéphales l'embranchement des Nematelminthes ou «vers ronds».

Les Nématodes sont des vers à symétrie bilatérale, à corps cylindrique et le plus souvent d'aspect filiforme. Ils ne possèdent pas de soies et ne sont pas segmentés, mais sont revêtus d'une épaisse cuticule. Certaines espèces sont toutefois ornementées ou superficiellement annelées (Criconematidae). Les Nématodes sont des acoelomates. Leur cavité viscérale est comblée par un tissu mésenchymateux très lâche, dont les cellules présentent d'énormes vacuoles rendant le ver turgescent ; un plasma à cellules amiboïdes et à substances toxiques existe dans cette cavité viscérale.

Les Nématodes ne possèdent ni appareil circulatoire, ni appareil respiratoire.

Leur appareil excréteur est souvent formé de deux tubes latéraux inclus dans l'hypoderme et s'ouvrant à l'avant par un orifice commun. Mais, il peut aussi n'exister qu'un seul canal excréteur éventuellement libre dans le pseudocoelome (certains Tylenchidae), exister deux systèmes excréteurs, un antérieur et un postérieur (*Rhabditis*), ou encore ne pas exister d'appareil excréteur (super famille des Dorylaimoidea).

Leur système nerveux se compose d'un anneau ganglionnaire périoesophagien d'où partent des nerfs antérieurs et 8 troncs nerveux postérieurs, parmi lesquels deux cordons principaux : un médio-dorsal et un médio-ventral. Comme organes des sens, les Nématodes possèdent des organes chimiotactiles s'ouvrant dans la région labiale ou postlabiale : les amphides ; certains possèdent aussi des phasmides, organes glandulo-sensoriels s'ouvrant de part et d'autre de la queue. Amphides et phasmides sont importants en systématique.

A la différence des Gordiens, la plupart des Nématodes possèdent un appareil digestif complet : la bouche est normalement composée de 6 lèvres (en donnant parfois 3 ou 4 par soudure) et éventuellement de papilles. La cavité bucco-pharyngienne peut posséder des pseudo-dents et renferme souvent un stylet constitué par une sorte d'aiguille creuse rentrante ; ce stylet, généralement présent chez les espèces phytophages, existe aussi, bien que différent, chez certaines espèces carnivores (*Dorylaimus*). L'œsophage s'élargit postérieurement en un bulbe musculéux possédant 3 glandes œsophagiennes plus ou moins soudées. L'aspect de l'œsophage varie beaucoup avec les différents groupes de Nématodes et aide à leur reconnaissance. Viennent ensuite l'intestin et l'anus. La queue de l'animal, par définition, va de l'anus à l'extrémité postérieure.

Les glandes sexuelles ou gonades sont des tubes repliés dans leur partie distale. Les cellules sexuelles de plus en plus évoluées se succèdent en file en donnant des ovules ou des spermatozoïdes à l'autre extrémité. Les femelles ont une ou deux gonades selon les espèces ; quand il y en a deux, la vulve est souvent à mi-longueur en position ventrale. Chez les mâles, qui sont souvent peu nombreux, existe un cloaque avec parfois une paire de « spicules », organes copulateurs sortant par le pore anogénital. Chez de nombreux Secernentea, cet orifice est bordé par une expansion cuticulaire qui maintient la femelle durant la copulation et qu'on désigne sous l'appellation de « bourse copulatrice ». Beaucoup d'espèces peuvent se reproduire parthénogénétiquement ; quelques espèces sont hermaphrodites et il en est, surtout parmi les parasites, qui possèdent une alternance des générations.

Les Nématodes libres du sol mesurent en moyenne de 0,2 à 2 mm de longueur et de 10 à 40 microns de diamètre, ce qui les rend pratiquement invisibles à l'œil nu. Quelques espèces à stade adulte libre sont cependant géantes et atteignent 3 à 15 cm de longueur, tels sont les *Mermis*, dont les stades larvaires sont parasites d'insectes, mais dont les stades adultes se déplacent lentement dans les sols ; ce sont des animaux plutôt rares. Rappelons que l'*Ascaris* du cheval mesure environ 30 cm de long avec un diamètre de 7 à 8 mm.

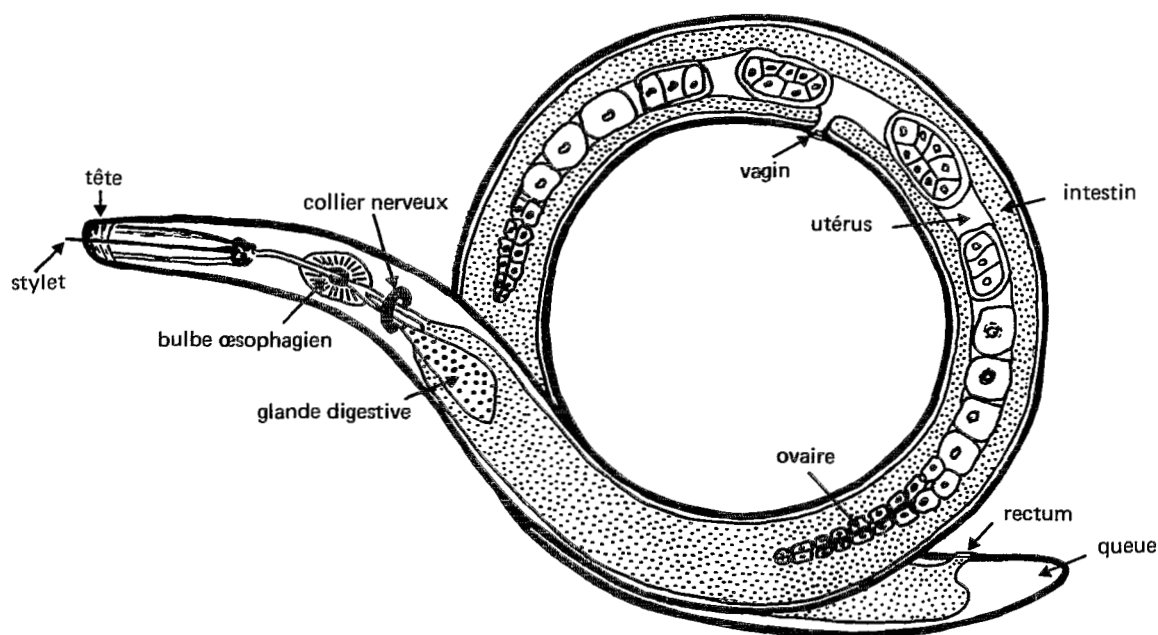


Fig. 18 – Organisation schématique d'un Nématode phytophage

←.....TYLENCHOIDEA.....>>.....RHABDITIDA.....→



Ditylenchus



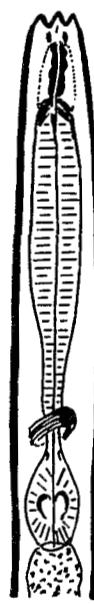
Pratylenchus



Paratylenchus



Rhabditis



Cephalobus



Diplogaster

←.....MONHYSTERIDA.....>>.....ENOPLIDA.....>>.....DORYLAIMIDA.....→



Plectus



Mononchus



Dorylaimus



Xiphinema



Trichodorus

Fig. 19 - Extrémités antérieures de divers Nématodes.

SYSTEMATIQUE

SOUS-EMBRANCHEMENT DES NÉMATODES

• Classe des Secernentea (= Phasmodia)

Existence de phasmodes et de canaux excréteurs latéraux. Absence de papilles somatiques et généralement de soies somatiques. Œsophage en massue ou doublement bulbeux mais pas cylindrique. Bouche d'habitude à 3 ou 6 lèvres. Très nombreux nématodes parasites.

ORDRE DES TYLENCHIDA

Nématodes parfois très renflés et à stylet rentrant, carnivores ou phytophages (cet ordre inclut la majorité des ecto et endoparasites phytophages). Bourse copulatrice, quand présente, à expansion cuticulaire sans nervures de soutien.

Super-famille des Tylenchoidea. Glande dorsale œsophagienne s'ouvrant dans l'œsophage, vers la base du stylet.

Familles : Tylenchidae,	genres <i>Anguina</i> <i>Tylenchus</i> <i>Ditylenchus...</i>
Neotylenchidae,	
Hoplolaimidae,	genre <i>Pratylenchus</i>
Heteroderidae,	genres <i>Heterodera</i> <i>Meloidogyne...</i>
Criconematidae,	genre <i>Paratylenchus</i>
Tylenchulidae,	

Super-famille des Aphelenchoidea. Glande dorsale œsophagienne s'ouvrant dans le bulbe médian du pharynx-œsophage. Bourse copulatrice absente, sauf chez les *Aphelenchus* et *Metaphelenchus*, où l'expansion cuticulaire possède des nervures de soutien.

Familles : Aphelenchidae,	genre <i>Aphelenchus</i>
Aphelenchoididae,	genre <i>Aphelenchoides</i>
Paraphelenchidae,	
Sphaerulariidae.	

ORDRE DES RHABDITIDA

Nématodes sans stylet. Stades larvaires et adultes dans le sol. Nématodes non enveloppés dans une mue. Œsophage non en massue, mais le plus souvent doublement bulbeux. Lumière de l'intestin bien développée. Bourse copulatrice à nervures de soutien chez les Rhabditidae, absente dans les autres familles.

Sur matières organiques en décomposition :

Familles : Rhabditidae,	genre <i>Rhabditis</i>
Diplogasteridae,	<i>Diplogaster...</i>
Cephalobidae,	<i>Cephalobus.</i>

ORDRE DES STRONGYLIDA

Nématodes sans stylet, seulement présents dans la partie supérieure des sols aux stades larvaires, les adultes étant parasites. Nématodes souvent enveloppés dans une mue ou exuvie. Lumière de l'intestin peu développée.

genre *Strongyloides...*

ORDRE DES ASCARIDIDA

Parasites de l'homme : oxyures et ascaris.

ORDRE DES SPIRURIDA

Nématodes tous parasites de vertébrés à l'état adulte. Parasites de l'homme : filaires.

ORDRE DES CAMALLANIDA

- **Classe des Adenophora (= Aphasmidia).**

Nématodes sans phasmides et canaux excréteurs latéraux. Papilles somatiques et soies d'habitude présentes. Œsophage doublement bulbeux ou cylindrique mais non en massue. Bouche n'ayant pas 3 ou 6 lèvres. Très nombreux nématodes libres.

ORDRE DES MONHYSTERIDA

Nématodes jamais triradiés ou latéralement compressés. Passage de l'œsophage à l'intestin assez large.

genres *Plectus*
Monhystera

ORDRE DES CHROMADORIDA

Nématodes triradiés ou latéralement compressés. Passage de l'œsophage à l'intestin d'habitude étroit.

genre *Chromadora*

ORDRE DES ENOPLIDA

Tête habituellement munie de 10 à 16 soies, stylet absent. Œsophage cylindrique, conique ou multibulbeux.

ORDRE DES DORYLAIMIDA

Tête sans soies, stylet présent. Œsophage cylindrique, mais plus large en arrière. Nombreux Nématodes phytophages, mais aussi omnivores, détritiphages, bactériophages, oviphages et autres.

genres *Mermis*
Dorylaimus
Xiphinema
Trichodorus
Longidorus
Mononchus (prédateur de grande taille à cavité buccale armée de dents)

Parasites de l'homme : trichocéphales
trichines.

ORDRE DES DIOCTOPHYMATIDA

Tous parasites de mammifères.

La détermination précise des espèces a toujours été un problème en Nématologie ; les critères zoologiques habituels et les détails de structure ou d'anatomie s'avèrent souvent insuffisants, et les Nématologues sont souvent obligés de faire appel à des techniques particulières et souvent difficiles, comme :

— des mensurations rigoureuses, à partir de points anatomiques bien précis, permettant d'obtenir des rapports entre les dimensions de différents organes, puis d'établir des formules d'identification ;

- l'emploi de la microscopie à contraste de phases ou, actuellement, de la microscopie électronique à balayage, très prometteuse mais encore difficile d'emploi ;
- l'étude de la composition protéinique des Nématodes réclamant une standardisation des techniques d'analyse ;
- des recherches sérologiques par injection d'extraits de Nématodes chez le lapin et formation d'anticorps spécifiques (RITTER, 1971).

BIOLOGIE

Ubiquité des Nématodes

Les Nématodes sont certainement les organismes pluricellulaires les plus abondants et les plus répandus. Presque tous les animaux et presque tous les végétaux peuvent être parasités par les Nématodes ; 50 espèces de Nématodes parasitent l'homme, 33 le chat, 60 le cheval, et les Nématodes phytophages à eux seuls sont l'objet de l'étude de spécialistes de plus en plus nombreux.

On rencontre des Nématodes libres dans les océans, des sables côtiers aux fosses marines, dans les lacs, dans les rivières et dans les sols. On en a dégelés en vie des glaces polaires et on en a récoltés dans des sources chaudes à plus de 50°C. Ils se sont même adaptés à un milieu aussi particulier que le vinaigre de vin. Tous les Nématodes demeurent cependant des animaux aquatiques ou fortement hygrophiles et, quand il n'existe pas de film d'eau, ils meurent, passent en vie ralentie, se déshydratent ou s'enkystent.

Environ 50 000 espèces de Nématodes sont décrites à ce jour ; certains auteurs estiment qu'il peut en exister dix fois plus !

Développement des Nématodes

A part quelques rares espèces hermaphrodites, tous les Nématodes sont à sexes séparés. Quelques espèces sont entièrement ou provisoirement parthénogénétiques, mais il n'existe pas de multiplication asexuée chez les Nématodés. Tous pondent des œufs, quelques espèces étant ovovivipares. Les larves changent quatre fois de cuticule, le cinquième stade étant la forme adulte.

Les *Rhabditis* mettent 5 jours à se développer, la plupart des autres Nématodes une vingtaine de jours et les plus grosses espèces une cinquantaine de jours (KUHNELT, 1961).

Forme de résistance des Nématodes

Quand les conditions l'exigent, les Nématodes rentrent en vie ralentie et, pour de nombreuses espèces, se déshydratent ou s'enkystent. De nombreux Nématodes phytophages (*Plectus*, *Cephalobus*, *Tylenchus*, *Aphelenchus*...) peuvent subir une dessiccation complète et prolongée et demeurer ainsi inertes pendant des mois et des années. Des déshydratations et réhumidifications successives sur les mêmes larves sont généralement possibles.

Les « nielles » du blé sont des galles formées par l'ovaire hypertrophié de la fleur de blé et renfermant des larves d'*Anguina tritici* déshydratées. BAKER (1771) a prouvé la reviviscence, après 28 ans, de ces larves recueillies et conservées au sec depuis 1743. PENNETIER a contrôlé ces faits sur 12 ans.

Le record actuel de longévité pour la reviviscence serait détenu par *Tylenchus polyhyphus* avec 39 ans. En atmosphère sèche, les «nielles» du blé résistent aussi plusieurs heures à -272°C et à $+80^{\circ}\text{C}$, soit 352°C de différence.

L'enkystement des *Heterodera* est d'un genre particulier, car les kystes d'*Heterodera* correspondent à des femelles mortes, dont la cuticule a subi un tannage et qui ne sont plus que des sacs à œufs. Ces kystes, selon les espèces, sont globuleux, piriformes ou en forme de citron. Les *Heterodera* sont des Nématodes phytophages, essentiellement de pays tempérés, et à nombre d'hôtes réduit.

De leur côté, les *Meloidogyne* vivent dans les tissus des racines en déterminant des galles à l'intérieur desquelles sont fréquemment pondus les œufs. Ce sont des Nématodes «galligènes» surtout de pays chauds, mais représentés aussi par de nombreuses espèces dans les régions tempérées : *Meloidogyne nassi*, par exemple, s'attaque aux céréales en Europe. Les diverses espèces de *Meloidogyne* ont généralement plusieurs hôtes (DE GUIRAN et NETSCHER, 1970). Les masses gélatineuses d'œufs de *Meloidogyne* auraient à l'état libre dans le sol une résistance à la dessiccation égale à celle des masses d'œufs incluses dans les racines (DEMEURE, 1976).

Les *Anguina* (Tylenchidae) déterminent de même la formation de galles sur les feuilles, les tiges et les fleurs.

L'ouverture des kystes et des galles dépend de la force de rétention d'eau du sol contre laquelle kystes et galles luttent pour se réimbiber, et donc aussi de la conductibilité hydrique du sol (COLLIS-GEORGE et BLAKE, 1959). Théoriquement, des forces de succion supérieures à 150 cm empêcheraient l'éclosion des kystes. En pratique, la réduction des éclosions est maximum dans les mois secs, bien que la température d'éclosion pour plusieurs espèces d'*Heterodera* ait été trouvée en laboratoire proche de 25°C . Mais, l'éclosion des kystes d'*Heterodera* dépend avant tout de la présence des excréments de racines émis par les plantes hôtes (hatching factor). Une accumulation de gaz carbonique dans les sols inhibe parfois les éclosions (WALLACE, 1959).

En dehors du transport par le vent et les eaux de leurs formes de résistance, les Nématodes peuvent être disséminés par divers animaux, soit qu'ils les parasitent temporairement, soit qu'ils s'attachent à eux, tel par exemple *Rhabditis coarctata*, dont les larves s'attachent préférentiellement aux pattes des insectes. L'homme contribue aussi grandement à la dissémination des Nématodes.

Nutrition des Nématodes du sol

La plupart des Nématodes libres se nourrissent de bactéries, de champignons, d'algues et de jus organiques au sein des matières organiques en décomposition et des excréments de la faune (NIELSEN, 1949, 1967). Dans un sol de prairie riche en Nématodes, NIELSEN a calculé, par des mesures respirométriques, que les Protozoaires, les Nématodes et les Enchytréides consommaient les bactéries dans la proportion 20/2/1 (TWINN, 1974).

Les Nématodes phytophages se nourrissent en perçant les parois cellulaires des tissus végétaux à l'aide d'un stylet. Nous verrons plus en détail un peu plus loin les Nématodes des cultures.

Parmi les Nématodes mycophages du sol, plusieurs se localisent dans les tissus végétaux altérés sans en être pour cela eux-mêmes prédateurs ; il en est ainsi d'*Aphelenchus avenae* qui se nourrit de divers champignons phytopathogènes, et notamment de nombreux *Fusarium* (MANKAU et MANKAU, 1962). *Aphelenchoides parietinus* est attiré par de nombreuses espèces d'Actinomycètes et la plupart des cultures

fongiques (KATZNELSON et HENDERSON, 1964). Nous-même avons pu observer des Nématodes se nourrissant sur des Mycétozoaires déjà évolués et fortement colonisés par les bactéries, avant d'être eux-mêmes un peu plus tard la proie d'Acaridides (Acariens) (BACHELIER, 1970).

De nombreux Nématodes jugés saprophages (genres *Chromadora* et *Rhabditis*, par exemple) et qui vivent donc sur des matières organiques en décomposition, se nourrissent en fait essentiellement de bactéries et autres petits organismes.

Les Nématodes prédateurs se nourrissent de Protozoaires, de Rotifères, de Tardigrades, de petits Oligochètes et d'autres Nématodes. Alors que les genres *Diplogaster* et *Mononchus* sont dépourvus de stylet et avalent leur proie entière ou en morceaux, le genre *Dorylaimus* aspire le suc de sa victime par l'intermédiaire de son stylet.

De nombreux Nématodes parasites semblent sécréter des enzymes digestifs par la bouche et absorber ainsi une nourriture prédigérée, la sécrétion étant à la fois digestive et toxique (CAYROL, 1971).

Il est enfin de nombreux Nématodes omnivores, notamment, dans l'ordre des Dorylaimida, certains *Xiphinema*, *Longidorus* et *Trichodorus*.

On pense que dans un sol non cultivé, plus de la moitié des Nématodes doivent être saprophages, un quart environ doit se nourrir d'algues et de champignons, 10 % environ seraient phytophages et moins de 5 % seraient prédateurs de Protozoaires ou autres petits animalcules.

Prédateurs des Nématodes

Les Nématodes du sol peuvent être victimes de virus, de bactéries, de champignons, de Protozoaires (Sporozoaires), de Tardigrades, d'autres Nématodes, d'Enchytréides et de divers Arthropodes : Chilopodes, Acariens et Insectes, dont plusieurs Collemboles (CAYROL, 1971).

KATZNELSON, GILLESPIE et COOK (1964) ont montré que plusieurs espèces de Nématodes bactériophages sont lysées par certaines myxobactéries du sol ou un concentré enzymatique issu de leur milieu de culture. Toutefois, *Aphelenchus avenae*, Nématode mycophage, et *Heterodera trifolii*, parasite kystogène de plantes, ne paraissent pas affectés par les myxobactéries.

ALAM, KHAN et SAXENA (1974) ont observé l'effet toxique de filtrats de culture de divers champignons de la rhizosphère sur la vie et l'éclosion larvaire de plusieurs Nématodes phytoparasites. Mais, les Nématodes sont aussi la proie directe de nombreux champignons, dont une cinquantaine d'espèces sont bien connues à ce jour (DUDDINGTON, 1955 ; CAYROL, 1971).

Les Zoopagales attaquent surtout les Protozoaires, mais ce groupe renferme quelques espèces, très largement distribuées, qui attaquent les Nématodes en les collant à leur mycélium, puis les colonisent ensuite intérieurement en les vidant. D'après SOPRUNOV et SOPRUNOVA (1952), le passage d'un mode de vie saprophytique à un mode de vie prédateur serait, pour certains de ces champignons, lié à l'accumulation dans le milieu de substances métaboliques produites par les Nématodes ; une de ces substances, parmi les plus actives, étant l'ion carbonate.

Parmi les Hyphomycètes, il en est qui infectent les Nématodes par leurs spores. Celles-ci collent aux téguments des Nématodes, les percent en germant puis le champignon développe son mycélium à l'intérieur des animaux, seuls les hyphes fertiles portant les conidies sortant de leur corps. Mais, les Hyphomycètes les plus curieux sont ceux qui capturent eux-mêmes les Nématodes. Selon les espèces, ces champignons captureurs de Nématodes possèdent des protubérances collantes, des réseaux mycéliens adhésifs, de simples anneaux ne se resserrant pas ou, au contraire, de véritables anneaux-collets qui, en se resserrant, étranglent les Nématodes pris au piège. SATCHUTHANANTHAVALÉ et COOKE (1967)

ont cependant montré que ces champignons sont d'abord saprophages. Ceux à réseau adhésif demeureraient saprophages, même en présence de Nématodes, et ils pourraient utiliser des matériaux aussi résistants que la cellulose. Ceux à anneaux constricteurs ne seraient prédateurs que pendant des temps limités et demeureraient liés à la présence de glucides énergétiques, comme les hexoses.

De nombreux Acariens sont aussi prédateurs de Nématodes : des Gamasides, des Acaridides et même certains Oribates. ROCKETT et WOODRING (1966) ont ainsi observé plusieurs Oribates prédateurs de Nématodes saprophytiques et parasites de plantes, telle une espèce de *Pergalumna* qui se nourrit du Nématode *Tylenchorhynchus martini*, parasite de la canne à sucre. BLACKIT (1975), étudiant les interrelations entre les Microarthropodes et les Nématodes, a constaté que les Nématodes d'une tourbe placée sur agar, non seulement n'ont pas vu leur population réduite en présence de Collembolles prédateurs, mais que celle-ci s'est même significativement accrue en présence d'Acariens, d'ailleurs pas obligatoirement prédateurs. Il semble que les Microarthropodes, en rendant assimilables certaines matières organiques ou en freinant la croissance des champignons, favorisent la croissance des bactéries dont profitent ensuite les Nématodes bactériophages.

Nous retrouvons là le type d'interaction stimulante que nous avons déjà vu se manifester, avec un déterminisme supposé différent, entre les Protozoaires et certaines bactéries. La diversité d'un peuplement, par des voies multiples, favorise l'activité biologique globale du milieu.

LES NÉMATODES PHYTOPHAGES ET LA DÉFENSE DES CULTURES ⁽¹⁾

Les Nématodes phytophages

On ne trouve des Nématodes phytophages que dans deux des nombreux ordres qui constituent la classe des Nématodes : les Tylenchida et les Dorylaimida. 1 500 espèces de Nématodes phytophages réparties dans plus de 150 genres sont actuellement connues et on en décrit une centaine de nouvelles espèces chaque année.

Certaines espèces attaquent les graines, tel *Anguina tritici* des nielles du blé, d'autres attaquent les feuilles, tel *Aphelenchoides ritzemabosi* des chrysanthèmes, d'autres attaquent le bas des tiges de nombreuses plantes, tel *Ditylenchus dipsaci* qui cause aussi la nécrose de la gaine des feuilles de l'orge, du blé, de l'avoine et du seigle. Mais, la plupart des Nématodes phytophages vivent principalement aux dépens du système racinaire des plantes ou de leurs tubercules, tel *Heterodera schachtii* des betteraves ou *Heterodera rostochiensis* des pommes de terre.

Innombrables sont les publications concernant les Nématodes des cultures. Nous ne citerons ici à titre d'exemple que la publication des comptes-rendus des journées françaises d'étude et d'information tenues à Paris en 1971 «Les Nématodes des cultures», ACTA éd. (Paris) et, pour les Nématodes parasites des cultures tropicales, le livre «Nematodes of tropical crops», qui rassemble de même diverses publications (PEACHEY éd., 1969). Peuvent encore être citées concernant les cultures maraîchères au Sénégal : NETSCHER (1970), le tabac à Madagascar : DE GUIRAN (1970), les rizières inondées en Côte d'Ivoire : MERNY (1970), les rizières du Sénégal : FORTUNER (1976), les Nématodes du genre *Meloidogyne*, parasites de cultures tropicales : DE GUIRAN et NETSCHER (1970), les Nématodes associés aux cultures maraîchères en Mauritanie : NETSCHER et LUC (1974).

(1) Cf. addenda en fin de chapitre.

L'attraction des racines pour les Nématodes qui les parasitent dépend de leurs diffusats, mais aussi de l'abondance des microorganismes qui les entourent ; les filtrats de cultures d'*Actinomyces* ont ainsi un effet attirant sur les Nématodes (KATZNELSON et HENDERSON, 1962). De même, EDMUNDS (1966) a montré l'attraction accrue des Nématodes pour les racines de luzerne infectées par *Fusarium oxysporum* et dégageant plus de CO_2 .

Les périodes estivales de sécheresse immobilisent parfois assez longtemps les Nématodes pour permettre aux racines arrêtées dans leur développement de repartir (JONES, LARBÉY et PARROTT, 1969). WINCHESTER (1968) a observé en Amérique du Sud que les diminutions estivales des Nématodes correspondaient à une augmentation de colonies bactériennes qui, en cultures pures, tuaient les Nématodes. Par contre, GRANDISON (1973) suggère que les déficits en humidité induisent dans les plantes des modifications quantitatives et qualitatives de leur teneur en azote susceptibles d'expliquer l'abondance et la distribution des Nématodes parasites.

Selon les espèces, les Nématodes phytoparasites sont endoparasites, semi-endoparasites ou ectoparasites, soit sédentaires, soit migrateurs (RITTER, 1971).

Les endoparasites deviennent adultes et pondent leurs œufs à l'intérieur des tissus végétaux qui ultérieurement, en pourrissant, libéreront les jeunes larves. Les semi-endoparasites se fixent sur les radicelles ou les racines dans lesquelles ils sont profondément engagés, mais ils pondent à l'extérieur. Les ectoparasites enfin se tiennent dans le sol, à l'extérieur de la racine qu'ils viennent piquer occasionnellement.

Les racines attaquées présentent parfois des symptômes bien nets comme les galles des *Meloidogyne*, des extrémités gonflées ou digitées dues souvent à certains *Pratylenchus*, ou encore de petites taches brunes ; mais, le plus souvent, l'attaque des Nématodes ne se remarque qu'en cas d'attaque massive déterminant des pourritures secondaires. Ces pourritures entraînent la mort des racines et le flétrissement. la chlorose ou le rachitisme des parties aériennes, par déficience en eau et en sels minéraux.

En fait, il se produit généralement un équilibre entre le parasite et la plante hôte, équilibre acquis aux dépens de la croissance et de la production de la plante. De nombreuses « fatigues du sol » sont souvent dues à des Nématodes, et non à des carences minérales ou à la sécheresse. On a ainsi trouvé que le « white-tip » du riz, tenu longtemps pour lié à des carences minérales, était en réalité déterminé par *Aphelenchoides oryzae*. La baisse de rendement qui se manifestait dans les ananas de Côte d'Ivoire à partir de la deuxième et troisième culture, et cela malgré des apports d'engrais, a pu aussi être rattachée à des infections par les Nématodes.

Les *Heterodera* et les *Meloidogyne* sont parmi les Nématodes phytoparasites les plus importants ; citons *H. rostochiensis*, le Nématode doré de la pomme de terre, *H. schachtii*, le Nématode de la betterave, et *H. avenae*, le Nématode des céréales (avoine, blé, orge), qui peut abaisser les récoltes de 5 à 10 %. STRICKLAND (1965) a estimé que la perte moyenne probable de céréales chaque année en Angleterre équivaut à 25 000 ha pour l'ensemble des trois céréales citées. Sept variétés pathogènes d'*H. avenae* ont été découvertes à ce jour et aucun génotype d'orge résistant à *H. avenae* d'Australie n'a encore été trouvé.

Les Nématodes agissent parfois comme introducteurs d'autres agents pathogènes : champignons, bactéries ou virus.

Ainsi, dans le sud-ouest de Madagascar, les attaques des Nématodes faciliteraient la pénétration de différents *Fusarium* et causeraient un flétrissement des cotonniers. Mais, LUC (1958) a montré que ce flétrissement serait aussi causé par une mauvaise structure du sol ou une trop forte concentration en chlorures. Dans le cas des feuilles laciniées de la vigne (fanleaf), on sait que le Nématode *Xiphinema index* peut introduire le virus pathogène cause de cette maladie (HEWITT, RASKI, GOHEEN, 1958). Quelques autres espèces de *Xiphinema* et des *Longidorus* introduisent le virus des taches annelées du framboisier. Quelques *Trichodorus* introduisent le virus du tabac.

Nombreuses sont les attaques de plantes cultivées qui sont en fait le résultat de l'activité synergétique de plus d'un pathogène, et les Nématodes sont très souvent en cause dans ce type d'interaction (CAYROL, 1973). Un flétrissement du cotonnier ne se déclare ainsi aux États-Unis que si le Nématode parasite et le champignon *Fusarium vasinfectum* sont simultanément présents dans le sol.

Il existe, de même, des associations de *Meloidogyne* avec des virus, notamment sur le soja, avec des bactéries sur les framboisiers, les tabacs et les cèllets, et avec des champignons (*Fusarium*, *Verticillium*, *Phytophthora*,...) sur de nombreuses autres cultures. Des organismes saprophytiques peuvent être aussi secondairement en cause (CAYROL, 1973).

NETSCHER et LUC (1974) ont encore montré, en étudiant les Nématodes des cultures maraîchères en Mauritanie, que plusieurs plantes pouvaient servir de réservoir aux différents *Meloidogyne*, ainsi : *Prosopis sp.* servant de brise-vent, le palmier-dattier, ou encore *Callotropis procera*, plante spontanée.

Parfois, enfin, un Nématode qui est pathogène pour une plante peut s'avérer bénéfique pour une autre. Ainsi, SCHILT et COHN (1975) ont constaté en Israël que le Nématode *Paratrichodorus minor* stoppe la croissance des aubergines à partir de 200 individus par plante, alors qu'il stimule la croissance des racines et des tiges de cotonnier à raison de 800 individus par pied.

La défense des cultures

Les Nématicides

L'emploi des nématicides issus de l'industrie chimique n'est économiquement possible que pour des affections graves et des cultures assez rentables. De plus, ces nématicides sont dangereux, tant pour les autres organismes, que pour leur introduction et leur éventuelle concentration dans les chaînes alimentaires. La répétition des désinfections tend à stériliser le sol.

Par ailleurs, les perturbations dues aux traitements chimiques (ou thermiques) des sols peuvent aussi causer la pullulation d'un pathogène mineur (échange de dommages), une recolonisation encore plus importante du substrat par le parasite (effet boomerang) ou une modification de la vigueur des végétaux sans relation avec les organismes pathogènes (phytoincidence des traitements) (CAYROL, 1971), d'où la recherche, dans le cadre de la lutte biologique, de nématicides naturels facilement biodégradables.

FEDER (1961), en Floride, a remarqué que le sucre en solution assez concentrée constituait un poison violent pour les Nématodes parasites des arbres et des cultures. SINGH et SITARAMAIAH (1966) ont noté l'effet positif de l'huile de ricin et de l'huile d'arachide sur les galles de *Meloidogyne javanica* ; les extraits solubles des sols ainsi traités ayant aussi un effet inhibiteur sur l'éclosion des larves. KHAN, ALAM et AHMAD (1974) se sont penchés sur le mécanisme de contrôle des Nématodes parasites de plantes par application d'huiles de tourteaux. WALKER, SPECHT et BEKKER (1966) ont montré l'activité nématicide de cultures d'Actinomycètes (*Streptomyces sp.*) et de bactéries (*Bacillus sp.*) sur les larves et les adultes de *Pratylenchus penetrans*. Les filtrats de culture de nombreux champignons sont aussi toxiques pour les Nématodes phytoparasites (ALAM, KHAN et SAXENA, 1974). MILLER et AHRENS (1969) ont observé que les soucis possèdent une activité nématicide très nette et sont donc à recommander dans les jardins. HACKNEY et DIKERSON (1975) ont aussi constaté l'effet nématicides des soucis, des graines de ricin et des chrysanthèmes sur *Meloidogyne incognita* et *Pratylenchus allenii*.

De telles observations, peuvent découler des pratiques de lutte biologique, peut-être plus ou moins empiriques, mais l'essentiel est que ces pratiques soient efficaces, et donc aptes à remplacer la lutte chimique presque toujours écologiquement néfaste.

L'amélioration des conditions culturales

L'amélioration des conditions culturales vise, non à lutter directement contre le Nématode parasite, mais à donner une plus grande vigueur à la plante qui pourra alors mieux se défendre, ou encore, comme souvent le font les nématicides naturels, à modifier l'équilibre biopédologique au détriment des parasites.

Les Nématodes phytophages peuvent être partiellement contrôlés dans les pays chauds en apportant au sol de grandes quantités de matières organiques (composts, engrais verts, mollasses). Les saprophytes en se développant favorisent les prédateurs qui, entre autres proies, s'attaquent aux Nématodes phytophages, dont la population peut être ainsi réduite au 1/10 en quelques semaines, pour autant qu'il n'y ait pas trop de racines parasitées ou de kystes (RUSSELL, 1961).

KIRKPATRICK, MAI, FISHER et autres (1959) ont observé en Angleterre que, sous l'influence des engrais potassiques épandus dans les vergers, *Xiphinema americanum* et *Pratylenchus penetrans* diminuent d'une manière significative, alors que les arbres augmentent de vigueur. Les engrais azotés et phosphorés n'influencent pas ces Nématodes qui paraissent plus liés aux qualités chimiques des feuilles, et notamment à leurs teneurs en azote et en potassium, qu'à celles du sol.

La rotation des cultures et la recherche de variétés résistantes

La rotation des cultures prévoit entre les campagnes de plantes sensibles aux Nématodes la culture de plantes jugées résistantes à leur attaque. Ainsi, dans l'Arizona (U.S.A.), une culture d'orge est-elle recommandée pour réduire les infestations de *Meloidogyne incognita* prédateur des cotonniers (CARTER et NIETO, 1975). WILSON et FRENCH (1975) ont aussi constaté que les cultures d'orge et les herbages réduisent *Ditylenchus dipsaci*, prédateur de l'avoine.

On cherche à sélectionner des variétés de plantes qui résistent au Nématode parasite, mais souvent apparaît une race de Nématode B plus agressive qui brise la résistance de la plante.

L'utilisation de champignons prédateurs

Cette utilisation des champignons prédateurs dans le contrôle biologique des Nématodes phytoparasites a donné quelques résultats prometteurs.

DUDDINGTON et DUTHOIT (1960) ont montré que les engrais verts accroissent parfois l'activité de ces champignons et favorisent par suite indirectement la croissance des plantes ; dans l'expérimentation de ces auteurs, les parcelles ayant reçu des engrais verts renfermaient notamment beaucoup moins d'*Heterodera major*. On a aussi, en Angleterre, réussi à diminuer les larves de Nématodes attaquant les semences d'avoine en inoculant dans le sol le champignon prédateur *Dactylella thaumasia*, conjointement à un apport de matières organiques destinées à en stimuler la poussée (DUDDINGTON, 1961).

Par contre, DUTHOIT et GODFREY (1963) n'ont pas retrouvé cette influence positive des engrais verts sur *Arthrobotrys robusta* et *A. oligospora*, deux autres champignons prédateurs actifs des Nématodes de racines d'avoine. PETERSON et KATZNELSON (1965) ont montré que l'importance d'*A. oligospora* dans le sol dépend essentiellement de la nature des racines : abondant dans la rhizosphère du soja, ce champignon est peu développé dans la rhizosphère du blé.

MILLER et WAGGONER (1963), étudiant l'influence de diverses couvertures de sol, ont observé qu'une feuille de polyéthylène de couleur noire, en abaissant la température du sol, favorisait le développement de *Rhizoctonia solani* Kuehn, champignon prédateur du Nématode de prairie *Pratylenchus penetrans* Cobb, dont la population pouvait alors se trouver réduite des deux tiers.

Des résultats positifs ont été aussi acquis à Hawaï sur cultures d'ananas.

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les Nématodes et l'eau

Nous avons déjà souligné le caractère hydrophile des Nématodes. Mais, les Nématodes des eaux libres ne peuvent généralement pas vivre dans les sols par suite des sécheresses temporaires et, inversement, la plupart des Nématodes du sol ne peuvent pas vivre en eau profonde ; il est néanmoins des espèces communes à ces deux biotopes. LUC et HOESTRA (1960), dans les sols de cocoteraie du Togo, ont ainsi observé en profondeur un remplacement des espèces caractéristiques du sol par des espèces d'eau douce, seules représentées au niveau de la nappe phréatique, mais FISHLER et WINCHESTER (1965) notent que les périodes d'inondation peuvent être nuisibles aux Nématodes parasites des racines qui, en général, se maintiennent au niveau de celles-ci. Alors que certaines espèces ne se rencontrent que dans des sols très humides, d'autres sont caractéristiques de sols moins humides ou même à dessiccations périodiques importantes.

Des migrations horizontales et surtout verticales des populations de Nématodes peuvent être observées, principalement en fonction de l'humidité du milieu. ROSSNER (1972) a ainsi observé que diverses espèces de *Trichodorus* migrent à une profondeur de 2 mètres en une centaine de jours et que *Pratylenchus penetrans* descend à 50 cm de profondeur en quelques mois. La profondeur optimale pour *Trichodorus* se situe en dessous de 40 cm en été et dans les horizons supérieurs en automne ; pour *Pratylenchus penetrans*, cette profondeur optimale se situe entre 5 et 45 cm.

La simple percolation du sol détermine par ailleurs un entraînement passif en profondeur des petits Nématodes, pour autant que la porosité s'y prête (WILCKE, 1966).

Les observations ont montré qu'à une humidité donnée, les Nématodes se meuvent le plus rapidement quand leur corps peut se maintenir rectiligne ou tout au moins faiblement ondulé. Un sable humide naturellement drainé paraît être à 20° un milieu idéal pour le déplacement des Nématodes, mais leur capacité de propulsion varie beaucoup avec les espèces, selon que celles-ci peuvent nager en eau plus ou moins profonde ou ne peuvent au contraire que ramper (WALLACE, 1962 ; WALLACE et DONCASTER, 1964). Un film d'eau de 2 à 5 microns d'épaisseur est favorable à leur déplacement. Nous avons ainsi observé un jour au cours d'une expérience de laboratoire une importante colonne de Nématodes qui, serrés les uns contre les autres, s'élevaient sur la paroi intérieure d'un cylindre de verre renfermant des champignons de Paris en décomposition ; il ne s'agissait évidemment pas d'un mycélium et nous avons vu à la loupe binoculaire qu'un mince film d'eau s'insinuait par capillarité entre les Nématodes de la colonne, celle-ci avançant ainsi avec son eau. La colonne progressa en quelques heures de 10 cm puis stoppa avec la raréfaction du film d'eau entourant les Nématodes, la plaque de verre couvrant le cylindre de verre et maintenant l'humidité ayant été retirée.

La température paraît aussi influencer le pF auquel se manifeste la plus forte mobilité des vers. A 15°C, la force de rétention la meilleure est d'environ 50 cm d'eau, mais, à plus forte ou plus basse température, elle tombe à 17 cm (WEBSTER, 1964). (Signalons que RODE HANS - 1965 - a mis au point quelques méthodes pratiques pour étudier le comportement des Nématodes en fonction des gradients de température).

Les Nématodes et l'atmosphère du sol

Il ressort de nombreux travaux que l'atmosphère du sol, et notamment sa teneur en gaz carbonique et en oxygène, a une influence considérable sur les diverses populations de Nématodes. Selon la proportion relative de ces deux gaz, c'est en effet le développement d'espèces différentes qui est plus ou moins favorisé (CAYROL, 1971).

D'autres gaz ont aussi une très forte influence sur les populations de Nématodes, tel l'ammoniac. Dans des tests en boîtes de Pétri, avec *Rhabditis oxycerca*, et sur milieu d'agar additionné de NH_4Cl ou NH_4NO_3 , KATZNELSON et HENDERSON (1963) ont observé que l'ion ammonium déterminait une accumulation très nette des Nématodes étudiés. Or, l'ammoniac est lié à la décomposition des matières organiques et apparaît dans les rhizosphères, comme suite à l'action des bactéries ammonifiantes sur les composés aminés libérés par les racines des plantes ou les microorganismes qui leur sont associés. C'est un des produits chimiques du métabolisme des sols qui peut avoir une influence importante sur les Nématodes.

BROWN et SWAIN (1974) ont, d'autre part, montré que l'instabilité structurale des agrégats du sol peut devenir facteur limitant dans la distribution des Nématodes en déterminant une trop forte compacité des sols et un manque d'aération ; or, de nombreux procédés culturaux, en absence de toute fumure organique, favorisent la perte de stabilité du sol et, à côté des Nématodes phytophages dont certains parasitent les cultures, existent tous les autres Nématodes, dont l'action favorise l'activité biologique globale des sols et contribue à en maintenir certaines qualités.

LES NÉMATODES DANS LE SOL

Abondance des Nématodes dans les sols

Les Nématodes sont nombreux dans les sols riches en matières organiques, à régime hydrique satisfaisant et à bonne structure. Pour en exprimer l'abondance, l'unité commode est le «million au mètre carré» (M/m^2), sur une épaisseur définie : 5, 10 ou 20 cm, par exemple.

Nous avons vu que les populations de Nématodes peuvent présenter des migrations verticales au cours de l'année, mais les diverses espèces manifestent aussi des préférences marquées pour certains horizons plutôt que d'autres ; ceci, en fonction de leurs caractéristiques biologiques (régime alimentaire, par exemple) ou écologiques (divers *preferenda*).

MAESENEER (1963) a ainsi trouvé dans les sols d'Allemagne *Helicotylenchus* sp. et *Tylenchus* sp. localisés dans les horizons supérieurs de la plupart des sols, alors que *Pratylenchus thornei* et *Macrotrophurus arbusticola* se situent essentiellement dans les horizons profonds des sols alcalins et que *Rotylenchus robustus* et *R. borealis* se localisent dans les horizons profonds des sols légers. La plus grande partie des Nématodes vit cependant dans les 10 ou 20 premiers centimètres des sols.

Sous forêt tempérée, on peut trouver dans les 20 premiers centimètres des sols de 1 à 30 millions de Nématodes au mètre carré selon les conditions de milieu.

FRANZ (1950) a ainsi trouvé plus de $8 \text{ M}/\text{m}^2$ de Nématodes dans un sol de forêt sous conifères, alors que dans un bois voisin sur sol calcaire et sec n'en existaient que 800 000 au m^2 . VOLTZ (1951) a trouvé $12 \text{ M}/\text{m}^2$ de Nématodes dans un sol sous hêtraie et $30 \text{ M}/\text{m}^2$ dans un horizon de mull sous chênaie.

Les Nématodes sont souvent plus nombreux sous gazon et dans les sols de prairie que sous forêt. FRANZ (1950), NIELSEN (1949), STOCKLI (1943), WASILEWSKA (1974a) ont dénombré de 2 à $20 \text{ M}/\text{m}^2$ de Nématodes dans les sols de divers pâturages. BANAGE (1963) en a dénombré 2 à $3 \text{ M}/\text{m}^2$ dans un sol de lande à *Juncus squarrosus*.

Personnellement, dans les 30 cm supérieurs d'un sol brun calcaire de la région parisienne, dont nous suivons le peuplement depuis une dizaine d'années, nous avons dénombré, sous pommiers, une moyenne de $8,5 \text{ M}/\text{m}^2$ de Nématodes (minimum : 6, maximum : 13) et, sous friche herbacée, une moyenne de $14,5 \text{ M}/\text{m}^2$ de Nématodes (minimum : 7, maximum : 40).

De très fortes variations se manifestent dans les populations de Nématodes en fonction des saisons et de l'humidité des sols. Ce rapport étroit des Nématodes avec le microclimat des sols explique que dans les régions montagneuses, leur abondance varie avec l'exposition des pentes, les versants nord étant plus riches en Nématodes que les versants sud, compte tenu des très grosses variations locales possibles (SLEPETENE, 1965).

Dans les sols agricoles, l'abondance des Nématodes dépend surtout des teneurs en matières organiques, de l'humidité présente et de la nature de la culture (WASILEWSKA, 1974b).

Concernant le poids que représentent les Nématodes au sein de la pédobiomasse, les différents auteurs admettent qu'un million de Nématodes pèse 1 à 2 grammes. Les Nématodes représenteraient donc dans les sols un poids voisin de celui des Protozoaires, mais qu'on peut estimer avec plus de précision, et qui, dans l'exemple hypothétique que nous avons donné de la faune d'un sol brun non cultivé de région tempérée, s'élèverait au 1/10 de la biomasse faunique (cf. chapitre 3, figure 13).

A poids égal, la respiration des Nématodes ne doit pas être très différente de celle des autres vers, peut-être une fois et demie supérieure (NIELSEN, 1961 ; BANAGE, 1963).

Les Nématodes dans l'équilibre biologique et la dynamique des sols

Bien que 10 à 25 fois moins nombreux dans les sols que les Protozoaires, ils représentent par rapport à ceux-ci un poids égal, sinon supérieur, d'organismes vivants, et leur rapidité de multiplication, si elle est plus faible que celle des Protozoaires, et a fortiori des bactéries, demeure cependant beaucoup plus grande que celle des animaux de la mésafaune et de la macrofaune. Un pullulement de Nématodes peut ainsi s'effectuer, selon les espèces, en une à quatre semaines, ou six semaines pour les plus grosses espèces.

Le mouvement et l'activité des Nématodes dans le sol sont influencés par l'épaisseur des films d'eau, l'importance de la porosité, mais aussi la continuité et la tortuosité des pores, la forme et la stabilité des agrégats, le degré d'aération du milieu et de nombreux autres facteurs (JONES, 1975).

Ayant des rapports étroits et variés avec les champignons et les Protozoaires, les Nématodes jouent certainement un rôle très important dans l'équilibre biologique des sols, car ils reflètent rapidement les modifications du milieu. On ne sait toutefois encore que peu de choses sur leurs associations avec les autres éléments de la faune des sols. MALDAGUE (1958) rappelle à juste titre qu'il n'y a pas corrélation obligatoire entre les divers groupements fauniques ; l'eau, par exemple, peut être beaucoup plus facilement facteur limitant des Nématodes que des Microarthropodes.

L'action possible des Nématodes dans la dynamique des sols demeure aussi très peu connue ; cette action a été très largement étudiée pour les vers de terre annelés, mais très peu pour les Nématodes. La différence de taille des animaux, et les difficultés d'expérimentation qui en résultent, expliquent cet état de choses.

Par des mesures respirométriques effectuées en laboratoire sur un sol de loess enrichi en matières organiques, DEUBERT (1963) a montré que les Nématodes saprophages interviennent dans la décomposition des matières organiques, à la fois en aidant à la transmission des microorganismes et en participant eux-mêmes activement aux processus de minéralisation. Dans des cultures continues de riz, ce même auteur a aussi observé que les teneurs en carbone augmentaient dans les sols proportionnellement à l'abondance des Nématodes. Nous avons pu nous-même constater en laboratoire que les champignons en décomposition donnent naissance à davantage de composés humiques, s'ils sont envahis par les Nématodes.

Nous pouvons aussi supposer que les Nématodes, par leurs excréments, contribuent à améliorer la stabilité structurale des sols, étant donné la possible pénétration de ces vers dans les capillaires des agrégats.

De nombreuses expériences sont toutefois encore nécessaires pour juger de l'action possible des Nématodes sur les processus d'humification et sur les diverses caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des sols.

Influence des engrais et des insecticides

Un apport de chaux ou de calcaire broyé dans un sol acide peut accroître de 25 à 100 % le nombre de Nématodes dans la litière et l'horizon humifère de ce sol. Cet effet du calcaire paraît résulter d'une augmentation de la microflore et des Protozoaires, consécutive aux changements biochimiques qu'entraîne la diminution d'acidité au sein des matières organiques en décomposition (BASSUS, 1960).

Une implantation de feuillus dans des forêts de conifères accroît de même la densité des Nématodes saprophages et diminue celle des Nématodes semi ou ectoparasites, par modification de la microflore. Divers engrais minéraux peuvent aussi avoir un effet semblable (BASSUS, 1967).

Les insecticides n'ont qu'une influence limitée ou même nulle sur les Nématodes parasites et, aux doses normales d'emploi, ils favorisent généralement les Nématodes libres du sol en diminuant la compétition dans le milieu. Il en est tout au moins ainsi avec les organochlorés : D.D.T. (STOCKLI, 1952) ou H.C.H. (GRIGOREVA, 1952).

TECHNIQUES D'ÉTUDE DES NÉMATODES⁽¹⁾

Extraction des Nématodes

Les techniques d'extraction des Nématodes sont nombreuses et actuellement les Nématologues s'orientent de plus en plus vers des techniques d'extraction mixtes qui essayent de combiner au mieux les possibilités des techniques antérieures.

En suivant approximativement l'ordre historique du développement de ces techniques, nous pouvons distinguer :

1 — Les techniques de flottation en solutions sucrées

AYALA, ROMAN et TARJAN (1963) les jugent valables pour les sols sableux et les petits Nématodes en virgule, mais totalement inadaptées pour les autres sols, et notamment les sols argileux. KERMARREC et SCOTTO LA MASSESE (1972), en combinant centrifugation et flottation en solution sucrée, ont repris cette technique en l'améliorant. Nous en reparlerons avec les techniques mixtes.

2 — Les techniques dérivées des entonnoirs à eau

La technique de l'entonnoir à eau consiste à envelopper un volume déterminé de terre dans une mousseline et à placer ce paquet sur une toile métallique dans un entonnoir plein d'eau. Les Nématodes qui s'échappent de la terre et traversent la mousseline tombent dans le tube de récolte fixé à la base de l'entonnoir.

(1) Cf. addenda en fin de chapitre.

Les entonnoirs à eau sont très valables pour l'extraction des Enchytréides, et nous les reverrons dans le chapitre consacré à ces animaux, mais ils ne conviennent pas pour les Nématodes dont ils n'extraient généralement qu'une très faible fraction.

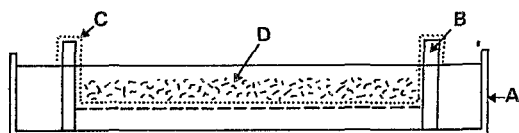
3 — Les techniques d'entraînement suivies de tamisages

Se rattachent à ces techniques l'entonnoir de Baermann et l'asperseur de Seinhorst.

L'entonnoir de Baermann renferme de l'eau en charge au dessus d'un échantillon de terre supporté par un tissu et un tamis à maille de 1 mm ; les Nématodes sont récoltés dans le filtrat.

L'asperseur de Seinhorst réalise une fine aspersion d'un volume de terre donné et une série de tamisages de plus en plus fins de la boue entraînée : tamisages à 1 mm, 690 microns, 240 microns, 140 microns, 65 microns, 55 microns et 30 ou 40 microns.

Une autofiltration des Nématodes présents dans les refus de tamis ou les boues se fait ensuite



- A — boîte de Pétri
- B — tamis
- C — soie ou papier "Kleenex"
- D — débris végétaux ou autre matériel

Fig. 20 — Technique d'autofiltration des Nématodes
(A : boîte de Pétri - B : tamis - C : soie ou papier «Kleenex» -
D : débris végétaux ou autre matériel)

sur tissu à maille assez lâche, sur papier filtre ou sur papier «Kleenex» ; cet élément filtrant est maintenu sur une toile métallique au sein d'une boîte de Pétri ou d'un petit cristalliseur plein d'eau (cf. Figure 20). Pour l'extraction des gros Nématodes comme les *Longidorus* et les *Xiphinema*, il est nécessaire d'utiliser une gaze à maille de 125 microns reposant sur un tamis à maille de 175 microns.

En dehors des sols sableux, ces techniques d'entraînement suivies de tamisages donnent des résultats trop aléatoires et se prêtent mal aux études quantitatives.

4 — Les techniques d'élutriation

Le principe de l'élutriation est d'opposer à la sédimentation d'un échantillon de terre (tamisée à 2 mm et dispersée) un contrecourant d'eau qui maintient les Nématodes en suspension.

Se rattachent aux techniques d'élutriation : l'élutriateur d'Oostenbrink, l'élutriateur de Seinhorst et la technique du flacon renversé avec ses nombreuses variantes.

L'élutriateur d'Oostenbrink (cf. Figure 21)

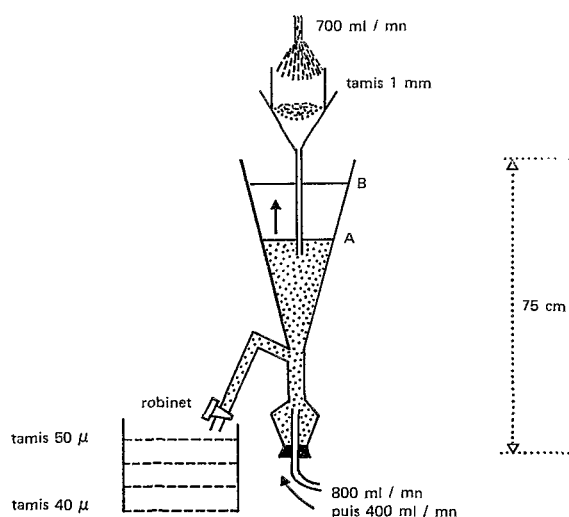


Fig. 21 — Élutriateur d'Oostenbrink

Cet appareil est en métal inoxydable. Un échantillon de sol de 100 à 500 centimètres cubes est placé dans un tamis à maille de 1 mm et entraîné dans un entonnoir par un courant d'eau pulvérisée d'environ 700 ml/mn. La boue s'écoule ensuite dans un grand récipient conique, rempli d'eau à mi-hauteur, et à la base duquel pénètre un autre courant d'eau d'environ 800 ml/mn au début, puis réduit ensuite à 400 ml/mn. Ce dernier courant empêche les Nématodes et les particules fines de descendre dans le renflement inférieur de l'appareil, où viennent se déposer les particules les plus lourdes.

L'opération qui dure 10 à 15 minutes débute avec le niveau d'eau en A, au débouché de l'entonnoir supérieur, et prend fin quand l'eau atteint le niveau B. Le robinet à grosse voie (r) est alors ouvert et le contenu de l'appareil est passé à travers une série de tamis à maille de 50 à 40 microns.

L'élutriateur de Seinhorst (cf. Figure 22)

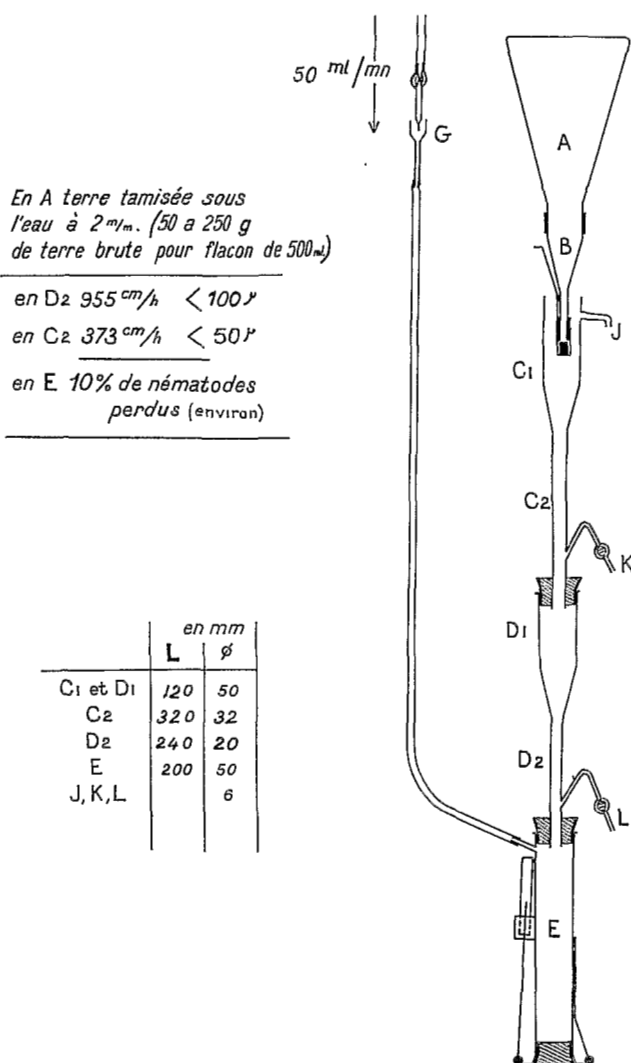


Fig. 22 — Élutriateur de Seinhorst

Cet appareil est constitué d'une série d'éléments en verre formant une colonne au travers de laquelle se sédimente l'échantillon de sol préalablement dispersé. Là encore, un contre-courant s'oppose à la sédimentation, mais le diamètre des rétrécissements de la colonne n'étant pas le même, le contre-courant y est plus ou moins rapide et maintient en suspension des Nématodes de taille différente, ce qui en permet le fractionnement en 2 ou éventuellement 3 catégories.

Ainsi, en respectant le débit et les cotes indiquées sur le schéma de la figure 22, on a en C₂ un courant de 373 cm/h qui arrête les Nématodes de 0,3 à 1,2 mm et de diamètre inférieur à 50 microns, et en D₂ un courant de 955 cm/h qui arrête les Nématodes de 1,2 à 4 mm et de diamètre inférieur à 100 microns. Parfois un troisième élément parcouru par un courant plus rapide permet d'arrêter les plus gros Nématodes qui autrement se retrouvent dans le culot de sédimentation.

Après 30 minutes de fonctionnement, on arrête le courant d'eau, on rebouche et on retire le flacon A, puis on vidange l'élément C par le robinet K, et l'élément D par le robinet L. Une autofiltration des Nématodes reste à faire sur le culot de sédimentation pour juger des pertes et savoir s'il est bon d'ajouter un troisième élément à la colonne ou de modifier les débits.

En fait, cet appareil, pour si séduisant qu'il paraisse, n'est pas exempt de critiques car il se forme dans les conduits des tourbillons qui accélèrent ou ralentissent le courant d'eau, et l'expérience montre que les Nématodes ne se répartissent que très approximativement selon leur taille dans les deux ou trois fractions ainsi isolées.

De plus, certains Nématodes, tels ceux du genre *Criconemoides* sont petits, mais courts et trapus, et leur vitesse de sédimentation est plus rapide que ne le voudrait leur taille. Pour certains sols équatoriaux renfermant des Nématodes de grande taille (*Xiphinema*, par exemple), il est nécessaire d'augmenter la vitesse du courant si l'on ne veut pas que les pertes en E dépassent 10 % ; au besoin, on peut traiter deux échantillons de la même terre à des vitesses différentes.

La technique du flacon renversé, dont il existe de nombreuses variantes, offre l'avantage d'un appareillage très simplifié.

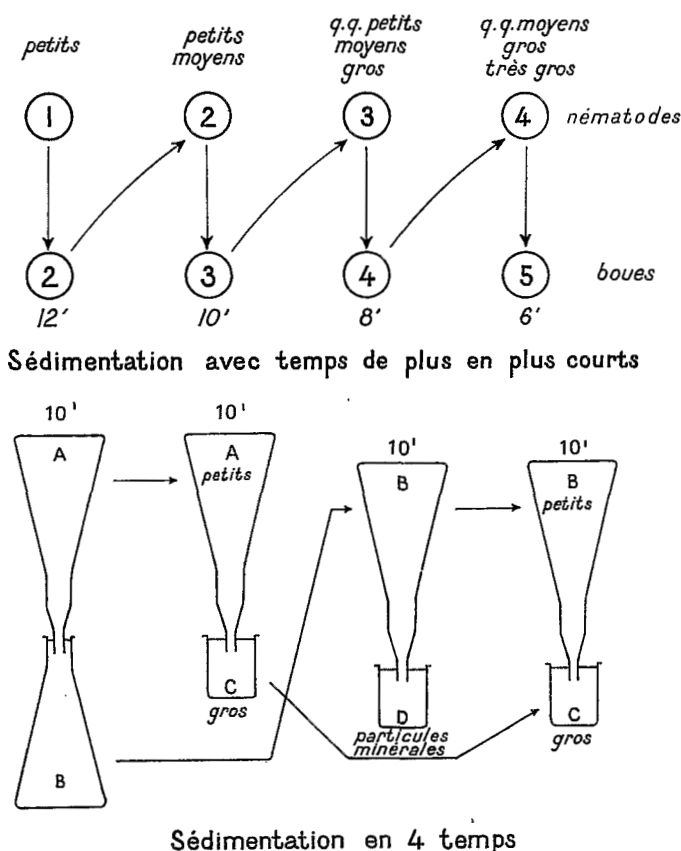


Figure 23 - Technique du flacon renversé

100 g de terre sont tamisés à 2 mm sous l'eau et entraînés dans un erlen ou une ancienne bouteille de lait en verre d'un litre, récipients sur l'ouverture desquels on a fixé, avec un morceau de chambre à air de bicyclette, une queue d'entonnoir en polyéthylène. Selon sa nature, l'échantillon de sol est dispersé mécaniquement par agitation douce mais régulière, ou dispersé par 100 ml d'hexamétaphosphate de sodium à 2,5 % et quelques agitations ; l'efficacité de la dispersion reste à vérifier pour chaque échantillon de sol.

L'erlen ou la bouteille ainsi préparé est retourné dans un autre erlen ou une autre bouteille un temps défini, puis ce deuxième récipient est à son tour retourné dans un troisième pendant un temps plus court, et ainsi de suite jusqu'à ce qu'on ait le moins possible de Nématodes restant dans les boues.

Chaque élément qui descend dans le flacon inférieur est remplacé dans le flacon supérieur par un égal volume d'eau. Aux particules terreuses qui descendent correspond un contre-courant qui tend à remonter ou à maintenir les Nématodes dans le flacon supérieur.

La Figure 23 résume cette opération qui peut dans certains cas être réduite à seulement deux sédimentations : 10 et 8 minutes par exemple. La sédimentation en 4 temps schématisée sur cette même Figure 23 est une des variantes les plus employées.

Les diverses eaux ainsi récoltées sont filtrées sur tamis de 40 microns et le refus des tamis est repris par de l'eau et amené à volume déterminé. En partant de 100 g de terre, il est commode d'amener les eaux de récolte à 100 ml.

5 - Les techniques mixtes

Actuellement, et de plus en plus, les Nématologues s'orientent vers des techniques d'extraction mixtes où aspersions, tamisages, décantations, élutriations et centrifugations sont successivement employées.

KERMARREC et SCOTTO LA MASSESE (1972) ont ainsi proposé une technique où le sol (échantillons de 500 à 1 000 g) est lavé au travers d'une passoire à trous d'1 mm, puis, après décantation de 2 à 3 minutes du lessivat, celui-ci est filtré sur tamis de 40 microns. Le refus du tamis est repris dans un godet de centrifugeuse, additionné de kaolin et centrifugé. Après décantation, le culot du godet est mixé avec une solution de sucrose ($d = 1,22$), puis soumis à une nouvelle centrifugation. Le surnageant est ensuite filtré sur une toile à maille de 5 microns. Après rinçage de ce filtre, on procède au dénombrement des animaux.

Par une méthode très voisine, ZACHEO et LAMBERTI (1974) estiment extraire 80 % des œufs de Nématodes présents dans leurs échantillons de sol ou de tissus de plantes.

DEMEURE et NETSCHER (1973) ont aussi proposé une méthode d'estimation des populations de *Meloidogyne* dans le sol qui permet d'extraire les larves juvéniles de deuxième stade, les œufs isolés et les masses d'œufs, à partir de sols contenant une forte proportion de sable mais cependant peu perméables (argiles colmatant facilement). Cette méthode débute par le lavage d'échantillons de sol de 250 cm³ sur un tamis à maille de 4 mm, puis un tamis à maille de 200 microns. Le lessivat est ensuite soumis à l'élutriateur de Seinhorst, puis le résultat de l'élutriation passé à travers une série de 6 tamis : 4 tamis de 50 microns, 1 de 30 microns et 1 de 10 microns. Le refus des divers tamis est ensuite centrifugé. Le refus du tamis de départ à maille de 200 microns est de son côté soumis à un extracteur à brouillard.

Concernant l'extraction des Nématodes phytophages endo ou semi-endoparasites, il est bon de rappeler que pour extraire ces Nématodes des racines ou autres parties végétales infectées, il est nécessaire de déchiqueter les échantillons avec un petit mixer lésant le moins possible les Nématodes. On recourt par ailleurs souvent à une auto-filtration des Nématodes pour séparer ceux-ci des divers débris végétaux ou des petits minéraux entraînés avec eux au cours de l'extraction.

Comptage des Nématodes

Dans tous les cas, les refus de tamis renfermant les Nématodes sont repris par de l'eau et amenés à un volume déterminé, voisin si possible de 100 ml, ce qui est particulièrement indiqué pour des échantillons de départ de 100 g.

Pour le comptage, on prélève rapidement à la pipette, après homogénéisation du milieu, quelques millilitres que l'on place aussitôt dans des cellules de comptage. Ces cellules sont des cellules en verre ou en plexiglass de type hématimétrique, à fond quadrillé et de capacité de 1 ml pour le quadrillage. KERMARREC et BERGÉ (1972) ont montré que pour le pipetage dans une suspension homogène de Nématodes, il est préférable de faire un comptage dans un volume important plutôt que plusieurs comptages dans de petits volumes. La somme de multiples prises d'essai de 1 ml (jusqu'à 20) n'est pas représentative d'une population, une prise de 5 ml ne l'est pas toujours, seules les prises de 10 à 20 ml le sont suffisamment, d'où, d'après ces auteurs, l'intérêt de répartir une même prise de 10 ou 20 ml dans une série de cellules de comptage.

Nous avons par ailleurs personnellement observé qu'au remplissage de la cellule de comptage, il y a avantage à tenir la pipette de prélèvement à 45 degrés, et non verticalement.

Extraction des kystes de Nématodes

Les kystes de Nématodes flottent avec les débris légers à la surface de l'eau, d'où un isolement possible de ces kystes par simple décantation puis ramassage au pinceau fin. Pour des gros échantillons de 50 à 200 g, on peut utiliser l'appareil de Fenwick ou l'appareil d'Oostenbrink (cf. Figure 24).

Dans l'appareil de Fenwick, un échantillon de sol séché à l'air et tamisé à 5 mm, est placé sur le tamis A à maille de 1 mm, mouillé et entraîné par un fort jet d'eau dans le corps de l'appareil D. On attend au moins 2 minutes pour permettre aux kystes de monter en surface, puis on apporte à nouveau de l'eau en D de façon à ce que les kystes et les autres matériaux flottants soient entraînés avec les eaux qui débordent dans la gouttière C et s'écoulent de là dans le tamis E. Le refus de ce tamis sera collecté sur papier filtre et séché, puis les kystes seront ensuite séparés des débris organiques avec un liquide de densité intermédiaire, tel que l'acétone pure ($d = 0,79$).

L'appareil d'Oostenbrink est assez semblable à l'élutriateur du même auteur, déjà décrit pour la séparation des Nématodes mobiles, mais il comporte, à sa partie supérieure, une gouttière inclinée, comme l'appareil de Fenwick.

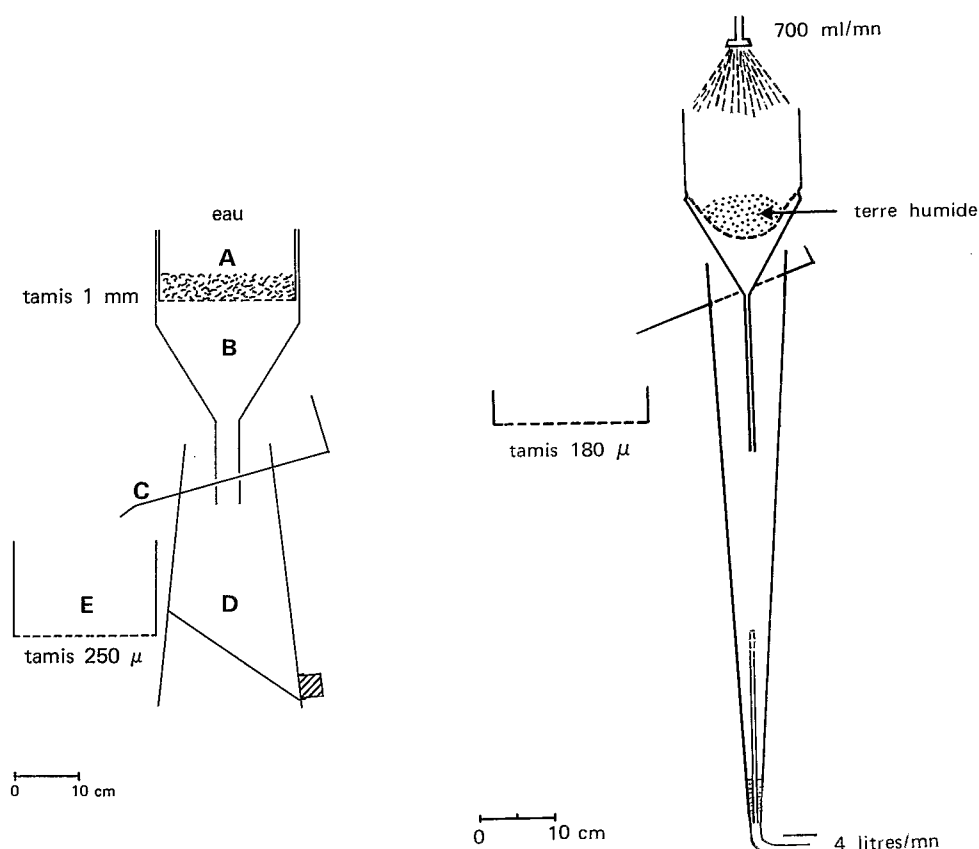


Figure 24 — Appareil de Fenwick (à gauche) et appareil d'Oostenbrink (à droite) pour l'extraction des kystes de Nématodes (d'après MERNY et LUC, 1969)

Pour la récolte de certains kystes, comme par exemple ceux d'*Heterodera major*, il est nécessaire de ne dessécher que partiellement l'échantillon avant l'extraction par flottation. Par contre, pour la majorité des autres *Heterodera* (et notamment *H. rostochiensis* et *H. schachtii*) on peut très fortement dessécher l'échantillon.

Culture des Nématodes

Les Nématodes phytophages sont généralement cultivés sur les éléments végétaux qu'ils parasitent. MOUNTAIN (1955) a ainsi cultivé *Pratylenchus neglectus* sur des racines de maïs et de tabac poussées sur milieu gélosé stérile. *Ditylenchus destructor* peut être cultivé dans des tubercules de pommes de terre, à l'intérieur de cavités faites au poinçon et secondairement scellées à la bougie.

De nombreux Nématodes phytophages sont aussi cultivés sur milieux gélosés, en dehors de la plante parasitée. Certaines espèces d'*Aphelenchoides* peuvent être ainsi cultivées sur milieu gélosé à farine

de maïs, après qu'un champignon comme *Alternaria citri* ou *Alternaria tenuis* s'y soit développé ; cela, en dehors de toute plante ou extrait de plante.

Pour les Nématodes libres, de très nombreux milieux gélosés ont été proposés ; ils renferment en général nombre d'éléments chimiques. Personnellement, nous avons plusieurs fois réussi des cultures de Nématodes sur terre gélosée stérilisée ; ce milieu étant coulé dans des boîtes de Pétri légèrement inclinées pour que soit variable l'épaisseur du film d'eau qui doit ensuite le recouvrir.

Pour ensemercer massivement un milieu de culture, il est commode de filtrer la suspension de Nématodes sur une petite rondelle de papier filtre à l'aide d'un microfiltre ; l'ensemencement se fait avec cette rondelle de papier que l'on retourne et applique directement sur le milieu de culture.

Pour plus de détails sur les méthodes de culture des Nématodes, on peut se reporter avec profit à HOOVER (1970a) dans le Bulletin technique n° 2 du Ministère de l'Agriculture, des pêches et de l'Alimentation (Londres) «Laboratory method for work with Plant and Soil Nematodes».

Préparation des Nématodes

Mort

Les Nématodes placés dans un peu d'eau sont tués par un passage prudent sur une flamme ; les Nématodes se tordent et brusquement s'immobilisent. Toute surchauffe donne des artefacts. D'autres auteurs utilisent les vapeurs de formol, l'iode (STANILAND, 1950) ou l'acide picrique (HASBROUCK, 1959), HOFF et MAI (1964) conseillent de tuer les Nématodes par le gel dans l'azote liquide.

Les Nématodes ainsi tués doivent être fixés immédiatement, soit en les transférant dans le liquide fixateur, soit en mettant dans le milieu un volume égal de fixateur de force double.

Pour le maniement des Nématodes, il est pratique d'utiliser des poils montés, des fibres de bambous effilées, des barbes de plume ou encore des aiguilles à insectes très fines dont on aura recourbé légèrement la pointe par frappe sur une surface dure.

Si les Nématodes sont en grand nombre, on peut les centrifuger, siphonner l'eau en excès, plonger le tube de centrifugation 2 minutes dans de l'eau à 65°C, puis, après la mort des Nématodes, y verser directement le fixateur.

Fixation

Sont souvent cités comme fixateur : le T.A.F., le F.A.A., le F.A. 4/1 à 4/10 et le fixateur formol-glycérine.

— T.A.F. :

Formol du commerce à 40 % de formaldéhyde	7 ml
Triéthanolamine	2 ml
Eau distillée	91 ml

Ce fixateur conserve bien l'aspect vivant des Nématodes

— F.A.A. :

Alcool éthylique à 95 %	20 ml
Formol du commerce à 40 % de formaldéhyde	6 ml
Acide acétique glacial	1 ml
Eau distillée	40 ml

Ce fixateur contracte les Nématodes et risque de fausser les mesures de longueur. Ce rétrécissement des animaux peut par contre en faire ressortir certaines structures. La fixation par le F.A.A. demande environ 48 heures.

— F.A. 4/1 à 4/10 :

Formol du commerce à 40 % de formaldéhyde 10 ml
 Acide acétique glacial 1 à 10 ml
 Eau distillée complément à 100 ml

Ce fixateur tend à brunir les Nématodes et a malheureusement le défaut d'estomper la base du stylet des *Tylenchida* ; on peut y pallier en rajoutant certains colorants.

SEINHORST conseille un mélange constitué par 4/5 de T.A.F. et 1/5 de F.A. 4/10, à pH 3.

— Fixateur formol-glycérine (HOOPER, 1970b)

Formol du commerce 8 ml
 Glycérine 2 ml
 Eau distillée 90 ml

Après évaporation, les Nématodes peuvent passer directement de ce milieu dans la glycérine.

Glycérinage

Les meilleures préparations de Nématodes sont obtenues avec la glycérine.

Plusieurs méthodes existent pour «glycériner» les Nématodes. Nous ne citerons ici que la méthode de Baker au lactophénol et à la glycérine et la méthode de Seinhorst à l'alcool éthylique glyciné.

• Méthode de Baker au lactophénol et à la glycérine

Les Nématodes rassemblés dans un micropanier à maille fine sont plongés, après fixation, dans du lactophénol (1) à 0,005 ou 0,01 % de bleu coton à température de 60°C, puis dans une série de solutions chaudes (à environ 55°C) de plus en plus riches en glycérine. Les Nématodes doivent rester un minimum de 10 minutes dans chaque solution.

	Sol. 1	Sol. 2	Sol. 3	Sol. 4	Sol. 5
Glycérine	55	70	82	90	100
Acide lactique	15	10	5	2,5	0
Phénol cristallisé	15	10	5	2,5	0
Eau distillée	10	5	5	2,5	0
Formol	5	5	3	2,5	0
Bleu coton si nécessaire					0,003

Il est pratique de disposer ces solutions dans les cavités d'un bloc de plexiglass que l'on mettra à l'étuve à 55°C.

(1) Lactophénol : phénol 20 g ou ml
 acide lactique ... 20 g
 glycérine 40 g
 eau distillée 20 g

● *Méthode de Seinhorst à l'alcool éthylique glyciné* (SEINHORST, 1959)

Cette méthode est plus rapide que celle de Baker.

1. Mettre les Nématodes dans un petit récipient avec 0,5 ml d'un mélange constitué de 20 parts d'alcool éthylique à 96°, 1 part de glycérine et 79 parts d'eau distillée ;
2. Placer ce récipient dans un dessiccateur renfermant de l'alcool absolu. Garder 12 heures à 35-40°C.
3. Remplir le récipient avec un mélange constitué de 5 parts de glycérine pour 95 parts d'alcool éthylique à 96°C.
4. Placer ce récipient dans une boîte de Pétri partiellement close et le conserver à 40°C jusqu'à ce que tout l'alcool soit évaporé, ce qui peut demander au moins 3 heures.
5. Monter ensuite immédiatement les Nématodes dans de la glycérine anhydre ou de la gélatine glycinée, ou les conserver dans un dessiccateur à silicagel ou à chlorure de calcium.

Note : si l'on observe des déformations en 2, ajouter de l'eau et reconcentrer lentement. Si l'on observe des déformations en 4, transférer les Nématodes dans un mélange frais d'alcool éthylique et de glycérine et répéter ce quatrième stade.

Coloration

Dans la méthode de glycinage de Baker, nous avons vu qu'il était indiqué d'ajouter 0,005 à 0,01 % de bleu coton au lactophénol constituant le premier bain.

La coloration des Nématodes dans les tissus végétaux utilise aussi le bleu coton, ou la fuchsine acide, en solution dans le lactophénol. Le morceau de végétal parasité est mis à bouillir dans une solution colorée de lactophénol et éclairci ensuite dans du lactophénol pur. DE GUIRAN (1966) préfère inverser ces opérations et mettre d'abord à bouillir le tissu infecté dans le lactophénol pur, pour le plonger seulement ensuite dans une solution froide de lactophénol à faible teneur en bleu coton.

Des colorations analogues peuvent être envisagées pour les Nématodes libres, afin de mieux en faire ressortir les structures.

Montage

Le montage des Nématodes glycinés peut s'effectuer directement dans de la glycérine anhydre (en recouvrant avec une lamelle tiède pour éviter les déplacements), mais ces préparations à la glycérine sont très difficiles à luter. Aussi préfère-t-on généralement monter les Nématodes dans de la glycérine gélatinée qui donne des préparations plus solides, plus faciles à luter et presque aussi bonnes.

Glycérine gélatinée :	Gélatine	7g
	Glycérine	50 ml
	Phénol	1 g
	Eau distillée	42 ml

La gélatine est d'abord mise à gonfler 2 heures dans l'eau, puis mélangée à la glycérine, au bain-marie et en agitant.

Cette gélatine glycinée se conserve très bien en pot fermé. Pour emploi, on en prélève un petit morceau que l'on fait prudemment fondre sur la lame porte-objet en évitant la formation de bulles d'air. Les préparations à la gélatine glycinée doivent être lutées avec un lut assez collant, tels une peinture blanche à séchage rapide ou du rhodoïd dissous dans de l'acétone.

ADDENDA : ouvrage fort utile dont nous avons eu connaissance en cours d'impression :

- TAYLOR A.L. (1968). Introduction à la recherche sur les Nématodes phytoparasites. Manuel F.A.O. pour l'étude des Nématodes et les moyens de lutte (Rome), 135 pages.

Chapitre 6

LES VERS ANNELÉS

MORPHOLOGIE

SYSTÉMATIQUE

1 – LES «VERS DE TERRE»

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE

Taille. Coloration. Soies. Tête. Pores dorsaux

Caractères sexuels externes

Anatomie : Glandes de Morren
Cellules neurosécrétrices

DÉTERMINATION DES ESPÈCES

BIOLOGIE

Reproduction et longévité

Cycle annuel des activités

Cellules d'estivation fossilisées

Nutrition

Respiration

Excrétion

Champ axial et régénération

Prédateurs et parasites des vers

DIVERSITÉ ÉCOLOGIQUE

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les vers de terre et l'eau

Les vers de terre et le pH

Les vers de terre et le calcium

Les vers de terre et la salinité

Les vers de terre, le potentiel d'oxydo-réduction et l'atmosphère du sol

Les vers de terre et la texture du sol

Les vers de terre et la température

Les vers de terre et la lumière

DENSITÉ ET ACTIVITÉ MÉTABOLIQUE DES VERS DE TERRE DANS LE SOL

ACTION DES VERS DE TERRE SUR LA MORPHOLOGIE DES SOLS

Les galeries

Les rejets

Action sur la structure des sols et la différenciation des profils

Conséquences des remaniements de sols par les vers

ACTION DES VERS DE TERRE SUR LA PHYSIQUE DES SOLS

Action sur la texture des sols

Action sur la stabilité structurale des sols

Action sur la porosité des sols

Action sur l'érosion des sols

Action sur la capacité de rétention d'eau des sols

ACTION DES VERS DE TERRE SUR LA CHIMIE DES SOLS

Action sur les processus d'humification

Action sur les éléments totaux, échangeables et assimilables

Action sur la teneur en azote des sols

Action sur le pH des sols

ACTION DES VERS DE TERRE SUR LA BIOLOGIE DES SOLS

La flore des rejets

Action sur le potentiel enzymatique des sols

ACTION DES VERS DE TERRE SUR LA FERTILITÉ DES SOLS

Preuves expérimentales de cette action

Amélioration de la flore des herbages

INFLUENCES HUMAINES SUR LES POPULATIONS DE VERS DE TERRE

- Épandage de vers

- Dispersion naturelle des vers et introduction d'espèces nouvelles

- Influence des pratiques agricoles

- Influence des engrais

- Influence des pesticides

TECHNIQUES D'ÉTUDE DES VERS DE TERRE

- Capture des vers de terre et récolte des cocons

- Élevage, expérimentation et mesure des biomasses

- Conservation des vers de terre

2 – LES ENCHYTRÉIDES

MORPHOLOGIE

SYSTÉMATIQUE

BIOLOGIE

- Cycle des activités

- Reproduction

- Nutrition

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

LES ENCHYTRÉIDES DANS LE SOL

- Densité et métabolisme des Enchytréides dans les sols

- Action des Enchytréides dans les sols

TECHNIQUES D'ÉTUDE DES ENCHYTRÉIDES

- Récolte

- Préparation des Enchytréides

- Élevage et expérimentation

LES VERS ANNELÉS

MORPHOLOGIE

Les vers annelés, ou Annélides, sont des vers à symétrie bilatérale et à cavité générale libre (coelomates).

Leur corps est cylindrique et formé d'une succession de segments semblables compris entre un lobe céphalique ou prostomium, et un lobe terminal ou pygidium.

Contrairement aux Nématodes, ces vers possèdent un appareil circulatoire clos, à sang parfois rouge.

Leur système nerveux se compose d'une chaîne ventrale double comportant une paire de ganglions par segment ; cette chaîne est reliée à l'avant à des ganglions cérébroïdes dorsaux par un collier périœsophagien.

Leur système excréteur est constitué par des néphridies, en général au nombre d'une paire par segment. Des relations existent souvent entre l'appareil excréteur et l'appareil génital, comme c'est le cas chez les vertébrés. L'appareil néphridien se complique chez quelques vers terricoles.

Chez de nombreuses Annélides aquatiques, les téguments des parapodes sont différenciés en branchies, mais la respiration demeure cutanée chez les Annélides terricoles.

Le tube digestif est complet avec bouche et anus.

SYSTEMATIQUE

L'embranchement des Annélides se divise en :

1 – Classe des Annélides polychètes

Annélides presque toutes marines pourvues de soies locomotrices portées sur des expansions latérales dites parapodes. Sexes séparés.

2 – Classe des Annélides oligochètes

Annélides d'eau douce ou terrestres dont les soies généralement peu nombreuses sont implantées directement dans les téguments.

3 – Classe des Annélides achètes ou hirudinés

Ce sont les sangsues, parasites externes fixés par des ventouses et dépourvus de soies.

On rattache encore aux Annélides, en tant que classes secondaires : les Myzostomides, les Sipunculien, les Echiuriens et les Priapulien.

La quasi-totalité des Annélides terricoles appartient à la classe des Annélides oligochètes. Seuls sont cités ici les familles à espèces terricoles et quelques genres.

Classe des Annélides oligochètes

1. ORDRE DES PLÉSIOPORES PLÉSIOTHÈQUES. Pores mâles sur le segment qui suit le segment testiculaire. Spermathèques dans la région des segments génitaux, parfois absentes.
2. ORDRE DES PLÉSIOPORES PROSOTHÈQUES. Pores mâles sur le segment qui suit le segment testiculaire. Spermathèques très en avant des organes génitaux.
Famille unique : Enchytraeidae (dont la majorité des espèces sont terricoles).
3. ORDRE DES PROSOPORES. Pores mâles dans le même segment que les testicules correspondants.
4. ORDRE DES OPISTHOPORES. Pores mâles situés en général plus d'un segment en arrière de la dernière paire de testicules.

Série 1 : Haplotaxina

Famille : Moniligastridae

Série 2 : Lumbricina (d'après BOUCHÉ, 1970)

Familles : Glossoscolecidae

Position œsophagienne du gésier qui est simple ou multiple. Spermathèques antérieurs.

Absence de pores coelomiques.

Dominance en Amérique centrale et Amérique du Sud, mais aussi représentés en Afrique du Nord et dans le sud de l'Europe.

Microchaetidae

Absence de gésier en 6 et de postgésier. Absence de pores coelomiques.

Répartis autour de l'Océan Indien.

Hormogastridae

Gésier postérieur. Absence de pores coelomiques.

Lumbricidae

Gésier toujours en arrière des segments génitaux. Pores mâles presque toujours sur le 15e segment ou antérieurs (genre *Eiseniella*). Pores coelomiques dorsaux.

Principalement dans les régions tempérées et froides de l'hémisphère nord.

Sous-famille des Eiseninae

genre *Eisenia*

Sous-famille des Lumbricinae

genre *Dendrobaena*

genre *Octolasion*

genre *Bimastus*

genre *Allolobophora*

genre *Eophila* (*Helodrilus*)

genre *Eiseniella*

genre *Lumbricus*

Diporodrilidae

Gésier postérieur. Une paire de pores coelomiques dorsaux par segment.

Série 3 : Megascolecina

Familles : Megascolecidae

Pores mâles typiquement sur le 18e segment, quelquefois légèrement en avant ou en arrière.

Apparition, dans certains genres, de néphridies se déversant dans le tube digestif, ce qui correspond à un mécanisme de conservation de l'eau.

Distribution géographique très étendue : dominance en Asie de l'est et du sud-est, Australie et Afrique. Plus de la moitié des espèces connues.

genre *Pheretima*

Ocnerodrilidae

Acanthodrilidae

genre *Diplocardia*

genre *Millsonia*

Octochaetidae

genre *Dichogaster*

Eudrilidae

Extérieurement, de nombreux Eudrilidae se reconnaissent à la grande dimension de leurs pores mâles et femelles, souvent impairs et médians. Afrique tropicale et subtropicale.

Du point de vue pédobiologique, nous intéressent d'une part tous les Oligochètes terricoles, communément appelés «vers de terre», et d'autre part les Enchytréides, qui sont aussi des «vers de terre», mais des vers de morphologie différente (plésiopores et non opisthopores) et surtout de taille généralement très inférieure. Nous verrons successivement ces deux groupes de vers.

En dehors d'eux, certains vers aquatiques peuvent aussi modifier la structure des sédiments. Ainsi, dans le centre de la Hollande, certains Tubificidae (Oligochètes de l'ordre des plésiopores plésiothèques) ont déterminé dans des sédiments argileux déposés par la Meuse et le Rhin une structure spongieuse tout à fait typique. Dans le nord de la Hollande, certains *Nereis* (annélides polychètes) ont aussi déterminé dans des sédiments argileux d'origine marine une structure particulière (DOEKSEN et MINDERMAN, 1963). Ces différentes structures sont actuellement fossilisées dans la profondeur des sols.

I – LES «VERS DE TERRE» (Lumbricides, Megascolécides, Acanthodrilides...)

On en connaît environ 2 500 espèces ; la faune française est essentiellement constituée d'une quarantaine d'espèces réparties en 8 genres, et 90 espèces de vers de terre sont communes en Europe.

MORPHOLOGIE

Taille

La longueur des vers peut varier du simple au double et, pour une même espèce, être influencée par de nombreux facteurs physiques, dont l'humidité du sol.

A l'âge adulte, les quelques vers communs suivants mesurent approximativement :

<i>Lumbricus rubellus</i>	30 — 110 mm
" <i>castaneus</i> f. <i>typica</i>	30 — 70 mm
" <i>herculeus</i> (= <i>L. terrestris</i> L.).....	90 — 300 mm
<i>Allolobophora caliginosa</i> f. <i>typica</i>	40 — 100 mm
" <i>terrestris</i> (Sav.)	90 — 150 mm
" <i>longa</i>	90 — 150 mm
" <i>chlorotica</i>	30 — 70 mm
<i>Eisenia rosea</i>	25 — 85 mm
" <i>foetida</i>	32 — 130 mm
<i>Dendrobaena subrubicunda</i>	30 — 90 mm
" <i>pygmaea</i>	15 — 30 mm
<i>Octolasion cyaneum</i>	50 — 170 mm
" <i>lacteum</i>	30 — 160 mm

Certains vers plus rares dépassent 50 centimètres, tels les trois vers trouvés en France par BOUCHÉ (1967a) :

<i>Eophila occidentalis chicharia</i>	430 — 750 mm
(Bassin Aquitain, Pyrénées, Languedoc, basse vallée rhodanienne, Provence)	
<i>Eophila velox</i>	500 mm
(Vosges)	
<i>Hormogaster redii</i> f. <i>gigantes</i>	750 mm
(régions méditerranéennes)	

FRANZ (1968) cite aussi comme présent en Autriche et en Tchécoslovaquie :

<i>Allolobophora hrabei</i>	500 mm
-----------------------------------	--------

Il existe dans les régions tropicales des vers géants : *Rhinodrilus fafner* (Glossoscolecidae) en Amérique du Sud peut dépasser 2 mètres, *Megascolides australis* (Megascolecidae) en Australie dépasse parfois 3 mètres avec un diamètre de 3 à 4 cm.

Des vers de 3 mètres de long et 5 cm de diamètre existent dans les sols humides des hauts plateaux de Colombie (Géographical Magazine, mai 1966). Un *Microchaetus* géant existe aussi en Afrique du Sud (LJUNGSTROM et REINECKE, 1969).

Coloration

Les vers de surface apparaissent plus pigmentés que ceux qui vivent en profondeur. Les *Lumbricus*, les *Eisenia* et les *Dendrobaena* qui vivent au milieu des litières en décomposition sont de couleur rouge. *Eisenia foetida* avec ses bandes alternées de couleur brune et chamois est aisément reconnaissable. Les *Allolobophora* et les *Octolasion* qui vivent plus en profondeur et ingèrent davantage de matières minérales sont de couleur gris à gris-bleuté ; *A. chlorotica* est souvent de couleur verdâtre avec un clitellum bien rose. La viridisation des vers de terre est un caractère propre mais pas constant des formes hygrophiles (BOUCHÉ, 1971).

Les vers des régions relativement sèches sont souvent de couleur plus sombre que les vers des régions humides.

Soies

Les vers de terre possèdent des soies rigides, peu nombreuses et de forme peu variée, implantées directement dans les téguments, soit en 8 rangées groupées deux à deux (disposition lombricienne), soit formant au milieu des segments une ceinture presque complète (disposition périchétienne des *Megascolecidae* (cf. Figure 25).

Les soies peuvent être sorties ou rétractées grâce à des muscles protracteurs et rétracteurs situés à la base des follicules d'où naissent les soies (cf. Figure 30).

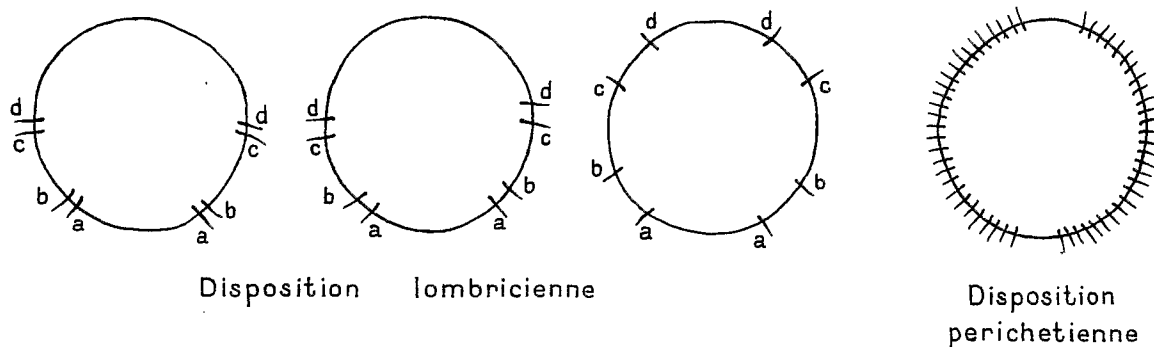


Fig. 25 — Disposition des soies chez les vers de terre.

Tête

Le prostomium constitue l'extrémité antérieure des vers de terre et n'a pas la même signification que les autres segments. Ses rapports avec le premier segment sont utilisés en systématique, chaque disposition ayant reçu un nom particulier (cf. Figure 26).

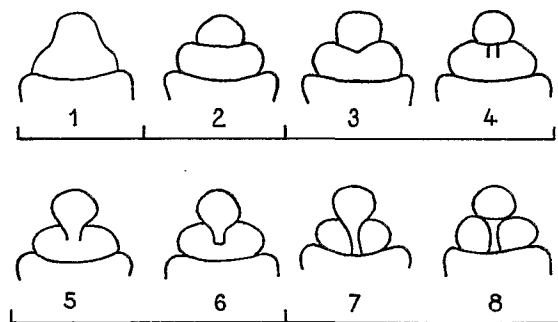


Fig. 26 — Schémas des divers types de tête des vers oligochètes (d'après TETRY, 1939)

1 - type *zygolobe* ; 2 - type *prolobe* ; 3 et 4 - types *prolobe-épilobe* (fermé en 3, ouvert en 4) ; 5 et 6 - types *épilobes* (ouvert en 5, fermé en 6) ; 7 - type *tanylobe* ; 8 - type *prolobe-tanylobe*.

Pores dorsaux

Les pores dorsaux sont de petites ouvertures situées sur les sillons intersegmentaux ou la ligne dorsale et n'apparaissant uniquement que chez les Oligochètes terricoles. Ces ouvertures communiquent avec la cavité centrale et le fluide coelomique.

En réponse à une irritation mécanique ou chimique, les vers éjectent un fluide coelomique par ces pores dorsaux ; de même, quand ils sont soumis à des extrêmes de chaleur ou de froid. Quelques espèces peuvent même éjecter ce fluide coelomique à distance, tel *Megascolides australis* qui éjecte ce fluide à une hauteur de 10 cm et *Didymogaster sylvaticus* (Megascolecidae) à 30 cm ! Ce qui découragerait les éventuels prédateurs (EDWARDS et LOFTY, 1972).

Caractères sexuels externes

Sont à noter comme caractères sexuels plus particulièrement importants et utiles à la détermination des vers (cf. Figures 27 et 28) :

- L'emplacement des orifices mâles, dont les lèvres, épaisses et blanchâtres au moment de la reproduction, constituent un caractère sexuel secondaire bien visible. Par contre, l'emplacement des orifices femelles ne peut pas facilement être déterminé, car ces orifices sont très petits, même aux périodes de ponte.
- L'emplacement du clitellum, bourrelet qui apparaît sur le corps des vers de terre à maturité sexuelle et qui sécrète le cocon où sont pondus les œufs.
- L'existence éventuelle de nervures génitales qui relient les orifices mâles au clitellum, notamment chez les Lumbricidés.
- L'existence de crêtes de puberté saillant sur le clitellum.
- L'existence de mamelons blanchâtres sur certains segments antérieurs.
- L'emplacement des orifices des réceptacles séminaux ou spermathèques, parfois visibles au moment de la reproduction. *L. terrestris* a deux paires de pores spermathécaux, mais d'autres vers en ont davantage, jusqu'à un maximum de 7 paires (*Bimastos*) ; quelques-uns, au contraire, n'en ont qu'une paire ou pas du tout. De nombreux Megascolecidae possèdent un ou plusieurs diverticules des conduits spermathécaux (EDWARDS et LOFTY, 1972).

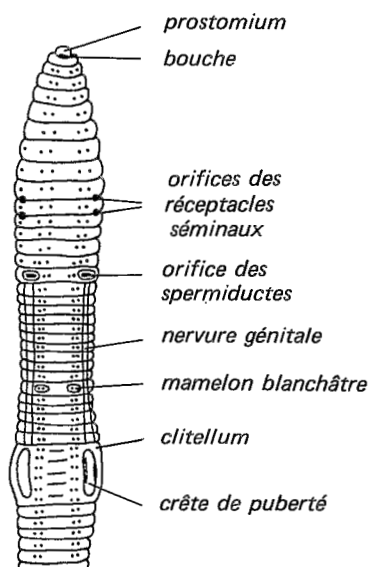


Fig. 27 – Région antérieure de *Lumbricus terrestris* (d'après STEPHENSON).

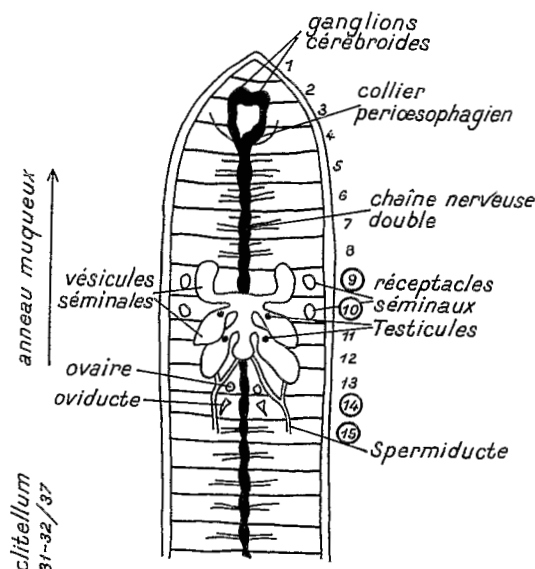


Fig. 28 – Organes génitaux et système nerveux de *Lumbricus terrestris* (d'après L. BERTIN et A. BOISSELIER).

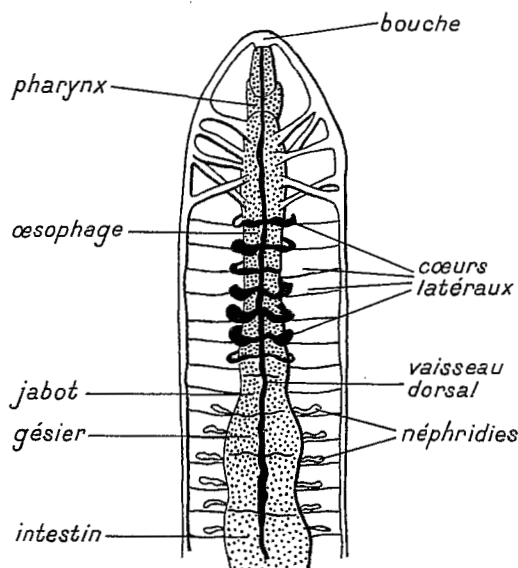


Fig. 29 — Tube digestif et appareil circulatoire de *Lumbricus terrestris*.
(d'après L. BERTIN et A. BOISSELIER).

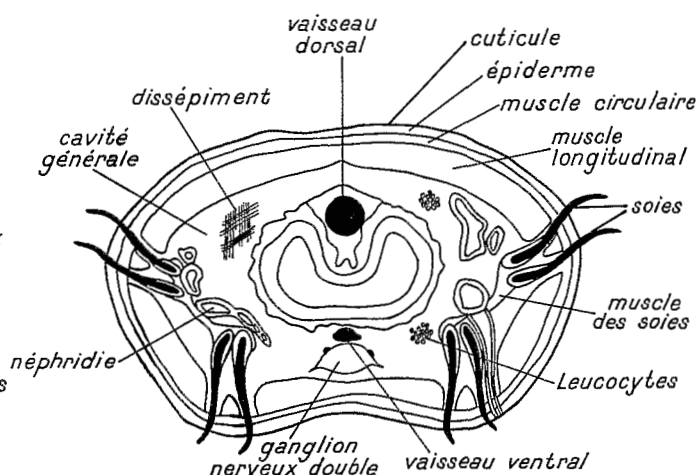


Fig. 30 — Schéma de la coupe transversale d'un *Lumbricus terrestris*
(d'après P. BRIEN).

Anatomie

L'essentiel de la morphologie générale des vers annelés ayant été vu en début de chapitre, nous n'en rappellerons simplement ici que quelques éléments avec les Figures 28, 29 et 30, renvoyant pour plus de détails aux différents ouvrages de Zoologie. Quelques mots restent toutefois à dire sur les glandes de Morren et les cellules neurosécrétrices.

Les glandes de Morren

Ces glandes proviennent d'une différenciation œsophagienne et prennent un développement plus ou moins important chez les divers Oligochètes terricoles. Quand elles sont très développées, comme c'est le cas chez *Lumbricus terrestris*, elles font saillie dans le coelome sous forme de poches blanchâtres.

Richement vascularisées, elles sécrètent du carbonate de calcium sous forme de petites concrétions de calcite qui s'évacuent dans le tube digestif. On admet que ces glandes sont des organes homéostatiques régularisant les teneurs en ions calcium, magnésium, strontium et phosphore dans le sang (DOTTERWEICH et FRANKE, 1936). Cette régularisation dépend non seulement du calcium assimilé par le ver, mais aussi de la teneur en gaz carbonique dans l'atmosphère du sol, car celle-ci augmentant, les ions Ca, pour autant que cela est possible, augmentent dans le sang. Sous forme de calcite difficilement dissociable au pH des excréments, le carbonate de calcium rejeté par les glandes de Morren n'est pas réabsorbé par l'intestin et le CO₂ ainsi fixé est définitivement éliminé.

Tous les vers de terre ne possèdent pas des glandes de Morren.

Les cellules neurosécrétrices

Divers types de cellules neurosécrétrices ont été décrites chez *Lumbricus*. Certaines d'entre elles ont été associées à des fonctions physiologiques et on pense notamment qu'elles influencent l'activité des organes de reproduction, le déterminisme de l'estivation et certaines autres activités rythmiques.

La détermination des vers de terre demeure toujours délicate. EDWARDS et LOFTY (1972) donnent une clef simplifiée des espèces les plus communes d'Angleterre et éventuellement d'Europe. BOUCHÉ (1972) donne une clef détaillée des Lombriciens de France. De nombreuses autres faunes locales existent, telle par exemple celle de LEE (1959) pour la Nouvelle-Zélande, mais, en l'absence de ces faunes, les Pédobiologistes doivent soumettre à des Systématiciens compétents les vers qu'ils récoltent et dont ils désirent étudier l'action. Dans l'attente d'une détermination précise de leur matériel, ils peuvent cependant, en s'aidant des divers caractères morphologiques et anatomiques que nous avons vus, distinguer les différents vers les uns des autres et leur donner provisoirement un numéro ou une appellation de référence.

1	— Soies disposées en 4 rangs de 2 (disposition lombricienne)	2
	Soies disposées en plus de 4 rangs et formant un anneau continu, cependant plus ou moins interrompu sur la ligne dorsale et la ligne ventrale (disposition perichétienne). Vers à mouvements violents.	
	genre <i>Pheretima</i> (MEGASCOLECIDAE)	
2	— Clitellum débutant sur ou en avant du 15e segment ; pores des spermiductes postérieurs au clitellum	
	genre <i>Diplocardia</i> (ACANTHODRILIDAE)	
	— Clitellum débutant en arrière du 15e segment ; pores des spermiductes antérieurs au clitellum	3
3	— Prostomium ne traversant pas complètement le premier segment (ou peristomium) (type prolobe ou épilobe)	4
	— Prostomium divisant complètement le premier segment (type tanylobe)	
	genre <i>Lumbricus</i> (et <i>Bimastos Eiseni</i>)	
4	— Clitellum dépassant en arrière le 28e segment	5
	— Clitellum ne dépassant pas en arrière le 28e segment ; soies intimement géminées	
	genre <i>Eiseniella</i>	
5	— Pores des réceptacles séminaux, si présents, situés latéralement entre les soies d et c	6
	— Pores des réceptacles séminaux situés dorsalement au-dessus de la ligne de soies d (même caractère chez <i>Eiseniella</i>).	
	genre <i>Eisenia</i>	
6	— 2 paires de vésicules séminales présentes	7
	— 3 ou 4 paires de vésicules séminales ; avec réceptacles séminaux	8
7	— Clitellum débutant en avant du 28e segment, pas de réceptacles séminaux (imparfaitement développés chez <i>B. tenuis</i>). Tubercules de puberté absents ou exceptionnellement en bordure du clitellum.	
	genre <i>Bimastos</i>	
	— Clitellum débutant sur ou en arrière du 28e segment ; réceptacles séminaux rarement absents.	
	genre <i>Eophila</i>	

- 8 — Soies géminées : 4 paires de vésicules séminales en 9, 10, 11 et 12.

genre *Allolobophora*

- Soies distantes ; généralement 3 paires de vésicules séminales en 9, 11 et 12 ou exceptionnellement 4 paires en 9, 10, 11 et 12 (*D. mammalis*). Tubercules de puberté en crêtes ou exceptionnellement séparés sur seulement une partie du clitellum.

genre *Dendrobaena*

- Soies géminées dans la région antérieure et distantes dans la région postérieure : 4 paires de vésicules séminales en 9, 10, 11 et 12. Tubercules de puberté en crêtes aussi longues ou plus longues que le clitellum.

genre *Octolasion*

BIOLOGIE

Reproduction et longévité

L'accouplement des vers se fait de nuit à la surface des sols. Les vers s'accouplent tête-bêche et, selon les familles, on a transmission directe du sperme des pores mâles dans les réceptacles séminaux (cas des Mégascolécides) ou transport du sperme à distance par les gouttières génitales que bordent dorsalement les nervures génitales (cas des Lombricides) (SCHALLER, 1968). Les ovules n'étant pas mûrs au moment des accouplements, les risques d'autofécondation sont ainsi éliminés.

Les œufs sont inclus dans des cocons formés à partir des anneaux muqueux que sécrète le clitellum des vers, et dont ceux-ci se dégagent à reculons. Les spermatozoïdes et les ovules sont collectés au passage. La taille des cocons dépend de celle des vers. Elle est de 2 à 3 mm pour *Dendrobaena rubida* ou *D. octaedra*, de 4,5 à 6 mm pour *L. terrestris*, et de 2 à 7,5 cm pour *Megascolides australis* !

La production des cocons varie grandement avec les espèces, la température, l'humidité et la nourriture. Les vers qui vivent en surface produisent beaucoup plus de cocons que les vers qui demeurent en profondeur. Cette production de cocons est maxima dans les régions tempérées en mai et en juin. Plusieurs cocons peuvent être émis successivement par un même ver et chaque cocon renferme plusieurs œufs, exception faite des cocons de quelques gros vers qui ne renferment qu'un seul œuf.

Les jeunes vers déglutissent le vitellus des cocons puis en sortent. Il n'y a pas de larve trochophore comme chez les Polychètes. GÉRARD (1967) a observé que les cocons d'*A. chlorotica* éclosent après 36 jours à 20°C, 49 jours à 15°C et 112 jours à 10°C. Les jeunes *A. chlorotica* mettent 6 mois $\frac{1}{2}$ à 10 mois pour atteindre leur maturité sexuelle à la température du champ, mais seulement 4 mois en laboratoire à 15°C, et même seulement 3 mois à 18°C. TSUKAMOTO et WATANABE (1977) ont confirmé avec *Eisenia foetida* la très forte influence de la température sur l'éclosion des cocons et la croissance des vers.

Dans les conditions naturelles, les vers de terre mettent généralement 5 à 8 mois pour atteindre leur maturité sexuelle. Le type de nourriture influence la durée de croissance.

Certaines espèces vivent plus de 6 ans en laboratoire. *Allolobophora longa* a été observé vivre 10 ans et 3 mois (KORSCHOLT, 1914), *Lumbricus terrestris* 4 à 8 ans et *Eisenia foetida* 4 ans $\frac{1}{2}$. De nombreuses autres espèces, comme par exemple *Lumbricus castaneus*, ne vivent que quelques mois.

Quelques espèces peuvent éventuellement se reproduire par parthénogenèse, tel est le cas de plusieurs espèces de *Dendrobaena* et la règle, semble-t-il, chez *Octolasion* spp., *Eiseniella* spp., *Allolobophora rosea* et *Dendrobaena rubida* f. *tenuis* (SACHELL, 1967).

Cycle annuel des activités

Dans les régions tempérées, la plupart des vers de terre rentrent en diapause l'été. Pendant cette période, le tube digestif vide, ils restent enroulés sur eux-mêmes dans une cavité sphérique qu'ils ont consolidée. Activité, nutrition et aptitude à se reproduire reprennent à l'automne avec la réhumidification du sol encore chaud.

En hiver, les vers ralentissent leur activité ; ils s'enfoncent si le froid devient trop intense, mais ils n'hibernent pas et restent toujours plus ou moins actifs. Leur vie redevient normale au printemps avec l'adoucissement du climat et, en fin de printemps, avec le dessèchement des sols, débute leur estivation.

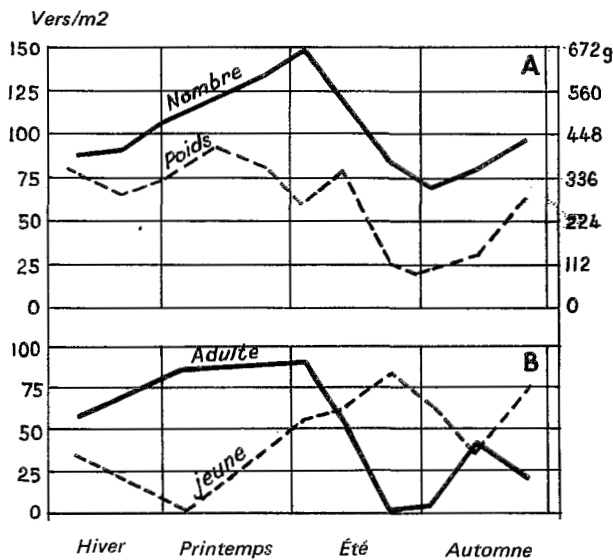


Fig. 31 -- Cycle annuel des vers dans un sol sous gazon (d'après HOPP, 1947).

HOPP (1947), étudiant le cycle des vers dans l'État du Maryland (U.S.A.), a observé que sous gazon les jeunes vers étaient peu nombreux au printemps, ils augmentaient durant l'été et ils atteignaient leur maximum en début d'automne. Les vers adultes au contraire étaient très nombreux au printemps, ils diminuaient fortement en été et ils ne réaugmentaient qu'en automne (cf. Fig.31).

Dans cet exemple, l'éclosion des cocons s'effectue non seulement au printemps mais aussi en été, et les jeunes vers apparaissent beaucoup plus résistants à la sécheresse que les adultes. LAVALLE (1971a) a de même trouvé, en Côte d'Ivoire, une éclosion préférentielle des cocons de *Millsonia anomala* (Acanthodrilidae) au début et à la fin des deux saisons sèches, avec parfois un prolongement des éclosions en tout début de saison des pluies.

Dans le sud de l'Australie et dans une région à été chaud mais sec, BARLEY (1959a) a observé que la mortalité des vers correspondant à la dessiccation des sols durant l'été, n'est compensée par la naissance des jeunes qu'aux premières pluies. L'hiver restant doux, les vers continuent à s'alimenter pendant cette saison et se localisent alors dans les 15 cm supérieurs du sol. Au printemps, avec l'assèchement du sol, les vers s'enfoncent plus en profondeur et estivent vers 15 à 60 cm ; de nombreux vers adultes meurent au cours de l'été.

En Tchécoslovaquie, dans des chernozems et des sols bruns sur loess, ZAJONC (1971c) a constaté que la biomasse des vers est quatre fois plus importante au printemps qu'en automne et qu'en hiver. Les formes juvéniles y dominent au printemps et en été, les formes adultes en hiver.

Dans les parcelles labourées des régions tempérées, faute d'une litière protectrice leur laissant le temps de s'acclimater, de très nombreux vers meurent avec les premiers froids de l'automne ; la population reste faible pendant le printemps et l'été, les jeunes vers n'augmentent qu'en début d'automne et les adultes qu'en fin d'automne, juste avant les premiers froids (HOPP, 1947).

Sous les tropiques, les vers sont principalement actifs pendant les saisons des pluies (GATES, 1961 ; LAVALLE, 1971).

Les périodes de repos des vers sont des caractères endogènes qui peuvent être influencés par des facteurs exogènes, tels que l'humidité et la température (KOLLMANNSPERGER, 1955), ou la nourriture (WATERS, 1955).

Cellules d'estivation fossilisées

Les cavités plus ou moins sphériques dans lesquelles les vers estivent sont susceptibles de se combler ensuite naturellement avec la terre entraînée en profondeur par les eaux. Dans de nombreux sols, ces cellules d'estivation ainsi fossilisées donnent naissance à des concrétions de 1 à 2 cm de diamètre, dont l'origine peut ne pas être reconnue, si les vers pour diverses raisons ne peuplent plus les sols.

De telles cellules d'estivation fossilisées existent dans le loehm des limons parisiens datant d'une période quaternaire, humide et froide, au cours de laquelle une prairie, du style de la prairie canadienne actuelle, recouvrait ces limons. En cherchant bien, on peut encore trouver trace des galeries qui aboutissaient à ces cellules d'estivation : galeries et cellules d'estivation sont de couleur très légèrement plus foncée et surtout tendent à se séparer du limon quand on brise les mottes. Nous avons aussi retrouvé de telles cellules d'estivation fossilisées dans d'anciens sols sur limons au Maroc.

Dans un sol brun calcaire sur molasse bartonienne de la région d'Angers, nous avons observé des cellules d'estivation qui, dans le profil, avaient normalement été fossilisées par la terre superficielle entraînée en profondeur, mais qui, dans l'horizon d'altération de la roche-mère, avait donné naissance à des concrétions calcaires par le jeu habituel des carbonates et des bicarbonates.

Dans les pays tropicaux, les vers de terre, de même, s'enfoncent et rentrent en repos pendant les périodes sèches. LAVELLE (1974) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) a observé que les vers de terre (et notamment *Millsonia anomala*) rentrent en quiescence entre pF 3 et pF 4,2, sans apparemment faire de cellules d'estivation particulières.

Les données font encore défaut sur l'existence et la fossilisation possible des cellules de repos des vers de terre dans les pays tropicaux.

Nutrition

Les vers de terre se nourrissent essentiellement à partir des débris végétaux plus ou moins décomposés qu'ils ingèrent avec de la terre. 350 ans avant J.C., Aristote les appelait déjà les «intestins de la terre». Cette ingestion de terre par les vers varie d'importance selon les espèces, mais aussi les sols, les saisons et la nature des matériaux végétaux.

L'ingestion de terre devient plus faible chez les vers fouisseurs quand ils ont achevé leur réseau de galeries. *Lumbricus terrestris*, par exemple, quand il ne fouit pas, se nourrit directement sur les feuilles, mais continue à ingérer de la terre entre temps: La terre ingérée traverse le tube digestif des vers en approximativement 20 heures (BARLEY, 1959a). Les tubes digestifs des vers se vident à peu près complètement en 4 jours (ROOTS, 1956).

Le taux d'assimilation de la matière organique ingérée est voisin de 10 %. Le plus souvent, terre et débris végétaux sont intimement mélangés dans le gésier des vers, chargés en sécrétions protéiniques, muqueuses et minérales et aussi, pour certaines espèces, enrichis en calcite rejetée dans l'œsophage par les glandes de Morren.

De nombreux enzymes ont été trouvés dans le tube digestif des vers de terre : protéases, amylase, saccharase, lipases. TRACEY (1951) y a mis en évidence une chitinase et une cellulase très actives ;

PARLE (1963) a montré que la cellulolyse observée au cours du transfert intestinal était essentiellement due aux cellulases produites par les vers eux-mêmes. Une invertase a été aussi trouvée dans les rejets de vers. AVEL (1959) suggère que ces divers enzymes doivent être souvent d'origine bactérienne, ce qui d'ailleurs ne les empêche nullement d'intervenir dans la digestion des vers.

Le résultat de cette digestion est un terreau plus foncé que le sol ingéré, de pH plus alcalin et à microflore sélectionnée mais plus active.

Pour leur nourriture, les vers ne sont souvent sélectifs que s'ils ont le choix. D'une manière générale cependant, ils dédaignent les végétaux des litières à mor et préfèrent les herbes tendres en voie de décomposition ou les fumiers comme le crottin de cheval ou le fumier de vache. Le fumier immature est plus consommé en surface, le fumier évolué dans l'horizon 10-25 cm (ZICSI, 1966).

Eisenia rosea s'attaque peu aux litières et paraît préférer les fumiers et les composts, où parfois on le rencontre avec *Dendrobaena subrubicunda*. Si le choix leur en est offert, les jeunes de *Allolobophora caliginosa* (Sav.) préfèrent un fumier évolué à une litière fraîche (WATERS, 1955). *Dendrobaena octaedra* et *Lumbricus rubellus* sont de même souvent concentrés sous les fumiers. Mais, DUNGER (1969) a observé que *A. caliginosa* et *D. octaedra* étaient aussi deux espèces pionnières des terrils des mines de charbon, suivies après 10 ou 15 ans par *L. rubellus* et *L. terrestris*.

En laboratoire, de nombreux vers de terre peuvent être nourris avec du fumier de vache. GUILD (1955) a montré qu'ils sont capables d'en ingérer plus qu'on n'en rencontre habituellement dans les pâturages.

Bimastos tenuis et diverses espèces de *Dendrobaena* peuvent se rencontrer sous l'écorce des troncs d'arbres en décomposition ou dans les débris ligneux (KUHNELT, 1961).

Dans leur choix des feuilles de litière, la taille, la dureté, le contenu minéral (calcium notamment) et la richesse en glucides et en protéines jouent un grand rôle. La teneur en polyphénols, et plus spécialement en tanins, est importante (HEATH, 1965a). L'altération au sol des feuilles s'accompagne d'un lessivage des polyphénols solubles à l'eau et d'une dégradation microbienne des tanins qui les rendent plus assimilables (KING et HEATH, 1967). Le rapport C/N apparaît sans influence dans le choix des feuilles.

De nombreuses 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).

WRIGHT (1972) a souligné l'importance qu'avait la dureté des feuilles pour la nutrition des vers ; l'ingestion de feuilles non aromatiques est en effet souvent semblable pour des feuilles de même dureté mais de teneur phénolique différente. Un lavage à l'eau des feuilles, en les ramollissant, en facilite l'ingestion. De plus, les feuilles dures peuvent être ingérées si les morceaux sont assez petits pour être avalés en entier.

Les vers de terre préfèrent dans l'ordre :

- 1 — les litières d'orme, de noisetier, de cerisier, de charme, de prunier, de mercuriale, de frêne, de maïs ;
- 2 — les litières de tilleul, de bouleau, de cornouiller ou encore de tulipier en Afrique ;
- 3 — les litières de sureau, d'aulne, de peuplier, de citronnier ;
- 4 — les litières de chêne, de hêtre, d'érable à sucre, de marronnier ;
- 5 — les litières de platane, de robinier.

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

L'ordre de préférence pour les feuilles en voie de décomposition peut être différent de celui des feuilles fraîches. Les feuilles de chêne sont ainsi plus facilement choisies et ingérées après avoir passé l'hiver sur le sol ; nous avons vu que le lessivage des polyphénols et l'altération des tanins en sont vraisemblablement la cause.

Concernant les aiguilles de conifères, DARWIN (1881) avait déjà observé que les vers en tapissent parfois leurs galeries. VAN DER DRIFT (1955) a constaté que *Lumbricus rubellus* introduit dans un humus brut à aiguilles de sapin peut survivre et se multiplier si les parcelles choisies ont été préalablement marnées, faute de quoi il disparaît assez rapidement. HEUNGENS (1969) a néanmoins montré que les vers en laboratoire peuvent fortement favoriser la décomposition de la litière de pin et en accélérer les processus d'humification et de minéralisation.

Ces diverses préférences alimentaires n'ont qu'une valeur indicative, car chaque espèce a ses préférences et celles-ci varient en fonction des milieux. GAVRILOV et PEREL (1958) signalent ainsi *Dendrobaena octaedra* comme plus fréquent en Russie dans les sols sous sapins que dans les sols sous bouleaux, alors que c'est le contraire en France.

La diversité dans la nature des litières complique encore le problème. Une litière d'aulne ajoutée à du 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.

Selon les espèces, et principalement la nuit, les vers ingèrent la litière en surface (*Allolobophora nocturna*, *A. longa*), ou en enfouissent les éléments dans le sol en bouquets (*Lumbricus terrestris*, *L. polyphemus*, *Allolobophora longa*, *Octolasion lacteum*). Les débris végétaux imbibés de salive et enfouis pourrissent plus rapidement que ceux restés en surface. *L. terrestris* entraîne habituellement dans ses «bouquets» des feuilles mortes en voie de décomposition, mais parfois aussi des matériaux verts, ce qui correspondrait à un besoin en vitamine A (ZICSI, 1954). *L. terrestris* peut encore se nourrir sur les matières organiques du sol et vivre longtemps en absence de feuilles (DARWIN, 1881).

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

MILES (1963) a montré que les Protozoaires du sol constituent 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. HANSEN et CZOCHANSKA (1975), étudiant la composition en acides gras des vers de terre, ont aussi montré que leur alimentation était complétée par les microorganismes vivants et morts du sol ingéré.

En agriculture, où l'enfouissement des résidus organiques est une pratique courante, l'activité des Lombriciens est stimulée par un enfouissement superficiel. La matière organique enfouie en profondeur est plus délaissée, surtout s'il s'y installe, même temporairement, un milieu anaérobie, toujours très nuisible à la faune. Par des expériences conduites en colonnes de terre avec enfouissement de matières organiques à différents niveaux, JEANSON (1961) a confirmé l'intérêt de l'enfouissement superficiel des résidus organiques.

Respiration

Les vers de terre ont une respiration cutanée qui n'est possible que si leur peau est maintenue humide. Ils peuvent vivre un certain temps en anaérobiose, accumulant des acides qu'ils oxydent ensuite rapidement quand ils disposent à nouveau d'oxygène ; des anaérobies strictes les excréteraient (AVEL, 1959).

L'hémoglobine est en solution dans le système sanguin des vers de terre.

Leur respiration croît avec la température, mais il y a adaptation. Par contre, les vers fuient les atmosphères à plus de 25 % de CO₂, bien qu'ils puissent encore y respirer normalement.

Excrétion

L'excrétion s'effectue chez les vers par tout un ensemble de néphridies qui, chez les Mégascolécides, peut atteindre une grande complexité, chaque segment renfermant de nombreuses néphridies de taille et de structure variées. Ces néphridies, selon les espèces et parfois même selon les individus, débouchent à la surface du corps ou dans le tube digestif (AVEL, 1959).

Chez les *Lumbricus*, existe une certaine réabsorption de l'eau, des protéines, du potassium, du calcium et du chlore dans la partie postérieure des néphridies (LAVERACK, 1963).

Les vers de terre excrètent à la fois de l'ammoniaque et de l'urée, alors que les annélides aquatiques excrètent seulement de l'ammoniaque et les animaux terrestres de l'urée. En conditions normales d'alimentation et en présence d'eau, l'ammoniaque domine dans l'urine des vers de terre ; en conditions d'inanition et en atmosphère plus sèche, l'ammoniaque diminue et l'urée augmente.

De l'azote est aussi rejeté dans le mucus que sécrète l'épiderme ; d'après NEEDHAM (1957), l'azote ainsi rejeté correspondrait à la moitié de l'azote perdu normalement par les vers. Ce mucus des vers agit comme lubrifiant et lie les particules du sol entre elles pour former une couche protectrice sur les parois des galeries.

Des cellules spéciales (cellules chloragènes et amoebocytes) aident encore à l'évacuation des déchets (EDWARDS et LOFTY, 1972).

Champ axial et régénération

Des gradients axiaux ont été observés pour nombre de composants du corps des vers et des courbes en U ont été obtenues pour la susceptibilité aux poisons, la respiration des tissus, la teneur en divers éléments minéraux (dont le soufre), la teneur en acide lactique et en diverses substances oxydables, ainsi que pour le potentiel électrique.

Ce dernier élément paraît influencer fortement le degré de régénération des vers de terre. Les vers de terre sont en effet aussi bien capables de régénérer la partie antérieure que la partie postérieure de leur corps, selon l'emplacement de la coupure. Le nombre de segments régénérés est généralement inférieur au nombre de segments enlevés. La présence de la corde nerveuse ventrale est essentielle à la régénération. Les inhibiteurs nerveux (lithium, parathion) empêchent cette régénération. Le manque d'oxygène ou son excès la bloquent de même.

SAUSSEY (1971), étudiant la régénération de *A. terrestris* (Sav.) f. *typica* amputé de la moitié postérieure de son corps, a observé que les vers opérés à la fin de la diapause d'été peuvent rapidement se régénérer à travers une nouvelle diapause. Les vers amputés plus tard, à la fin de l'été, se régénèrent plus lentement, durant une plus longue diapause qui se poursuit en automne et en hiver. La régénération ne

semble pas se faire quand les vers sont opérés durant l'hiver. Cependant, SAUSSEY (1974) a observé que chez *Nicodrilus giardi* (Lumbricidae) l'hiver n'arrête pas les processus de régénération caudale mais ne fait qu'en ralentir le déroulement. La variation des potentialités de régénération dépend sans doute des réserves disponibles en cas d'amputation.

Prédateurs et parasites des vers

Les vers de terre sont très appréciés des taupes et des musaraignes qui contribuent grandement à la diminution de leurs populations.

RICHARDSON (1938) a observé que, dans certains sols, les taupes ne suivent pas les vers si le pH est inférieur à 5,5, mais MILNER et BALL (1970), dans le nord du Pays de Galles, ont trouvé les taupes associées aux vers dans des sols facilement drainables de pH supérieur à 4,0. ENNIK (1967) n'a pu établir de relation entre la densité des vers et l'activité des taupes dans un grand nombre de pâturages, fertilisés ou non en azote.

La régression des vers de terre devant les Chilopodes (Myriapodes) et les Staphylins (Coléoptères) ne paraît pas non plus significative. Il se pourrait toutefois que dans les sols à fortes populations de petits vers, ces deux groupes de prédateurs aient tendance à devenir plus abondants.

Sont par contre connus comme d'actifs prédateurs : les grenouilles, les crapauds, les salamandres, certaines limaces (*Testacella*), et surtout les oiseaux qui s'attaquent essentiellement aux vers de surface et de litière.

LJUNGSTROM et REINECKE (1969) rapportent aussi que les *Microchaetus* géants d'Afrique du Sud sont attaqués la nuit par des serpents.

Quant au parasitisme chez les vers de terre, il est particulièrement important. Les vers de terre sont très souvent parasités par des Grégarines (Sporozoaires), des Ciliés, divers Nématodes, dont des *Rhabditis* et des *Syngamus* (parasite des voies respiratoires des volailles), certains Plathelminthes et certaines larves de Diptères (Sarcophagidae et Tachinidae).

Ce parasitisme des vers de terre explique en partie qu'ils ne soient que rarement rentrés dans l'alimentation des hommes. Les vers de terre ne sont en effet mangés actuellement que par les Maoris de Nouvelle-Zélande, certains indigènes primitifs de Nouvelle-Guinée et certaines peuplades d'Afrique. Les *Megascolides* géants d'Australie sont mangés par les indigènes qui les capturent. Du pâté de vers de terre a été aussi essayé au Japon, mais sans succès.

DIVERSITÉ ÉCOLOGIQUE

BOUCHÉ (1971) distingue :

- 1 — Les vers épigés ou de surface qui sont généralement colorés en rouge. Ce sont :
 - des espèces vivant sous les écorces, tels *Eisenia foetida* (Sav.), *E. eiseni* (Lev.), *E. submontana* (Vejd) et *Dendrobaena rubida* (Sav.), forme stramineo-corticole assez hydrophile.
 - des espèces straminicoles demeurant dans les couvertures végétales et les litières, tels *Lumbricus rubellus* Hoffm., *L. improvisus* Zicsi, *L. castaneus* (Sav.) et *Eiseniella tetraedra* (Sav.), forme hydrophile.

- . des espèces qui vivent dans les fissures et surtout en commensaux d'autres animaux fouisseurs, tel *Dendrobaena mammalis* (Sav.).
 - . des espèces stramino-anéciques adaptées à la vie en prairie et favorisées par les déjections des gros mammifères, tels *Lumbricus herculeus* (Sav.) et *L. castaneus*.
- 2 — Les vers anéciques qui sont des « animaux fouissant parfois très profondément mais venant prendre leur nourriture pour l'essentiel à la surface du sol. Ils sont pigmentés de brun ou de gris surtout dans leur partie antéro-dorsale. Les Lumbricidae de ce groupe ont généralement une queue susceptible de s'élargir en fer de lance. Ils se nourrissent à la surface pendant la nuit, en laissant leur partie caudale lancéolée agrippée à l'orifice du terrier » (BOUCHÉ, 1971).
- Eophila savignyi* (G. et H.) est une forme hydrophile.
- Le climat méditerranéen possède des vers anéciques géants comme les Microchaetidae d'Afrique du Sud, des Lumbricidae (*Eophila gigas*, *E. dugesi* (Rosa), *E. occidentalis* Michaelsen, et des Hormogastridae (*Hormogaster praetiosa nigra* Bouché).
- 3 — Les vers endogés qui sont de bons fouisseurs à forte musculature.
- Les épiendogés vivent dans l'horizon supérieur des sols ; *Octolasion cyaneum* (Sav.) et *Octolasion ligurum* Bouché sont géophages. Certaines espèces du groupe *pyrenaica* sont rhizophages et se nourrissent donc aux dépens des racines. *Octolasion gracile* Oerley y est une forme hydrophile.
- Les hypoendogés vivent plus en profondeur et ont l'aspect d'un tube fragile rempli de terre. Vivant dans un milieu pauvre en matières organiques, ils sont amenés à ingérer de fortes quantités de sol pour assurer leur subsistance. Quelques espèces des groupes *pyrenaica* et surtout *Vignysa* Bouché sont hypoendogés.
- De nombreux Haplotaxidae, Sparganophilidae et espèces du genre *Helodrilus* sont putricoles.

C'est l'existence de facteurs limitant les espèces anéciques qui favorise les espèces straminicoles. Les sols à mull sont caractérisés par la dominance des espèces anéciques et épianéciques qui forment approximativement 75 % de la biomasse (BOUCHÉ, 1975).

Il est aussi parmi les vers des espèces endémiques et des espèces pérégrines, c'est-à-dire des espèces qui tendent à demeurer où elles sont et des espèces qui « voyagent ».

La frontière nord des espèces endémiques correspond pour les Lumbricides à la limite de la dernière glaciation ; ce sont des espèces pérégrines qu'on trouve plus au nord (BOUCHÉ, 1970 ; EDWARDS et LOFTY, 1972).

Parmi les espèces pérégrines, *Allolobophora caliginosa* (une des deux espèces les plus communes) se rencontre au Chili, en Nouvelle-Zélande, aux États-Unis, dans le sud-ouest de l'Afrique, dans le nord-ouest de l'Inde et en Australie. Le genre *Pheretima* (Megascolecidae) originaire du sud-est de l'Asie a aussi migré en beaucoup de régions tropicales, subtropicales et quelquefois même tempérées.

LAVELLE (1973), dans les savanes de Lamto en Côte d'Ivoire, a distingué, en plus de quatre formes arboricoles, des vers de surface straminivores et des vers de profondeur plus typiquement géophages. Plusieurs espèces ont été jugées intermédiaires, dont notamment *Millsonia anomala*, ver plus particulièrement étudié par cet auteur. La composition du peuplement de vers trouvée par LAVELLE dans les différents types de savane, met bien en évidence l'influence de la végétation et du feu de brousse, ainsi que nous le montre le pourcentage d'espèces de litière et d'espèces géophages dans la biomasse totale des vers :

	Savane herbeuse	Savane boisée	Savane non brûlée
espèces de litière	4,6 %	10,0 %	33,5 %
espèces géophages	28,0 %	8,6 %	4,9 %

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les vers de terre et l'eau

L'étude biologique des vers de terre montre qu'ils sont plus aquatiques que terrestres. De très importants échanges d'eau, et éventuellement de sels minéraux, s'effectuent à travers leur paroi tégumentaire. Celle-ci offre des variations locales de perméabilité que limitent les ions calcium et qu'influencent aussi les lipides.

Les vers de terre absorbent continuellement par la peau de l'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 Megascolecidae résorbent une grande partie de l'eau de leurs excréta avant de les évacuer, paraissant ainsi mieux adaptés à la dessiccation du milieu. D'une manière générale, les vers de terre recherchent l'humidité et craignent plus la sécheresse qu'une immersion temporaire.

L'eau forme les 80 à 85 % du poids du corps des vers, les matières organiques 14 à 18,5 % et les éléments minéraux 1 à 1,5 % ; mais, les vers ne sont pleinement hydratés que quand ils sont immergés dans de l'eau aérée ou qu'ils se trouvent en atmosphère saturée sur du papier buvard imbibé d'eau (BARLEY, 1961).

Dans les sols qui sont en dessous de leur capacité de rétention en eau, les vers ne sont jamais complètement hydratés et leur teneur en eau varie dans de très larges limites. GRANT (1955a) a ainsi trouvé que la teneur en eau de *A. caliginosa* peut varier de 570 à 140 % du poids sec de ce ver, la limite mortelle inférieure étant la même pour les vers à maturité que pour les vers immatures. *Lumbricus terrestris* peut perdre 60 à 70 % de son eau tout en restant en vie. Il en est de même pour *A. chlorotica* qui peut perdre 50 % de son eau en 3 heures, ou 75 % en 24 heures. Dans les régions tempérées, les vers sont rarement hydratés au maximum et ils peuvent absorber jusqu'à 15 % de leur poids en 5 heures d'immersion (LAVERACK, 1963).

Allolobophora caliginosa, *A. chlorotica*, *A. longa*, *Dendrobaena subrubicunda*, *Lumbricus rubellus* et *L. terrestris* survivent 31 à 50 semaines dans un sol totalement submergé, pour autant que l'eau soit aérée. *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 (ROOTS, 1956). MADGE (1969) a montré qu'*Hyperiodrilus africanus* Beddard et *Eudrilus eugeniae* (Kinberg), vers de la région d'Ibadan (Nigéria), peuvent survivre 2 mois dans une boue aérée, mais non dans une eau claire même aérée.

VAN RHEE et NATHANS (1973), dans des sols de fruitiers aux Pays-Bas, ont trouvé une relation entre les populations de vers et les facteurs climatiques. Des maxima de 750 vers au mètre carré ont été trouvés dans des conditions optimales d'humidité et des minima de 150 vers au mètre carré dans des périodes prolongées de sécheresse ou de gelée. Malgré ces fortes différences, il n'a pas été observé de grandes variations dans la composition des espèces.

Quand les sols se dessèchent, les vers de terre, s'ils ne meurent, s'enfoncent dans le sol, se roulent en boule et se déshydratent partiellement en pouvant perdre jusqu'à la moitié de leur eau ; leur léthargie cesse avec le retour de l'eau et leur réimbibition. L'été, dans nos régions, cette léthargie va jusqu'à la diapause avec création des cellules d'estivation (cf. Biologie).

BOUCHÉ (1972) distingue comme modalités de léthargie les stades de quiescence, de para-diapause et de diapause :

Les quiescences sont des léthargies temporaires dues à un dessèchement important du sol (anhydrobiose), à une baisse de température (hibernation) ou à la saturation du milieu en substances résultant de l'activité biotique et pouvant être détruites par une reprise de la vie bactérienne (saturation du milieu).

La para-diapause est une forme de léthargie déterminée par la déshydratation du milieu et ne modifiant que très faiblement la teneur en eau de l'animal. La para-diapause diffère essentiellement de la diapause par le fait que la suppression du facteur inducteur entraîne la levée de la léthargie.

La diapause dépend d'une régulation interne, vraisemblablement d'origine endocrine. Il y a arrêt de l'activité génitale, avec réduction des organes sexuels glandulaires et vacuité du tube digestif.

REINECKE et LJUNGSTROM (1969) ont observé que, dans les sols d'Afrique du Sud, très peu de vers rentrent en diapause dans les périodes de sécheresse, même à des valeurs d'humidité extrêmement basses. MADGE (1969) a fait la même observation dans la région d'Ibadan (Nigéria) avec *Hyperiodrilus africanus* Beddard et *Eudrilus eugeniae* (Kinberg).

LAVELLE (1971b) a observé à Lamto (Côte d'Ivoire) qu'à pF 4,2 correspondant au point de flétrissement, 80 % des *Millsonia anomala* (Acanthodrilidae) deviennent inactifs. L'étude des périodes de rejet de ce ver a montré en période humide (octobre) l'existence d'un rythme à 2 maxima journaliers : l'un apparaît vers minuit et l'autre, beaucoup plus important, vers 9 h du matin. En période sèche (avril), l'activité de ce ver devient principalement nocturne et montre un simple maximum vers 5 h du matin. LAVELLE, DOUHALEI et SOW (1974) ont aussi montré que les formes juvéniles de *Millsonia anomala* sont plus résistantes à la sécheresse que les formes adultes.

Les vers de terre et le pH

Il est des espèces acidophiles, des espèces basophiles et des espèces ubiquistes ou indifférentes, mais de nombreux facteurs interfèrent avec le pH dans la distribution des vers de terre ; par exemple, la déficience en ions calcium.

La Figure 32 (d'après SATCHELL, 1955a) montre la distribution de quelques vers de terre en fonction du pH des litières.

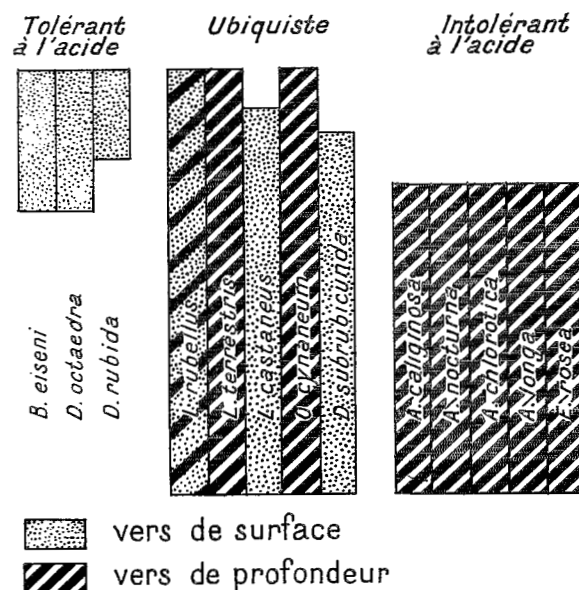


Fig. 32 — Distribution de quelques vers en fonction du pH des litières (d'après SATCHELL, 1955a).

ABRAHAMSEM (1972), étudiant en Norvège la faune d'un podzol ferrugineux, d'un sol podzologique et d'un sol brun, a confirmé cette distribution pour *D. octaedra*, *L. rubellus* et *A. caliginosa*.

D'une manière générale, les vers de terre 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 suite être très préjudiciable aux vers. Aux environs de pH 2,8, les vers de terre sont sensibles à des différences d'une demi unité pH. Entre pH 4,5 et pH 8, il est en fait assez difficile d'établir une liste des préférences, par suite de l'interférence des divers facteurs du milieu. SATCHELL (1955a), contrairement à RICHARDSON (1938), donne ainsi *Lumbricus terrestris* comme moins sensible à l'acidité qu'*Allolobophora nocturna* et *A. longa*.

Eisenia foetida préfère des sols très organiques ou des composts à pH élevés, de l'ordre de 7 à 8 (USUKI, 1955). Par contre, de nombreux Megascolecidae tropicaux vivent très bien dans des sols acides de pH 4,5 à 6.

Les sols alcalins de pH supérieur à 10 sont défavorables aux vers (BHATTI, 1962). Un pH de 9,1 est cependant très bien supporté par les vers des sols égyptiens ; ces vers sont tolérants au NaCl mais très peu au Na_2CO_3 . La limite de tolérance des espèces européennes aux valeurs de pH élevées est une cause possible de leur absence des sols égyptiens (EL DUWEINI et GHABBOUR, 1965b).

Même si les vers de terre peuvent vivre à certains pH éloignés de leur préférence, ils n'en modifient pas moins alors leur activité générale. JEANSON (1961) a ainsi montré 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 trois fois plus importante à pH 8 qu'à pH 4,2. Elle diminue aussi plus rapidement avec la profondeur, quand le pH se situe au dessous de la neutralité, que quand il se situe au dessus.

Pour NORDSTROM et RUNDGREN (1974), étudiant les associations de Lombriciens dans le sud de la Suède, c'est la combinaison du pH, de la végétation et de la nourriture qui déterminerait les associations de vers : association à *D. octaedra* dans les sols à bas pH des plantations de conifères et association à *A. rosea*, *A. caliginosa* et *L. terrestris* dans les sols à fort pH des forêts décidues dont la litière est plus facilement consommée.

BOUCHÉ (1972) a, de même, montré dans une chaîne de sols vosgienne les liens existant entre la topographie, l'acidité du sol, la flore et la distribution des Lombriciens.

Il est, enfin, intéressant de signaler que LAVERACK (1961), 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, le sont à partir de pH 3,8.

La stimulation des organes des sens sensibles à l'acidité jouerait dans la migration des vers hors de leurs terriers après les pluies (LAVERACK, 1963). Pour DOEKSEN (1967), cette sortie des vers serait plutôt liée à une production d'anhydride sulfureux. Pour d'autres auteurs, elle serait liée à un trop fort dégagement de CO_2 .

Les vers de terre et le calcium

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

En Hongrie, dans des limons sableux et des argiles lourdes, ZICSI (1959) a trouvé *Allolobophora antipai* f. *typica* plus en rapport avec le carbonate de calcium et l'humidité qu'*Allolobophora antipai* var. *tuberculata*.

De nombreux vers de terre ont aussi 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.

Les vers de terre et la salinité

Quelques espèces de vers sont euryhalines, mais les vers fouisseurs se rencontrent rarement où la salinité de la solution du sol excède 0,4 % (= 0,07 M par litre) (BARLEY, 1961).

Allolobophora caliginosa aurait une bonne tolérance au chlorure de sodium mais pas au carbonate de sodium (EL DUWEINI et GHABBOUR, 1963, 1964b).

D'après PARKER et METCALF (1906), les vers réagiraient principalement aux cations des sels, alors que l'homme réagit d'abord aux anions. Les expériences de ces auteurs montrent qu'*Eisenia foetida*, qui vit dans les fumiers, est plus sensible au NaCl que, dans l'ordre : au NH_4Cl , au LiCl et au KCl. Pour d'autres vers, l'ordre de sensibilité à ces chlorures serait différent. Les vers étudiés par PARKER et METCALF réagissaient à des solutions salines de concentration M/100 et même M/500 ; ils mouraient aussitôt dans des solutions à concentration moléculaire et ils ne pouvaient subsister longtemps dans des solutions à concentrations M/10.

Les vers de terre, le potentiel d'oxydo-réduction et l'atmosphère du sol

Il existe généralement une relation inverse entre le potentiel d'oxydo-réduction du milieu et l'abondance des différentes espèces de vers de terre ; les milieux bien aérés étant plus favorables aux vers de terre que les milieux réducteurs. Pour *Pheretima communissima* (Megascolecidae), il n'en serait cependant pas de même.

Le potentiel d'oxydo-réduction résume l'équilibre biochimique des sols et explique souvent la distribution des vers (USUKI, 1955).

Vis-à-vis de l'atmosphère du sol, les vers de terre manifestent une grande tolérance, mais ils sont cependant peu nombreux dans les sols lourds et mal drainés où l'aération est particulièrement mauvaise.

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, peu pigmentées et à taux de métabolisme faible, sont moins sensibles à une diminution d'oxygène (BYZOVA, 1966).

La sortie des vers durant les nuits fraîches et humides qui suivent les jours chauds serait pour DOEKSEN (1967) liée à la production d'hydrogène sulfuré H_2S . Pour d'autres auteurs, elle serait liée à un enrichissement de l'atmosphère du sol en CO_2 . Nous avons nous-même montré que la dessiccation des sols désadsorbe des substances facilement minéralisables qui déterminent dans l'atmosphère des sols, au retour de l'humidité, un enrichissement en CO_2 , d'autant plus brutal et important que la température est alors plus élevée (BACHELIER, 1968a).

Rappelons que si le sol est assez calcique et la litière assez riche en calcium, de nombreux vers de terre peuvent par leurs glandes de Morren éliminer le CO_2 dissous dans leur sang, sous forme de calcite très stable.

Les vers de terre et la texture du sol

Comme ils ingèrent de la terre, il est logique que les vers soient plus abondants dans les sols limoneux, argilo-limoneux et argilo-sableux que dans les sables, les graviers et les argiles. GUILD (1948), EDWARDS et LOFTY (1972) en donnent divers exemples.

Allolobophora caliginosa, dans les sols d'Égypte, est le plus abondant et offre la biomasse la plus forte dans les sols qui ont le rapport (humidité/sable + gravier) le plus élevé (EL DUWEINI et GHABBOUR, 1965a).

NORDSTROM et RUNDGREN (1974) ont trouvé dans le sud de la Suède une corrélation significative entre la teneur en argile des sols et l'abondance des vers fousseurs ; la nature de la végétation et le pH des sols contribuent aussi à la détermination des associations.

Les vers de terre et la température

Il a déjà été vu précédemment que la température influence notablement la rapidité de développement des vers de terre. Dans le cadre des limites vitales, elle influence aussi très fortement leur activité. EVANS et GUILD (1948) ont ainsi observé que la production de cocons par les Lombrics devient quatre fois plus importante quand la température s'élève de 6° à 16°C. Nombreux sont aussi les chercheurs qui étudiant l'action des vers ont pu constater que leur activité de fouissage devient plus importante avec l'élévation de la température.

GRANT (1955b) a montré que la température préférée de *Pheretima hupeiensis* se situe entre 15° et 23°C, celle de *Eisenia foetida* entre 15,7° et 23,2°C, et celle de *Allolobophora caliginosa* entre 10° et 23,2°C. REINECKE (1975) a constaté qu'en laboratoire *Eisenia rosea*, après acclimatation à 20°C, préférait une température moyenne de 25°C, mais manifestait un préferendum supérieur de 5°C dans un sol renfermant 30 % d'humidité au lieu de 16 %.

SATCHELL (1967) a constaté que les vers de terre en Angleterre sont plus actifs à la surface du sol quand la température ne descend pas la nuit en dessous de 10,5°C et que le sol est bien humide.

La limite supérieure de température que supportent les vers est fortement influencée par leur conditionnement, mais, quel que soit ce dernier, les vers ne peuvent cependant tolérer de trop fortes températures. Même après conditionnement pendant un mois à 22°C, le lombricide *A. caliginosa* et le Megascolécide *Pheretima hupeiensis* n'ont pu se maintenir plus de 48 heures à 25°C (GRANT, 1955b). Par contre, EL DUWEINI et GHABBOUR (1965b) indiquent qu'en Égypte les préférences de température de *A. caliginosa* se situent à 37°C, celles de *Pheretima californica* de 26° à 35°C et celles d'*Alma sp.* de 24° à 26°C. Les vers de terre égyptiens paraissent bien adaptés aux fortes températures locales.

Inversement, les vers de terre sont généralement tués si la température descend pendant quelques heures en dessous de leur point de congélation.

Les vers de terre et la lumière

Les vers de terre possèdent des cellules photoréceptrices dans leur épiderme et leur derme, et plus particulièrement dans l'épiderme de leur prostomium.

Leur réponse à la lumière dépend de leur accoutumance, mais d'une manière générale, ils sont photo-négatifs et très sensibles à la lumière bleue ; les ultra-violets semblent leur être fatals.

DENSITÉ ET ACTIVITÉ MÉTABOLIQUE DES VERS DE TERRE DANS LE SOL

En zones tempérées, les vers de terre sont abondants dans les sols à mull, mais très rares à absents dans les sols à mor ou à moder. Le lessivage et l'acidification des sols entraînent la diminution, et éventuellement même la disparition, des vers de terre (ROMANS et ROBERTSON, 1975). Dans la limite des conditions écologiques reconnues acceptables pour eux, les vers apparaissent très nombreux dans les prairies et les jardins, moins nombreux dans les forêts de feuillus, encore moins nombreux dans les terres labourées, et généralement rares dans les forêts de conifères. S'ajoutent évidemment de grosses variations selon la nature des sols.

Les prairies à herbes courtes sont généralement plus peuplées que les prairies à grandes herbes.

Concernant les peuplements forestiers, ZAJONC (1971b) a montré que l'abondance des vers est la plus élevée dans les sols des forêts caducifoliées et des forêts mixtes de plaines, spécialement dans les sols des forêts riches en chênes à feuilles caduques. Les vers de terre sont moins bien représentés dans les bois de pins, dans la taïga, dans les forêts de chênes xérophiles et dans les forêts caducifoliées de l'Europe méditerranéenne. GILYAROV (1963) confirme le rôle important des vers de terre dans les forêts russes et note une diminution caractéristique de leur action du nord au sud de la Russie.

En régions accidentées, les vers de terre sont généralement plus nombreux en bas de pente que dans les sols recouvrant le sommet des collines. C'est souvent l'inverse pour les larves d'insectes (ATLAVINYTE, 1964) et les Acariens Oribates (EITMINAVICIUTE, 1965), habituellement plus abondants en haut de pente et sur les sommets.

Les vers se raréfient avec la désertification des sols. Dans les sols de l'oasis de Tazerouk (Hoggar), KOLLMANNSPERGER (1956) a bien trouvé de nombreux vers, mais il s'agissait de formes rachitiques dont seulement 3,3 % étaient pubères.

Dans les sols arides de Russie, DIMO (1938) a observé que les vers se maintiennent, malgré la sécheresse et le froid, mais ils limitent leur période d'activité aux 50 à 60 jours de printemps.

Les vers sont peu nombreux dans les forêts intertropicales, mais d'abondantes populations peuvent toutefois exister localement dans certaines savanes.

Pour juger de l'importance possible des populations de vers au sein du peuplement animal des sols, il est nécessaire de considérer non seulement le nombre de vers présents, mais aussi leur taille, leur poids une fois les tubes digestifs vides, et même leur poids sec, car la teneur en eau des vers est extrêmement variable. La distribution spatiale et temporelle des vers est aussi à considérer : les vers présentent le plus souvent une distribution en agrégats et les formes jeunes et adultes n'offrent pas les mêmes variations saisonnières.

Quelques exemples :

Dans un sol de landes, GUILD (1955) a trouvé 12 à 15 vers au m². Dans des sols agricoles au printemps, ce même auteur en a trouvé 60 à 120.

En Angleterre, il a été trouvé 246 vers au mètre carré dans des parcelles de blé fumées depuis 50 ans et seulement 120 dans des parcelles non fumées.

En Hollande, dans des sols à 23-25 % d'argile, VAN RHEE et NATHANS (1961) ont trouvé 300 à 500 vers au m² dans des champs en friche, 25 à 150 vers au m² dans des champs ayant reçu des engrais verts et 30 vers au m² dans des parcelles dénudées.

Dans une forêt de feuillus, BORNEBUSCH (1930) a trouvé 50 à 100 vers au m².

Dans un sol sous chênaie, PONOMAREVA (1950) a trouvé 294 vers au m² et, dans un sol sous forêt de pins, 61 vers au m².

Dans une parcelle de terrain de la région parisienne à 2,5‰ d'acides humiques, nous avons dénombré en octobre, et sur 20 cm de profondeur, 120 vers au m² ; ces vers pesaient 35 g, soit approximativement un poids de 350 kg de vers hydratés à l'hectare.

Dans une terre de jardin très organique de la banlieue parisienne, nous avons dénombré à la même époque, mais cette fois sur 50 cm de profondeur, 470 vers au m² (65 gros, 20 moyens et 385 petits). Ces vers, après rejet de 70 g de terre, pesaient encore 460 g, ce qui correspond approximativement à 4,5 tonnes de vers hydratés à l'hectare.

BOUCHÉ (1975), après étude de très nombreuses stations françaises, estime les peuplements de vers normalement compris entre 100 et 200 g au m², c'est-à-dire entre 1 et 2 tonnes de vers hydratés à l'hectare.

ZAJONC (1971a), dans le sol d'une forêt de chênes et de charmes de Slovaquie, a trouvé en moyenne 106 vers au m², correspondant à une biomasse de 80 g, intestins vides, et de 15 g après déshydratation ; soit approximativement 66 Kcal d'énergie par m², la valeur calorifique d'un gramme de tissu de ver de terre déshydraté étant d'environ 4,4 Kcal. Dans cet exemple, l'abondance des vers et leur biomasse culminaient au printemps avec 219 vers au m² pesant 166 g, intestins vides.

Dans un sol de prairie en France, nous avons trouvé 495 vers au m², pesant 112 g, soit 1 120 kg de vers hydratés à l'hectare.

Dans un bon pâturage anglais, SATCHELL (1960) a trouvé 740 vers au m² pesant hydratés 122 g, soit 1 225 kg à l'hectare, c'est-à-dire le poids de 14 moutons !

En moyenne, pour l'Europe occidentale qui est surpeuplée, la biomasse des vers au kilomètre carré s'avère supérieure à celle des hommes.

Mais, à part certains sols à vers de savane déjà cités, les sols tropicaux paraissent en général renfermer moins de vers que les sols tempérés.

BLOCK et BANAGE (1968), étudiant des sols d'Uganda peuplés d'Acanthodrilidae et d'Eudrilidae, ont ainsi trouvé :

— sous forêt marécageuse	7,4 vers au m ²	pesant 0,30 g poids humide
— dans un sol cultivé	8,4 vers au m ²	pesant 0,06 g
— sous taillis	13,0 vers au m ²	pesant 0,84 g
— sous pâturage	21,3 vers au m ²	pesant 2,52 g
— sous caféiers	26,9 vers au m ²	pesant 0,55 g
— sous herbe à éléphants	38,3 vers au m ²	pesant 0,54 g
— sous bananiers	101,8 vers au m ²	pesant 4,55 g.

LAVELLE (1971a), dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) a aussi trouvé des densités de *Millsonia anomala* (Acanthodrilidae) assez faibles, mais correspondant cependant à des biomasses beaucoup plus fortes, et, en tenant compte des diverses espèces présentes, LAVELLE (1973) donne les valeurs suivantes :

- sous savane herbeuse
180 vers au m² constituant une biomasse de 44 g (avec 21,5 *Millsonia anomala* pesant ensemble 25 g) ;
- sous savane boisée
295 vers au m² constituant une biomasse de 57 g (avec 23,5 *Millsonia anomala* pesant ensemble 21,7 g) ;
- sous savane non brûlée
340 vers au m² constituant une biomasse de 39 g (avec 18 *Millsonia anomala* pesant ensemble 14,7 g).

Par contre, en Afrique du Sud, les sols paraissent retrouver des populations de vers voisines de celles des régions tempérées. REINECKE et LJUNGSTROM (1969) ont ainsi trouvé dans des sols d'Afrique du Sud entre 70 et 1 000 vers au m², avec une valeur moyenne de 660 vers.

Ces mêmes auteurs (LJUNGSTROM et REINECKE, 1969) étudiant un *Microchaetus* d'Afrique du Sud, ont trouvé pour ce ver des populations de 74 individus au m² correspondant à des biomasses de 340 kg de vers hydratés à l'hectare. Ils ont aussi signalé l'existence localisée d'un autre *Microchaetus* géant dont nous verrons ultérieurement l'importance des rejets et des constructions.

Des valeurs parfois très élevées ont été rapportées :

- dans des vergers anglais enherbés, il a été trouvé 2 à 2,5 tonnes de *Lumbricus terrestris* à l'hectare. Ces vers enfouissent au cours de l'hiver plus de 90 % des feuilles de la litière, soit 1,25 tonne de matières organiques sèches à l'hectare (RAW, 1962) ;
- dans des sols suisses et hollandais, STOCKLI (1949) a trouvé de 1 000 à 1 730 vers au m² ;
- dans des sols de Nouvelle-Zélande, WATERS (1955) a trouvé de 700 à 1 300 vers au m² ;
- dans des pâturages suisses riches en débris végétaux, STOCKLI (1958) a trouvé, en avril-juin, 7,4 tonnes de vers à l'hectare une année à 26 cm de pluie, et 24 tonnes de vers à l'hectare une année à 41 cm de pluie. Un pâturage favorable produit un poids bien plus élevé de vers de terre que de gros bétail...
- dans une prairie tropicale du sud de l'Inde où la biomasse mensuelle moyenne des vers de terre était de 30,5 g poids humide par m², DASH, PATRA et THAMBI (1974) ont estimé que la production annuelle de ces vers représentait approximativement 2 % de la productivité primaire nette.

Tous ces exemples montrent l'importance très variable des vers dans les sols. Là où existent les vers, ils forment entre 50 et 75 % de la biomasse ; ils dominent toute la faune et leurs excréments sont alors les seuls bien visibles.

Activité respiratoire des vers

Reprenant les estimations de BORNEBUSCH, NEF (1957) estime que, sous bois de pins (où les populations de vers ne dépassent guère une trentaine de vers au mètre carré et une biomasse de 1 à 1,5 g), 1 g de vers de terre absorbe à 13°C environ 0,38 mg d'oxygène par heure ; mais, sous chênaie (avec une population de 122 vers au m² constituant une biomasse de 61 g), 1 g de vers de terre absorberait à 13°C seulement 0,18 mg d'oxygène par heure.

Pour MALDAGUE (1970), 1 g de vers absorbe beaucoup plus d'oxygène : de 4 à 16 mg par heure selon l'espèce. En fait, les vers de terre vivent au ralenti une grande partie de l'année et les moyennes annuelles d'absorption d'oxygène sont beaucoup plus faibles.

Pour SATCHELL (1970), une population normale de *Lumbricus terrestris* (140 g au m² sous bois de frênes et de chênes) absorbe annuellement environ 25 litres d'oxygène, soit une moyenne annuelle de 0,26 mg d'oxygène par heure pour 1 g de vers de terre.

Pour BOUCHÉ (1975), en France, 1 g de vers absorbe en moyenne annuelle 0,49 mg d'oxygène par heure.

Dans l'exemple de SATCHELL, la population de *Lumbricus terrestris* était estimée utiliser 8 % de l'énergie totale apportée par la litière feuillue. Pour BARLEY et KLEINIG (1964), se basant sur la consommation d'oxygène d'*Allobophora caliginosa* en laboratoire, une population de ce ver, dans un pâturage, n'utiliserait avec une biomasse de 80 vers au m² que 4 % de l'énergie annuelle de décomposition de la matière organique présente.

BARLEY (1961) a montré que dans les élevages de vers, dont on retire les vers, l'absorption d'oxygène peut diminuer de 20 %, mais pas plus de la moitié de cette diminution correspond en fait à la respiration des vers qui s'avèrent donc pouvoir indirectement influencer très fortement l'activité biologique des sols.

ACTION DES VERS DE TERRE SUR LA MORPHOLOGIE DES SOLS

Les galeries

Les réseaux de galeries des vers de terre dépendent à la fois des espèces et des sols. Il est parmi les vers de terre, des vers de surface et des vers de profondeur (GUILD, 1955 ; BOUCHÉ, 1971 ; EDWARDS et LOFTY, 1972 ; cf. aussi plus haut la diversité écologique des vers).

Dans certaines régions arides des steppes russes ou certaines régions tropicales, il est des vers qui, à la saison sèche, s'enfoncent jusqu'à plus de 6 mètres à la recherche de l'humidité, mais dans les régions tempérées, les vers descendent rarement à plus de quelques mètres. *Allolobophora longa* et *A. nocturna* peuvent descendre à 3 m. *Lumbricus terrestris* peut descendre à 2 m - 2,50 m. *Octolasion cyaneum* et *O. lacteum* sont aussi des fouisseurs profonds. *Allolobophora caliginosa* descend généralement à une trentaine de centimètres. Tous ces vers remontent en surface pour se nourrir et s'accoupler et ils se maintiennent dans la partie supérieure des sols tant que les conditions d'humidité et de température leur sont favorables.

Par contre, *Allolobophora chlorotica* et *Eisenia rosea* ont des galeries qui ne dépassent guère 15 cm de profondeur. *Lumbricus castaneus*, *L. festivus*, *L. rubellus* vivent aussi dans les 10 cm supérieurs du sol. *Bimastos eiseni* et plusieurs espèces du genre *Dendrobaena* ne se rencontrent qu'en surface, dans l'horizon organique du sol. Ils font des galeries imparfaites et ne rejettent que très peu de terre, aussi bien en surface que dans le sol. Les formes juvéniles tendent à demeurer plus en surface que les adultes.

Le réseau de galeries des vers fouisseurs est constitué, d'une part, de galeries superficielles courant sous la surface du sol avec de nombreuses sorties et, d'autre part, de galeries profondes, simples et plus ou moins verticales, avec parfois des chambres ovoïdes d'estivation (cf. cellules d'estivation). Les galeries sont plus profondes dans les sols meubles mais, observation déjà faite par DARWIN (1881), les vers semblent avoir une prédilection pour la terre très compacte des chemins ; en fait, le sol y étant plus compact, les rejets de surface y sont nécessairement plus abondants et se remarquent mieux. Dans les sols secs ou très poreux, les vers cimentent en effet les parois de leurs galeries en injectant des excréments dans les espaces libres, d'où une coloration possible de ces galeries par les matières organiques.

Les vers lubrifient aussi périodiquement les parois de leurs galeries avec les produits muqueux de leurs pores dorsaux, mais on ne sait pas encore très bien si les vers accroissent le diamètre de leurs galeries en grandissant ou s'ils en créent toujours de nouvelles. Selon la taille des vers, le diamètre des galeries varie de 3 à 12 mm. Le mucus des sécrétions facilite souvent la croissance des mycéliums sur la paroi des galeries.

DIMO (1938) a trouvé 1 400 tunnels au m² dans un champ de luzerne irrigué et VON FRINCK (1952) 100 à 300 tunnels au m² sous pâturage.

Ce développement des galeries peut être très rapide : *Allolobophora caliginosa* édifie un système extensif de galeries sur 20 cm de profondeur en une à deux semaines et *Lumbricus terrestris* ne prend que 4 à 6 semaines pour bâtir un réseau de galeries, superficiellement moins étendu mais par contre beaucoup plus profond (EVANS, 1947). L'activité fouisseuse de *Allolobophora caliginosa* f. *trapezoides* serait même aussi importante en Égypte qu'en Angleterre et qu'aux États-Unis, et donc relativement peu affectée par le climat (EL-DUWEINI et GHABBOUR, 1964a).

Souvent, les galeries des vers de terre sont tapissées d'un manchon de couleur rouille, noire ou blanche. JEANSON (1961), dans des colonnes de terre diversement enrichies et travaillées par les vers, a pu reconstituer de tels manchons en laboratoire. Les manchons de couleur rouille résultent d'une oxydation du fer ferreux formé en milieu anaérobie. Les manchons de couleur noire sont formés d'un mélange de matière humique et de terre et correspondent à des sols bien aérés et généralement riches en matières organiques. Ils peuvent être constitués par des rejets excrémentiels ou par des matériaux issus de l'horizon A1 qui se raréfient progressivement en descendant. Quant aux manchons blancs, ils résultent d'un dépôt de calcaire issu, soit du métabolisme des vers, soit plus souvent d'une précipitation du bicarbonate soluble formé dans les zones de fermentation.

Dans une expérience faite avec 1 % de luzerne et 1 % de carbonate de calcium (JEANSON, 1964), les galeries des vers se trouvèrent tapissées d'un manchon de particules fines et entourées de 2 zones concentriques constituées respectivement de matériel humique, de CaCO_3 et d'oxyde de fer. A l'aide de lames minces, de photographies au microscope à balayage et de microanalyses à la sonde électronique de Castaing, JEANSON (1972) a pu étudier les dépôts de fer, de manganèse et de calcium formés dans les galeries de vers d'un sol expérimental et mettre en évidence leurs associations avec des microorganismes de type fongique.

Les galeries, et plus particulièrement les galeries de vers, forment dans de nombreux sols à bonne stabilité un réseau préférentiel d'activité biologique.

Ouvertes, les galeries sont des voies de pénétration naturelle pour les animaux non fouisseurs et elles se remplissent facilement de terre humifère entraînée en profondeur par les eaux. Les galeries ainsi remplies de terre humifère, et donc chimiquement plus riches, forment des voies de pénétration préférentielles pour les racines, qui descendent d'autant plus aisément par ces galeries que celles-ci ont été faites par des vers qui fouissent plus profondément (*L. terrestris*, *A. nocturna*, *A. longa*...). Les plantes venant à mourir ou à être récoltées, leurs racines se nécrosent, sont absorbées par la faune et les galeries tendent alors à se rouvrir.

SCHULZ (1958) a remarqué dans des études faites en casiers expérimentaux que les traînées humifères des galeries de vers disparaissent dès que celles-ci sont pénétrées par les racines, mais les racines peuvent laisser derrière elles des anneaux ferrifères de couleur brune, car le fer dissous ou complexé par les acides fulviques, et présent dans les excréments calcaires des vers, n'est que très partiellement absorbé par les plantes.

HOEKSEMA et EDELMAN (1960) ont aussi fait remarquer que dans les sols meubles, les anciennes galeries peuvent se fermer non plus par comblement mais par simple pression quand de nouvelles galeries viennent à être creusées à proximité. Il arrive alors que les revêtements excrémentiels des galeries ainsi fermées évoluent en agrégats de type différent de ceux du profil.

Les rejets

Les rejets de surface ou «turricules» que font les vers de terre sont bien connus, mais tous les vers n'en font pas et l'importance même des rejets varie avec la nature des sols et les saisons. Les vers qui ne font pas de rejets de surface excrètent uniquement dans les crevasses du sol et les galeries abandonnées. EVANS (1948) a estimé que dans les sols de pâturage anglais les rejets internes égalent au moins les rejets de surface.

La taille, le volume et la consistance des rejets des différentes espèces de vers de terre sont très variables et l'on peut parfois localement identifier les espèces d'après leurs rejets (BHATTI, 1962).

Parmi les espèces européennes, font des rejets principalement au printemps et en automne : *Lumbricus terrestris*, *Allolobophora longa*, *A. nocturna*, et accessoirement dans certains sols *A. arnoldi* et *A. caliginosa* f. *typica*. Pour *A. longa* et *A. nocturna*, on estime que dans les vieilles prairies de la station agricole anglaise de Rothamsted, ces vers rejettent en surface seulement le tiers de la terre ingérée. FRANZ (1968) signale aussi que dans les chernozems de l'est de l'Autriche et de la Tchécoslovaquie *Allolobophora hrabei* Cern., espèce endémique dans ces régions, effectue d'importants rejets de surface.

Les rejets de surface sont plus importants dans les sols lourds que dans les sols légers, car dans les sols légers on a une plus faible ingestion de terre pour un même réseau de galeries, une plus grande possibilité de rejets internes et une cimentation souvent nécessaire des parois. THOMSON et DAVIES (1974) ont ainsi montré qu'*Eisenia rosea* ne faisait des rejets de surface que dans les sols de densité supérieure à 1,5 et de préférence argileux.

Sur les surfaces labourées, il y a peu de rejets de vers, car ceux-ci, par ailleurs souvent peu nombreux, abandonnent leurs rejets dans les cavités du sol et évitent la surface non recouverte et fortement éclairée (GRAFF, 1969).

Un fouissage extensif et de lourds rejets peuvent être aussi une réponse à de mauvaises conditions alimentaires (JEFFERSON, 1958).

A titre d'exemple, et par valeurs croissantes d'importance des rejets :

- DARWIN (1881) estimait pour de vieilles prairies anglaises les rejets de surface annuels à 2 ou 4 kg au m², soit le dépôt superficiel d'un horizon de 5 mm par an et de 17,5 mm en 30 ans ;
- Pour GUILD (1955), un rejet de surface annuel de 2,7 kg au m² donnerait un horizon de 25 mm en 10 ans ;
- STOCKLI (1928) a trouvé dans une forêt à peuplement diversifié, et dans un bois de pins, des rejets de surface annuels de l'ordre de 2 kg au m² ;
- CZERWINSKI, JAKUBCZYK et NOWAK (1974) ont trouvé en Pologne, dans un pâturage normalement brouté, 781 g de rejets de surface annuels au m² et dans un pâturage utilisé l'année d'avant comme parc à moutons 3,5 kg de rejets. L'influence du fumier de mouton apparaît là incontestable ;
- KOLLMANNSPERGER (1934, 1952) a trouvé, pour des sols humides de région tempérée, de 0,6 à 8,3 kg de rejets de surface annuels au m² ;
- EVANS et GUILD (1947, 1948) donnent pour des sols agricoles anglais 2,5 kg de rejets de surface annuels au m² et pour un vieux pâturage 6,25 kg ;
- WATANABE (1975) au Japon a estimé que le Megascolecide *Pheretima hupeiensis* dépose à la surface d'un sol de prairie durant sa période d'activité de 2,3 à 6,1 kg de rejets au m² ;
- SATCHELL (1958) a trouvé dans des sols allemands, sous faible pluviométrie, de 0,5 à 0,75 kg de rejets de surface annuels au m² et, dans des sols suisses de même nature, mais sous beaucoup plus forte pluviométrie, de 7,5 à 10 kg de rejets totaux annuels ;
- Enfin, à la station expérimentale de Rothamsted en Angleterre, et en estimant que les vers sans rejet de surface évacuent en profondeur la même quantité de terre que ceux à rejets de surface, il a été obtenu pour 8 champs différents une estimation de 0,9 à 9 kg de rejets totaux annuels au m².

Dans les régions intertropicales, les rejets de vers de terre peuvent, dans certains sols, atteindre des valeurs exceptionnelles :

- NYE (1955), au Ghana, dans des sols colonisés par *Hippopera nigeriae* (Taylor, 1949) a évalué les rejets de surface annuels à 5 kg au m², ce qui correspond encore aux valeurs trouvées dans les pays tempérés, et en la circonstance à une remontée de matériaux 40 fois supérieure à celle des termites. Cette remontée avait déterminé un horizon de surface limono-sableux, épais de 1,3 à 2,5 cm.

- MADGE (1969) a calculé que dans la région d'Ibadan (Nigéria), *Hyperiodrilus africanus* Beddard dans les prairies ombragées et *Eudrilus eugeniae* (Kinberg) dans les prairies ouvertes déposent en surface 17,5 kg de rejets au m² durant les 5 à 6 mois de la saison des pluies ;
- KOLLMANSPERGER (1956), pour des sols argileux de dépression du Nord-Cameroun, a donné des valeurs de 21 kg de rejets de surface annuels au m². Par suite de la densité et de l'importance des turricules de vers qui recouvrent ces sols sur des kilomètres, nous les avons nous-même il y a quelques années baptisés «sols dentelles» ; (cf. Planche IV).
- BEAUGE (1912) a estimé de son côté que les rejets de surface déposés par les vers de terre dans la vallée du Nil Blanc s'élèvent pendant les six mois de la saison des pluies à 26 kg par m² ;
- LJUNGSTROM et REINECKE (1969) ont aussi décrit de petits cratères d'un mètre de diamètre (Kommetjies) édifiés dans une région plate d'Afrique du Sud par un *Microchaetus* géant qui produirait sur les murs des cratères 2,7 tonnes de rejets par an et par an (soit une moyenne de 2,7 kg/m²).

Ces diverses valeurs ne tiennent pas compte des rejets effectués simultanément à l'intérieur du sol.

Étudiant l'action d'une population de *Millsonia anomala*, Acanthodrilidae d'une quinzaine de centimètres de long vivant dans les savanes de Côte d'Ivoire, LAVELLE (1975) estime, qu'en une année, une population de 21 de ces vers au m² ingère 50 kg de terre, soit un horizon correspondant de 4 à 5 cm d'épaisseur ; or, les rejets de surface demeurent annuellement limités à 2 ou 3 kg au m², et de nombreuses autres espèces de vers sont encore présentes dans le sol, ce qui souligne bien l'importance des rejets internes. ATHIAS, JOSENS et LAVELLE (1975a) estiment que dans la savane de Lamto en Côte d'Ivoire, l'ensemble des vers présents remanient chaque année 100 kg de terre sèche au m², chaque ver ingérant journellement, selon l'espèce et sa taille, de 5 à 30 fois son poids de terre. Cependant, seulement 80 à 100 g de matière organique par m² seraient minéralisés annuellement par ces vers, vu la pauvreté organique des sols et la faible capacité d'assimilation des vers.

BARLEY (1959a), dans des terrains agricoles d'Australie, a aussi observé que les vers présents (*Eisenia rosea* et *Allolobophora caliginosa*) ingèrent annuellement 3 à 4 kg de sol au m², alors que seulement 0,2 à 0,3 kg en sont rejetés en surface, déterminant un horizon de remontée de 0,2 mm par an.

En bordure de certains marais tropicaux, les vers édifient par leurs rejets toute une série de petits monticules recouverts de touffes d'herbes. Ces monticules doivent initialement être déterminés par le piétinement du bétail qui ramifie les chenaux d'écoulement de l'eau. Les vers se localisent dans les parties hors d'eau mises en relief et ils les accroissent ensuite par leurs rejets. Les sabots du bétail, jouant alors le rôle de rabot, amplifient encore ce relief. De tels ensembles ont été étudiés par WASAWO et VISSER (1959) dans les marais de Teso en Uganda.

D'après l'importance des rejets, de nombreux auteurs ont essayé d'évaluer le temps nécessaire pour qu'une épaisseur donnée de sol passe par le tube digestif des vers.

EVANS (1948) estime qu'il faut, dans les régions tempérées, 11 ans ½ pour que les 10 cm supérieurs d'un sol de pâturage passent en entier par le tube digestif des vers, et 80 ans pour la même épaisseur dans un terrain labouré pauvre en vers.

FINK (1952), pour une prairie normalement peuplée en vers de terre, pense qu'il faut 10 ans pour que la totalité de la couche grumeleuse du sol passe par le tube digestif des vers ; ceux-ci produisant au total, tant en surface qu'en profondeur, jusqu'à 30 kg de rejets par an, ce qui est peut-être un peu exagéré. STOCKLI (1958) considère en effet que dans un pâturage suisse renfermant 100 vers de terre au m², ceux-ci consomment annuellement 12 kg de terre au m².

HOEKSEMA, JONGERIUS et VAN DER MEER (1957) jugent vraisemblable qu'en 5 ans, toute la partie supérieure d'un sol normalement peuplé en vers, passe par le tube digestif de ces derniers.

De ces diverses estimations, il résulte que dans les pâturages permanents des régions tempérées, les 10 cm supérieurs des sols sont constitués par les rejets de vers de terre émis au cours des 10 ou 20 dernières années.

Dans des terrains agricoles d'Australie (Adélaïde), BARLEY (1959a) a calculé que, pour une population de vers de terre représentant 80 g au m² et actifs 150 jours par an, il fallait 60 ans pour que ces vers ingèrent un poids de sol égal à celui des 15 cm supérieurs du profil, soit environ 210 kg de terre.

Action sur la structure des sols et la différenciation des profils

Les vers contribuent à l'édification de la structure grumeleuse des sols à mull, et changent aussi parfois la structure naturelle de certains sols.

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

Dans certains sols non travaillés, tels des sols de pâturages permanents, des sols de parcs ou des sols de landes, les vers par leurs rejets peuvent finir par déterminer une stratification de l'horizon supérieur (GUILD, 1955). Cet horizon supérieur repose souvent sur un lit de cailloux qui progressivement s'est trouvé enfoui sous les rejets. EVANS (1948) a calculé qu'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. Un rejet de 2 à 4 mm par an suffit pour cela ; ce qui, nous l'avons vu, n'est pas une valeur exagérée.

Le rôle des vers dans l'enfouissement des petits objets et dans l'affaissement des constructions a notamment été étudié par les Archéologues pour l'interprétation de leurs fouilles et leurs essais de datation (ATKINSON, 1957).

Inversement, il a été observé, notamment en Australie (BARLEY et KLEINIG, 1964), que certaines prairies, irriguées etensemencées avec des espèces végétales exotiques, voyaient s'accumuler une épaisse litière feuillue et les excréments du bétail, faute d'une faune endémique capable d'incorporer ces débris organiques au sol. Dans l'exemple australien, une introduction volontaire ou accidentelle d'*A. caliginosa* et *Microscolex dubius* par les moutons et l'eau d'irrigation, a permis sur les terres non argileuses l'incorporation au sol du matelas organique de surface.

HAANTJENS (1965), dans des plaines à relief moutonné de Nouvelle-Guinée a encore observé deux types de sols à morphologie particulière, à savoir des sols à trous et des sols à bandes anastomosées entre elles. Ces microreliefs auraient été déterminés il y a 4 à 8 siècles par les vers, soit directement pour les sols à trous, soit sur un relief déjà préexistant pour les sols à bandes où gonflements, rétractions, effets de charge et changements rhéotropiques auraient joué au préalable. LEE (1967) s'oppose à cette interprétation et pense que le microrelief en question résulterait d'une combinaison du vent et de l'érosion par l'eau agissant sur un terrain dénudé par les feux de l'homme. L'association des vers à ce microrelief correspondrait alors probablement à une adaptation écologique nécessaire à la survie d'une espèce forestière amenée à vivre dans une prairie déterminée par le feu. LEE souligne aussi que les crêtes et les monticules qui constituent ce microrelief sont composés de matériaux issus des horizons supérieurs et non des horizons sous-jacents.

Conséquences des remaniements de sols par les vers de terre

Le travail purement mécanique des vers correspond à un labour profond des sols et, dans les temps anciens, où l'homme travaillait la terre à la houe, les vers de terre ont pu contribuer indirectement au développement des civilisations. La civilisation égyptienne n'a ainsi pu librement se développer que grâce aux vers qui chaque année enfouissaient les limons déposés par le Nil (VOISIN, 1960). Rappelons 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.

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 éléments de la microflore et de la microfaune qui résistent au passage dans leur tube digestif. Spores de champignon, kystes de bactéries, Protozoaires ou Nématodes sont ainsi facilement dispersés. HUTCHINSON et KAMEL (1956) ayant ensemencé des sols stérilisés avec des champignons bien déterminés, ont constaté au bout d'un certain temps que les champignons étaient bien plus nombreux dans les sols où l'on avait aussi introduit quelques vers.

Dans le temps, les champs charbonneux eurent une réputation maudite, jusqu'au jour où Pasteur mit en évidence le rôle des vers de terre dans la remontée des spores du charbon issues des bêtes charbonneuses qui y étaient enterrées. BUNYEA (1931) a aussi montré le rôle important des vers de terre dans la propagation du Nématode responsable de la syngamose de la volaille, infection des trachées, bronches et poumons des oiseaux par *Syngamus trachea*. Les jeunes Nématodes nouvellement éclos dans le sol, quand ils sont ingérés par les vers de terre, s'implantent dans leurs muscles où ils demeurent en vie d'une saison à l'autre. Le ver de terre n'est pas un hôte intermédiaire nécessaire, mais un simple réservoir protégeant les jeunes Nématodes ; ceux-ci infecteront la volaille si elle vient à ingérer des vers contaminés.

De nos jours, les vers de terre pourraient contribuer à la dispersion des déchets radio-actifs dans les sols si ceux-ci n'étaient pas convenablement enfermés. En plus de la concentration des éléments radio-actifs dans certains tissus vivants des vers, il a été aussi constaté que l'absorption de Co^{60} par les herbes, les légumes, le chanvre et le sarrasin se trouvait grandement accrue en présence de vers de terre (PEREDEL'SKII, PORYADKOVA, RODIONOVA et autres, 1957). Il en est de même avec le maïs et les féveroles pour le Ca^{45} et le Sr^{90} (PEREDEL'SKII, BOGATYREV, KARAVYANSKII, 1960).

ACTION DES VERS DE TERRE SUR LA PHYSIQUE DES SOLS

Action sur la texture des sols

Les rejets des vers de terre sont habituellement d'une texture plus fine que celle des sols, et donc plus limoneux et plus argileux. NAWAB KHAN et KARIMULLAH (1964) ont cependant trouvé au Pakistan des rejets de vers plus sableux et moins argilo-limoneux que les sols parentaux.

La texture des rejets de vers varie fortement selon les espèces et leur taille. NYE (1955), étudiant les rejets de surface d'*Hippopera nigeriae* dans des sols du Ghana, a observé que dans les rejets de ce ver n'existait pas de grain plus gros que 0,5 mm et ne s'y trouvait qu'une faible proportion de grains entre 0,2 et 0,5 mm, alors que le sol environnant était constitué essentiellement de sable grossier.

TRAN-VINH-AN (1973), étudiant l'action d'*Hyperiodrilus africanus* dans un sol sablonneux de la région de Kinshasa (Zaïre), a aussi trouvé que les rejets de ce ver possédaient une texture plus fine que celle du sol ; la fraction 0,2-0,5 mm y était notamment beaucoup moins importante.

Quant à la possibilité pour les vers de terre de pulvériser certains éléments minéraux du sol ou simplement d'y contribuer indirectement, elle demeure très douteuse. Il se pourrait cependant que le gésier de certains vers puisse arriver à broyer les particules minérales les moins solides. BLANK et GIESECKE (1924) ont ainsi trouvé une petite augmentation de la fraction argileuse aux dépens de la fraction limoneuse dans un limon où les vers avaient vécu pendant 2 ans.

Action sur la stabilité structurale des sols

Les sols travaillés par les vers s'avèrent plus stables que les autres et les rejets des vers renferment des agrégats plus gros et plus stables que ceux des sols parentaux. Les agrégats les plus stables sont cependant ceux qui se trouvent dans l'intestin même des vers (DAWSON, 1947).

Les plus gros agrégats sont faits par *Allolobophora longa* et *Lumbricus terrestris*. *Allolobophora caliginosa* fait des agrégats plus petits mais plus nombreux. *Lumbricus rubellus* et *Dendrobaena subrubicunda* ne font que 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 essentiellement de la richesse en matières organiques des sols (SWABY, 1950). Les rejets de vers de terre possèdent ainsi une structure plus stable dans les sols de pâturage que dans les sols labourés. JEANSON (1960a, 1971), expérimentant avec l'horizon B d'un sol de limon, a montré que l'accroissement de la stabilité structurale du sol ne se manifestait dans les turricules des vers que si le sol travaillé était assez riche en matières organiques. L'effet du travail purement mécanique des vers ne ferait par lui-même que diminuer la cohésion des agrégats, et donc la stabilité structurale du sol. MURILLO (1966) a montré que si de faibles apports de matières organiques modifient peu l'action des vers sur la stabilité structurale, par contre, des apports importants de fumier accroissent grandement la stabilité des agrégats de 2 à 5 mm présents dans les rejets.

JEANSON (1960b), MONNIER et JEANSON (1965) ont montré que les Lombriciens accentuent dans les sols la décomposition des débris végétaux et facilitent la fixation de certains produits de cette décomposition sur la fraction minérale du sol ; dans les expériences de JEANSON, l'action des vers a ainsi permis une fixation du carbone de 25 % supérieure à celle résultant des seules fermentations.

Les vers de terre augmentent la stabilité structurale des sols riches en matières organiques, d'une part en favorisant la synthèse de mucus bactériens, de gommes polysaccharides et de composés préhumiques, et d'autre part 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.

Les Actinomycètes qui aident à la formation des agrégats sont favorisés par les vers de terre, alors que les champignons et les *Azotobacter* sont comparativement réduits par eux.

BEUTELSPACHER (1955) a réalisé des microphotos montrant la nette structure des colloïdes filamenteux dans les excréta des vers, ainsi que l'enrobement 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 été aussi parfois constatée dans les rejets (PONOMAREVA, 1953). De plus, PARLE (1963) a trouvé que la stabilité des rejets augmente avec le temps, parallèlement à l'accroissement des hyphes mycéliens, et sans que la teneur en polysaccharides des rejets ne varie. Mais, dans la nature, et plus particulièrement dans la forêt du Téké en basse Côte d'Ivoire, ROOSE a cependant constaté que les rejets de surface s'effondrent rapidement et disparaissent d'une année à l'autre.

Action sur la porosité des sols

L'activité biologique des vers de terre accroît grandement la porosité des sols 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 les sols argileux, les vers par leurs galeries peuvent à la longue enlever à ces sols leur caractère compact et gênant, et dans les pâturages, ils contrecarrent l'action tassante du bétail.

Une meilleure porosité permet une pénétration plus importante et plus rapide des pluies et donc un ruissellement de surface moindre. JONGERIUS et REIJMERINK (1963) ont cependant montré que le degré de perforation d'un sol (nombre de perforations par m^2) n'était pas obligatoirement en rapport avec la conductivité hydraulique du sol, ni avec l'activité de sa faune ; structure et texture du sol sont aussi à considérer.

Ont surtout une grande importance, pour le maintien et éventuellement l'amélioration de la porosité, les espèces de vers de terre fouisseurs à rejets abondants. En Angleterre, EVANS (1948a) a trouvé dans les dix premiers centimètres d'un champ une porosité de 67 %, quand *Allolobophora nocturna* et *A. longa* dominaient, alors qu'elle n'était que de 40 % quand ces deux espèces étaient absentes, et cela pour un poids total de vers voisin.

Les vers de terre, par leurs galeries et leurs rejets, augmentent à la longue le volume du sol et accroissent grandement sa macroporosité. Ils y déterminent aussi un accroissement de la microporosité, à la fois par leur action directe sur la structure et, plus 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 influent sur la microporosité (JEANSON, 1971).

De cette action des vers de terre sur la porosité des sols résulte pour ceux-ci une meilleure aération, car la diffusion gazeuse s'y effectue plus aisément grâce aux galeries. L'expérience prouve que cette meilleure aération des sols ne nuit pas à leur humidité car, nous allons y revenir, la capacité de rétention de ces sols se trouve simultanément améliorée.

Action sur l'érosion des sols

Avec une meilleure porosité, les sols à vers de terre se drainent en principe mieux que les autres, EHLERS (1975) a ainsi constaté dans un sol limoneux non labouré que les galeries des vers, en s'ouvrant à la surface du sol, permettaient une pénétration facile de l'eau s'élevant à plus d'un millimètre par minute (soit 1 litre/ m^2 /mn) et cela, bien que le volume des galeries ne représentât pas plus de 0,2 % du volume total du sol.

Sur terrain plat, le ruissellement à la surface des sols à vers de terre se trouve ainsi diminué et l'érosion en nappe fortement freinée. Cette érosion en nappe est d'autant plus freinée qu'au meilleur drainage des sols s'ajoute une haute résistance des rejets de surface.

Par contre, sur les terrains en pente, les vers, comme tous les animaux qui remontent de la terre en surface, contribuent à l'érosion, car les eaux de ruissellement entraînent alors facilement les différents rejets, si un couvert herbacé suffisamment dense ne les retient pas.

Action sur la capacité de rétention d'eau des sols

De par leur action sur la structure des sols et du fait qu'ils déterminent dans ceux-ci un complexe colloïdal plus humique, les vers de terre en augmentent la capacité de rétention d'eau.

Un limon sableux, léger et saturé à 25 % d'eau, une fois travaillé par *Allolobophora longa*, retient la même quantité d'eau dans les capillaires de ses agrégats et, entre ceux-ci, la diffusion gazeuse peut alors parfaitement s'effectuer (GUILD, 1955).

Selon leur biologie, les différents vers de terre n'ont pas la même action, et leur influence sur la capacité de rétention d'eau des sols est notamment très variable. GUILD (1955), pour une même terre travaillée par différents vers, a ainsi trouvé des modifications plus ou moins importantes de la capacité de rétention d'eau : *Allolobophora longa* (espèce faisant des rejets de surface à gros agrégats) a déterminé une capacité de rétention d'eau de 34 %, *Lumbricus terrestris* (fouisseur profond formant des agrégats plus petits mais plus nombreux) a déterminé une capacité de rétention d'eau de 30 %, *Allolobophora caliginosa* (fouisseur superficiel) a déterminé une capacité de rétention d'eau de 29 %, *Lumbricus rubellus* (ver non fouisseur ne faisant donc pas de rejets de surface) a déterminé une capacité de rétention d'eau de 26 % et *Dendrobaena subrubicunda* (ver de surface formant peu d'agrégats) a déterminé une capacité de rétention d'eau de 25 %.

Dans des expériences légèrement antérieures et conduites avec des vers de grande taille, KOLLMANNSPERGER (1952) avait constaté une augmentation de 42 % de la capacité de rétention d'eau dans des sols calcaires et de 113 % dans des sols sableux.

Cette action des vers de terre sur la capacité de rétention d'eau des sols en limite l'évaporation et leur assure un régime hydrique moins sec.

ACTION DES VERS DE TERRE SUR LA CHIMIE DES SOLS

Action sur les processus d'humification

Il a été vu au chapitre II que la faune des sols pouvait influencer quantitativement et qualitativement l'humification des débris végétaux, mais cela au sein d'équilibres pédologiques déterminés. Certains animaux ne font qu'accroître l'activité biologique globale de ces équilibres et qu'en accélérer les processus naturels d'humification ou de déshumification ; d'autres, au contraire, par la diversité de leurs actions, peuvent modifier ces équilibres et changer le bilan humique des sols.

Nous avons notamment montré (BACHELIER, 1973) que l'action humifiante des animaux morts dépend essentiellement des composés protéiniques, et plus particulièrement des acides aminés, qu'ils sont susceptibles de fournir aux matériaux végétaux en décomposition. Selon la nature chimique de ces matériaux végétaux, les composés protéiniques les plus favorables à leur humification changent, et donc la nature des cadavres animaux susceptibles d'agir le plus efficacement. Nous avons estimé que les apports protéiniques des cadavres animaux doivent pouvoir influencer jusqu'à la moitié des synthèses humiques dans les sols où existe un brassage biologique efficace, tels les sols à vers de terre.

Les vers de terre, et principalement les espèces fouisseuses, favorisent de beaucoup d'autres manières les processus d'humification. Les vers de terre contribuent fortement à multiplier la surface des débris végétaux et pour certaines espèces les enfouissent. Ils ingèrent ainsi souvent plus de la moitié des litières feuillues. RAW (1962) a montré que dans un verger de pommiers, *L. terrestris* ingérait 90 % de la litière feuillue d'automne entre octobre et février. LAVELLE (1974) estime que dans les sols de savane de Lamto (Côte d'Ivoire), les différents vers de terre ingèrent le douzième de la litière avec un taux d'assimilation peu supérieur à 10 %.

Les vers de terre accroissent l'aération du sol. Ils le neutralisent par l'ammonification de leurs excreta, de leurs sécrétions muqueuses et de leurs cadavres. Ils activent la microflore du milieu que, par

ailleurs, ils modifient qualitativement et favorisent quantitativement. Et surtout, ils mélangent intimement les débris végétaux en décomposition avec la terre et ils facilitent ainsi la stabilisation des acides humiques nouvellement formés, car ces acides rentrent dans les complexes colloïdaux qui enrobent les particules minérales en donnant un humus doux de type mull ; ils s'y trouvent adsorbés par les argiles et donc protégés. En isolant dans leurs excréments la lignine, et en l'abandonnant à l'air dans un milieu humide et basique, les vers de terre favorisent encore la formation des acides humiques.

Toutefois, il ne faut pas oublier que les feuilles brunies qui tombent au sol en automne ont déjà subi une forte évolution biochimique, sont déjà très humifiées et ont même le plus souvent déjà été lessivées par les eaux de pluie.

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

Des vers de terre ayant colonisé de la paille de seigle mélangée à de la poudre fine de basalte et à un peu de nitrate de calcium, MEYER (1943) a trouvé que les déjections des vers étaient d'un aspect terreux bien différent de celui du compost ; le rapport acides humiques sur matières organiques y était de 0,5 au lieu de 0,18 pour le compost. Les déjections étaient aussi plus riches en calcium, sodium et magnésium, les vers ayant contribué à extraire ces différents ions de la poudre de basalte pour les fixer dans un complexe humo-minéral très stable.

MEYER a aussi noté, dans une autre expérience, qu'une litière végétale à rapport C/N de 23 avait donné après digestion par les vers de terre un terreau à rapport C/N de 11, alors que la dégradation de cette même litière par les microorganismes avait donné un terreau à rapport C/N de 18.

AVEL (1959) a remarqué qu'un élevage d'*Eisenia foetida*, fait sur un milieu complexe à base de déchets de cuisine enrichis en herbes et feuilles mortes, avait donné un beau terreau noir bien homogène.

Rappelons que, d'après JEANSON (1960), les vers de terre peuvent permettre dans les sols bruns limoneux une fixation de carbone approximativement 1,25 fois supérieure à celle fixée par les seules fermentations.

STRIGANOVA (1968) a montré que *Dendrobaena rubida* (Sav.) f. *tenuis* participe directement aux processus d'humification du bois, y augmentant les acides humiques et les acides fulviques, alors que les Cloportes (*Porcellio scaber*, *Armadillidium pulchellum* et *Tracheoniscus rathkei*) y ont surtout un rôle de réducteurs mécaniques.

Personnellement, nous avons observé 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 4 vers, les acides humiques sont passés de 3‰ à 8‰ et les acides fulviques de 9,6‰ à 8‰, alors que dans les témoins les acides humiques n'ont pas varié et les acides fulviques sont tombés en moyenne à 3‰.

De plus, le simple dépôt des excréments de vers au sein des litières y crée un milieu biologiquement plus actif et favorise ainsi l'évolution des matériaux végétaux. ATLAVINYTE (1971) a ainsi montré, dans des expériences d'humification de paille, que le nombre d'Acariens et de Collembolles y était étroitement dépendant du nombre d'*Allobophora caliginosa* présents.

Action sur les éléments totaux, échangeables et assimilables

Par rapport aux sols voisins, les rejets de vers sont en général chimiquement plus riches. Les sels solubles, le calcium, le potassium, le magnésium et le phosphore, tant sous leur forme totale qu'échangeable ou assimilable, y sont plus abondants. La somme des bases échangeables (S) y est presque toujours supérieure à celle du sol.

Par suite de leur texture plus fine et de leur caractère plus organique et plus humique, les rejets de vers présentent aussi une plus forte capacité d'échange de bases (T) que le sol.

Mais, il faut bien voir que la plupart des éléments surajoutés à ceux du sol proviennent des végétaux et des cadavres animaux ingérés avec la terre ; aussi, les rapports des éléments chimiques entre eux, et notamment ceux des bases, ne sont-ils pas habituellement les mêmes dans les rejets que dans le sol. LUNT et JACOBSON (1944) ont ainsi trouvé un rapport calcium échangeable/magnésium échangeable de 5,7 dans l'horizon supérieur d'un sol de forêt et de 9,6 dans les rejets de vers de surface. Inversement, ce rapport était de 12,1 dans l'horizon supérieur d'un champ cultivé, et de 5,8 dans les rejets de vers.

FAUCK, MOUREAUX et THOMANN (1966) ont observé en Casamance (Sénégal), sur un sol beige cultivé, la présence de 33 tonnes de turricules de vers à l'hectare (soit 3,3 kg au m²).

Ces turricules étaient nettement plus organiques que le sol sous-jacent et leur coefficient de minéralisation du carbone était de 2,4 contre 1 en forêt et 1,8 dans le sol cultivé.

Ils renfermaient :

- 1,42 méq.% de calcium, c'est-à-dire l'équivalent des sols sous forêt entre 10 et 20 cm ;
- 2,65 méq.% de magnésium ;
- 0,67 méq.% de potassium ; les meilleures teneurs sous forêt ne dépassant que rarement 0,20 méq.%, les turricules représentent donc là l'équivalent de 10,5 kg de K₂O à l'hectare, soit environ une demi-fumure annuelle ;
- 0,62 % de P₂O₅, soit trois fois plus que sous forêt.

En conclusion, les turricules de vers représentent, dans cet exemple, une couche de terre de 2,5 mm d'épaisseur moyenne offrant une richesse chimique double de celle du sol.

Sur des sols rouges faiblement ferrallitiques (ou terres de barre) au Dahomey, FAUCK (1961) avait déjà observé que les déjections de vers, sous taillis forestier, renfermaient 10 méq.% de calcium contre 2,9 méq.% dans les 15 premiers centimètres du sol. La somme S des bases échangeables y était de 15,7 méq.% dans les rejets de vers contre 5,12 méq.% dans le sol.

GRAFF (1971a) a constaté que dans des sols allemands le poids des excréments de vers était égal au quart du poids de l'horizon supérieur 0-10 cm ; ces excréments renfermaient le tiers de l'azote total, du phosphore total et du potassium total et les deux tiers du phosphore et du potassium solubles au lactate de calcium.

TRAN-VINH-AN (1973) a trouvé dans des sols sablonneux de la région de Kinshasa (Zaire) que les rejets d'*Hyperiodrilus africanus* renfermaient 4,5 % de calcium contre 3,3 % dans le sol. Le calcium des rejets existait principalement sous forme d'oxalate et était présent dans la fraction inférieure à 2 microns.

Les rejets de vers, généralement plus riches que les sols, sont en surface lessivés par les eaux de ruissellement. Le phosphore inorganique présent dans les rejets y est notamment très facilement solubilisé (SHARPLEY et SYERS, 1976).

Les rejets de calcite effectués par les glandes de Morren de certains vers ont parfois des conséquences notables. WIECEK et MESSENGER (1972), étudiant des sols lessivés sous forêt dans le nord de l'Illinois (U.S.A.), ont observé que les sphéroïdes de calcite plus ou moins intacts issus des glandes à calcaire des vers de terre représentaient jusqu'à 56 kg de calcaire à l'hectare et contribuaient à la formation des horizons Al de ces sols. Ceux-ci naturellement acides se trouvaient en partie neutralisés par l'altération des sphéroïdes de calcite.

Par passage à travers le tube digestif des vers, des éléments minéraux fragiles peuvent subir une altération plus ou moins poussée et certains cations être ainsi libérés. Dans des expériences en pots conduites avec *Allolobophora caliginosa* Sav., ATLAVINYTE et VANAGAS (1973) ont observé que la

quantité de P_2O_5 mobile augmentait proportionnellement au nombre de vers avec une terre non fertilisée ou enrichie en paille. L'augmentation était moins importante avec une terre cultivée. L'effet des vers s'est avéré moins marqué pour la potasse échangeable, et même négatif avec la terre cultivée.

Les vers de terre, notamment dans les sols sur rejets de mines, peuvent encore accumuler des métaux dans leurs tissus, tels par exemple le cadmium (VAN HOOK, 1974), le plomb ou le zinc (IRELAND, 1975 ; IRELAND et WOOTON, 1976), et à leur mort libérer ces métaux sous forme assimilable pour les plantes.

Les vers de terre sont aussi 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 de terre d'origine européenne. Les trèfles sont devenus plus fournis et de couleur plus sombre. L'introduction des vers a eu le même effet sur les trèfles qu'un apport de molybdène soluble et, d'autre part, l'introduction des vers dans les champs assez riches en molybdène assimilable est restée sans effet. Le passage de la terre à travers le tube digestif des vers a transformé une partie du molybdène total en molybdène assimilable (HOLMES, 1952), or l'on sait que le molybdène est essentiel pour les microorganismes fixateurs d'azote, aussi bien pour les *Azotobacter* du sol que pour les *Rhizobium* des nodosités des légumineuses.

La disparition des vers de terre peut inversement entraîner l'apparition de carences minérales.

Dans certains sols tropicaux de dépression, les rejets de vers qui recouvrent la surface du sol n'ont pas toujours une richesse chimique plus grande, s'ils ne correspondent qu'à un creusement saisonnier intensif de début de saison sèche, sans ingestion de débris végétaux et sans grandes modifications granulométriques. Les données font encore toutefois trop défaut pour pouvoir comparer en détail l'action chimique des vers dans les sols tempérés et les sols tropicaux.

Action sur la teneur en azote des sols

D'une manière générale, les vers favorisent la nitrification des matières organiques et augmentent la teneur en azote des sols.

Si les bactéries nitrifiantes ne sont pas nombreuses et actives dans les tubes digestifs des vers, elles sont par contre très actives dans les excreta de ces animaux, où une certaine aération du milieu et la présence de matières organiques en voie de décomposition favorisent une intense vie microbienne. Les rejets de vers renferment davantage d'azote nitrique que les sols et possèdent un pouvoir nitrifiant plus élevé qu'eux (JOSHI et KELKAR, 1952).

BARLEY et JENNINGS (1959), élevant de jeunes *Allolobophora caliginosa* dans un sol renfermant une litière finement broyée, ont observé qu'environ 6,4 % de l'azote non assimilable ingéré par les vers était excrété par eux sous forme assimilable. ZICSI, HARGITAI et POBOZSNY (1971) ont vérifié cette assimilabilité accrue de l'azote dans les rejets de *Lumbricus polyphemus* Fitz. BARLEY et JENNINGS (1959) ont aussi observé, en Australie, que pendant les premiers stades de décomposition des litières végétales, la présence de vers dans les sols de culture, humides et bien aérés, y permet une accumulation plus importante des nitrates et des sels d'ammonium, d'environ 23 % de plus en 50 jours.

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

RAW (1961) estime que dans un verger anglais, les vers, quand ils sont actifs, excrètent chaque jour 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 autres composés facilement minéralisables, peut être alors égale à celle retirée du sol par une culture de foin, c'est-à-dire de l'ordre de 56 kg à l'hectare.

Les acides aminés présents dans les sols se trouvent souvent accrus, après passage par le tube digestif des vers, notamment l'arginine et la cystine (DUBASH et GANTI, 1964).

Pour BOUCHÉ (1972), les vers de terre stimuleraient aussi la fixation de l'azote atmosphérique, que ce soit la fixation symbiotique des *Rhizobium*, ou la fixation non symbiotique et aérobie des *Azotobacter*.

Les vers de terre constituent enfin par eux-mêmes une importante réserve d'azote et leur mort détermine dans les sols un apport non négligeable de cet élément. Les protéines forment en effet 54 à 72 % du poids sec des vers, ce qui, pour une prairie normale qui possède 370 vers de terre au mètre carré, correspond à un apport de 3,6 g d'azote au mètre carré, soit 22 g de nitrate de sodium, si tous les vers viennent à mourir.

WATERS (1955) a calculé que, dans un pâturage de Nouvelle-Zélande, l'augmentation du poids des vers en automne correspond à une transformation de 33,7 kg d'azote à l'hectare ; ce qui fait que le retour à l'ancien poids de vers libre environ 6 g d'azote au mètre carré, soit un apport correspondant à 37 g de nitrate de sodium, valeur encore supérieure à la précédente.

SATCHELL (1967) a estimé qu'une population de *L. terrestris* qui, dans un bois de frênes et de chênes, s'accroissait de 364 g par mètre carré et par an, libérait chaque année 6 à 7 g d'azote par mètre carré, l'azote constituant 1,75 % du poids frais des vers. GASPARD (1973) pense qu'en moyenne une population normale de *L. terrestris* apporte chaque année 100 kg d'azote protéinique par hectare, soit 10 g au mètre carré.

On connaît mal la longévité des vers dans la nature 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. Les cadavres des vers se décomposent rapidement en 1 à 3 semaines et SATCHELL (1967) a montré dans une expérience que 25 % de l'azote du corps des vers étaient libérés sous forme de nitrate, 45 % sous forme d'ion ammonium, 3 % sous forme de composés organiques solubles et 27 % dans les diverses protéines et les acides aminés restant.

Nous avons vu que RAW (1961) juge que l'azote rejeté par les vers en 6 mois de l'année peut correspondre à l'azote retiré du sol par une culture de foin. SATCHELL estime que l'azote des vers morts dans l'année peut correspondre à la moitié de l'azote exporté par une bonne récolte de blé (SATCHELL, 1960) ou à la totalité de l'azote retenu par les arbres dans un site boisé (SATCHELL, 1963).

En absence de vers de terre, les apports organiques seraient minéralisés par les autres animaux présents (peut-être alors plus nombreux), de même que par la microflore, mais cette minéralisation serait certainement plus lente et s'effectuerait différemment. Il n'y aurait plus notamment cette incorporation intime, au sein des turrículos, des débris végétaux en voie d'altération avec la fraction minérale fine du sol qui, en retenant l'azote minéral, en freine le lessivage et en permet des teneurs plus élevées ; il n'y aurait pas davantage la réserve azotée que constitue l'importante biomasse des vers.

HEATH (1965b) a montré qu'il existe dans des sols agricoles anglais, avant le labour, une forte corrélation entre l'abondance des vers de terre et la teneur en azote minéralisable, ainsi qu'ensuite avec la productivité en blé.

Action sur le pH des sols

Les excreta des vers sont généralement plus proches de la neutralité que les sols correspondants. Il est des cas où la neutralisation des sols acides serait due en partie à l'altération des cristaux de calcite excrétés par les glandes de Morren (WIECEK et MESSENGER, 1972), mais plus généralement les causes

de cette neutralisation doivent être recherchées dans l'ensemble des sécrétions intestinales des vers (SATCHELL, 1958) et dans l'ammonification des matières azotées normalement bien représentées au sein de leurs excréta. Les rejets de vers qui, dans les sols tropicaux, correspondent en début de saison sèche uniquement à l'enfouissement de ces animaux, sont d'ailleurs pauvres en matières organiques et de pH voisin de celui du sol.

Inversement, NAWAB KHAN et KARIMULLAH (1964) ont observé au Pakistan que dans des sols alcalins les rejets des vers de terre présentaient une diminution du pH.

Les changements apportés par les vers dans la saturation du complexe colloïdal des sols peuvent en modifier le pH.

ACTION DES VERS DE TERRE SUR LA BIOLOGIE DES SOLS

La flore des rejets

Par suite de l'importance des rejets dans les sols à vers, la microflore s'y trouve modifiée, tant quantitativement que qualitativement.

Le nombre de microorganismes s'accroît dans les sols avec le nombre de vers. ATLAVINYTE, DACHYULITE et LUGAUSKAS (1971) ont ainsi trouvé dans divers sols 3 à 5 fois plus de microorganismes après introduction de vers de terre ; cet accroissement de la microflore fut entre autres particulièrement net dans un sol nu et dans un sol enrichi en paille.

Généralement, les vers de terre détruisent les Algues qu'ils ingèrent, contrecarrent le développement de nombreux Champignons, diminuent le nombre des *Azotobacter* et favorisent les Actinomycètes. L'action sur les Bactéries est plus spécifique.

En ce qui concerne les Algues, ATLAVINYTE et POCIENE (1973) ont observé que celles-ci diminuent quand les populations de vers augmentent ; le passage du sol à travers le tube digestif des vers entraîne la digestion des Algues, qu'il s'agisse d'Algues vertes, d'Algues bleues ou de Diatomées.

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 le rapport 10/6/1,4, alors que dans les rejets d'*Eisenia*, ces microorganismes étaient dans le rapport 10/4/0,7. Dans les conditions d'aération limitée qui existent à l'intérieur des vers, les Champignons ne peuvent se développer, mais les Actinomycètes s'en accommodent fort bien et se trouvent proportionnellement accrus dans les rejets. Les *Azotobacter* y sont par contre fortement réduits. RUSCHMANN (1953) pense que leur réduction serait due à l'influence des antibiotiques sécrétés par les Actinomycètes ; en fait, les matières organiques en cours de nitrification au sein des rejets y limitent fortement les fixateurs d'azote.

D'après PARLE (1963), effectivement, les Bactéries et les Actinomycètes augmentent et les Champignons diminuent durant le passage dans le tube digestif des vers, mais, dans les rejets, la multiplication des Bactéries et des Actinomycètes se trouve stoppée, alors que celle des hyphes mycéliens s'avère importante. Les résultats de KOZLOVSKAJA (1969), avec des sols tourbeux, montrent au contraire que les Bactéries sporulées et les Actinomycètes se développent dans les rejets, alors que les Champignons tendent à y disparaître.

De nombreuses Bactéries sont détruites par les vers (DAY, 1950) mais d'autres sont au contraire favorisées, telles les Bactéries synthétisant la vitamine B12, car cette vitamine est plus abondante dans les

rejets que dans les sols. ATLAVINYTE et DACIULYTE (1969) n'ont pas détecté de différences sensibles dans l'accumulation de la vitamine B12 (1) en fonction des différents vers (*Eisenia rosea*, *Allolobophora caliginosa*, *Lumbricus rubellus* et *Lumbricus terrestris*) et il semble bien que l'accumulation de la vitamine B12 dans le sol soit uniquement en rapport avec la quantité de vers qui y vit. ATLAVINYTE, DACHYULITE et LUGAUSKAS (1971) ont par la suite trouvé que l'effet des vers sur les microorganismes et sur la synthèse de la vitamine B12 était aussi influencé par de nombreux facteurs pédologiques. Ils ont ainsi constaté, sous l'action des vers, une augmentation de 133 % des teneurs en vitamine B12 dans un sol podzolique et un limon à gley, mais une action négative de ces mêmes vers dans un sol enrichi en paille ; après décomposition de la paille, l'action des vers sur l'accumulation de la vitamine B12 est devenue positive.

La microflore du tube digestif des vers dépend des sols et des matières organiques ingérées (KOZLOVSKAYA et ZHDANNIKOVA, 1961), mais les modifications apportées par les vers de terre à la microflore des sols déterminent dans ces derniers une activité biologique générale accrue et donc une plus active décomposition des débris végétaux. ANSTETT (1951) a ainsi observé que non seulement la décomposition de 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 possédaient une population bactérienne 4 à 5 fois plus importante que ceux n'en ayant jamais renfermés.

COUCKE (1965) a constaté que les rejets des vers manifestent généralement une activité accrue dans la décomposition de la cellulose, de l'amidon et du saccharose et renferment davantage de bactéries s'attaquant aux divers acides aminés. BHANDARI, RANDHAWA et MASKINA (1967) ont aussi trouvé dans les rejets d'*Eutyphoeus waltoni* une teneur plus élevée en polysaccharides.

Soustraction faite de leur propre respiration, les vers de terre peuvent facilement doubler l'absorption d'oxygène des sols où ils se trouvent (SATCHELL, 1960). D'après les études faites par BRUSEWITZ (1959) 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 effectués sur les rejets donnent des résultats inférieurs à ceux pratiqués sur les sols. Dans des sols dépourvus de végétation et fertilisés par de la paille, ATLAVINYTE et LUGAUSKAS (1971) ont observé que les vers quintuplaient la densité des microorganismes.

L'activation de la décomposition des matériaux végétaux par les vers est donc à la fois directe, puisqu'elle est liée à leur action de fragmentation et de digestion, et indirecte, puisqu'une microflore plus abondante et une activité biologique globale accrue accompagnent l'action intrinsèque des vers.

Action sur le potentiel enzymatique des sols

Les vers de terre accroissent le contenu enzymatique des sols.

En ajoutant une solution de saccharose à divers échantillons placés ensuite 24 heures en incubation à 37°, KISS (1957) a montré, par des mesures du pouvoir rotatoire, que l'activité de l'invertase était 1,8 fois plus forte dans les rejets de *Lumbricus terrestris* que dans les deux premiers centimètres du sol

(1) Vitamine antianémique pour l'homme et les animaux, et vitamine de croissance pour de nombreux microorganismes.

correspondant, et plus de 2 fois supérieure à celle des horizons profonds de ce même sol (la même expérience faite avec des fourmis montra que l'activité de l'invertase était plus faible dans la terre de la fourmilière que dans les deux premiers centimètres du sol voisin, mais plus forte que dans son horizon 5-10 cm).

Cet accroissement du potentiel enzymatique des sols par les vers de terre est en rapport avec la stimulation de l'activité de la microflore et avec la présence d'une faune généralement plus importante et plus diversifiée dans les sols où ils demeurent.

ACTION DES VERS DE TERRE SUR LA FERTILITÉ DES SOLS

Preuves expérimentales de cette action

Vu les diverses actions que les vers de terre peuvent avoir sur le sol, ils en favorisent généralement la fertilité, et nombreux sont les auteurs qui en ont témoigné ; pour n'en citer que quelques-uns :

RUSSELL (1910), un des premiers, a souligné l'importance de la nitrification des vers morts dans la fertilité des sols ;

DRIEDAX (1931) a montré que si les vers peuvent, par l'azote de leurs cadavres, fortement augmenter la productivité des sols, ils peuvent aussi, quand ils sont vivants, avoir une action favorable sur cette productivité. En apportant sur des parcelles de blé d'hiver 84 g au m² de vers vivants, DREIDAX a obtenu une augmentation de 7,4 % de la production de blé, mais en apportant 54 g au m² de vers morts, l'augmentation de la production fut de 15,3 % ; 21 % d'azote, dans les deux cas, furent trouvés en plus dans les récoltes.

HOPP et SLATER (1948, 1949) ont observé un effet bénéfique des vers sur la productivité de sols de mauvaise structure. Cet effet favorable des vers a été due, non seulement à leur action sur les caractéristiques chimiques, telles par exemple la teneur en azote ou l'assimilabilité plus ou moins grande de certains éléments, mais aussi à leur action sur les caractéristiques structurales car, dans certains tonneaux expérimentaux, les fourmis ont eu une influence aussi fertilisante que les vers. Toutes les plantes ne réagissent pas pareillement aux variations des caractéristiques structurales des sols ; le soja et le trèfle blanc furent plus stimulés par les vers que ne le furent le blé et les diverses herbes de pâturages.

Dans une de leurs expériences, HOPP et SLATER ont comparé l'effet d'un apport de vers morts avec celui d'un apport de vers vivants sur le rendement en herbes de sols, là encore mal structurés, mais cette fois recouverts d'une litière mixte de fumier et d'herbes coupées. Avec un apport de 120 vers au m², les récoltes d'herbes après 5 mois furent de 75 g poids sec au m² pour l'apport de vers morts et de 351 g poids sec au m² pour l'apport de vers vivants ; là où un engrais N.P.K. avait été préalablement mélangé au sol, les récoltes d'herbes furent respectivement de 150 et 502 g poids sec au m².

WATERS (1952), sur une terre fumée et travaillée pendant huit semaines par des *A. caliginosa* (Sav.) a obtenu, après retrait des vers et homogénéisation, une récolte d'herbes double de celle obtenue sur la terre témoin.

JOSHI et KELKAR (1952), cultivant en pots du sorgho sur des argiles noires tropicales de l'Inde, ont vu la production de cette graminée s'accroître de 15 % en présence de vers, et même de 19 % avec un apport supplémentaire d'oxyde de cuivre.

UHLEN (1953), dans des cultures expérimentales d'orge, a constaté que, dans les casiers fumés, les plus forts rendements correspondaient aux casiers à *Lumbricus terrestris* et *L. rubellus*, car ces espèces

aidaient à la décomposition du fumier. Dans les casiers non fumés, les plus gros rendements correspondaient aux casiers où la mortalité des vers avait été la plus forte.

NIELSON (1953) a observé une augmentation des trèfles dans une prairie de Nouvelle-Zélande, après colonisation de cette prairie par des vers qui jusqu'alors en avaient été absents pour des raisons zoogéographiques.

KOLLMANNSPERGER (1956) a obtenu une germination de graines de cresson à 88,3 % dans des rejets de vers, alors qu'elle n'était que de 52 % dans la terre ordinaire. Dans ces mêmes rejets, l'avoine après 4 semaines présentait une avance de croissance de 43,5 %. Des tournesols en culture aquatique avec filtrat de terre à vers ont aussi présenté une avance de croissance de 47,1 % après 6 semaines, et une augmentation de poids de 210 %. KOLLMANNSPERGER conclut : «Une germination plus forte, une croissance accélérée, une résistance accrue aux moisissures sont déterminées dans la terre à vers par les rapports particulièrement favorables qui y existent entre les glucides et les composés azotés, ainsi que par les combinaisons bactériennes qui en résultent».

VAN RHEE (1965), dans des élevages en cage placés directement aux champs, a constaté que les vers ajoutés à forte concentration ont doublé le poids sec de blé de printemps, accru de 4 fois la production d'herbes et multiplié par 10 celle de trèfle. Les productions de pois ont par contre été réduites.

GRAFF (1971b) a observé que le colza et l'avoine, plantés ou semés dans des galeries verticales de *Lumbricus terrestris*, donnent des récoltes meilleures et renferment plus d'azote et de phosphore que les plantes témoins distribuées au hasard à quelque distance des galeries de vers.

Cependant, l'action des vers ne présente pas obligatoirement que des avantages.

D'après certains auteurs hindous, des vers du genre *Allolobophora* nuiraient à la fertilité des sols en excréant un fluide visqueux très cimentant ; il finirait par en résulter un sol à structure compacte. Ces vers se localisent d'ailleurs de préférence dans des sols lourds de pH 5,8 à 6,8.

L'introduction de vers de terre dans des chernozems très fertiles de l'Alberta et du Manitoba (Canada), sols qui n'en possédaient pas, a de même transformé en deux ans ces sols à bonne structure grumeleuse en une masse collante et plastique (LEAHEY, cité par THORP, 1967).

Ces faits sont à rapprocher d'une ancienne observation d'AVEL (1929) qui, dans des élevages en pots de divers Lombricides, avait constaté 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 retournait les pots, alors que, par contre, la terre des pots témoins restait meuble et apparemment inchangée. Le travail continu de la terre dans un volume trop limité et la grande abondance des sécrétions muqueuses qui en résulte doivent déterminer ces phénomènes de compacité.

D'autres désavantages sont encore à mettre au compte des vers de terre. Ils peuvent dans certains cas s'attaquer aux plantes vivantes, par exemple aux laitues. Ils ont été signalés s'attaquer aux plants de tabac en Bulgarie et aux Indes, et au riz aux Philippines, au Japon et en Chine (GHABBOUR, 1966).

Rappelons qu'ils servent aussi d'hôtes intermédiaires à de nombreux Cestodes et Nématodes (Syngamidae notamment). Ils transmettent des helminthoses aux oiseaux et ils facilitent la dispersion des parasites dont les œufs traversent intacts le tube digestif des vers (RYSVY, 1969).

Amélioration de la flore des herbages

L'influence favorable des vers de terre sur les sols se traduit dans les pâturages par une amélioration possible de la flore. *Allolobophora caliginosa*, en colonisant les pâturages de Nouvelle-Zélande, y a ainsi favorisé les ray-grass aux dépens de l'*Agrostis*, herbe de basse qualité (SEARS, 1953).

Inversement, l'amélioration floristique des pâturages est bénéfique aux vers de terre (VOISIN, 1960), mais elle avantage aussi le bétail qui, par ses excréments, favorise les vers. Il y a autoamélioration directe et indirecte.

NIELSON (1965) a montré la présence de substances de croissance végétales dans le corps des vers de terre.

MAC RILL et SAGAR (1973) ont constaté que de nombreuses graines, qui passent à travers le tube digestif des vers sans perdre leur pouvoir germinateur, présentent ensuite un taux germinatif accru. Ainsi, dans une expérience de ces auteurs, aucune graine d'*Agrostis tenuis* ne fut retrouvée dans les rejets, alors que moins de 50 % de celles de *Poa annua* et de *Poa trivialis* le furent ; le pourcentage de germination des graines de *Poa trivialis* qui était normalement de 66 % est passé à 90 % après ingestion par les vers.

INFLUENCES HUMAINES SUR LES POPULATIONS DE VERS DE TERRE

Épandage de vers

De nombreux agriculteurs ont vu augmenter leurs récoltes après un épandage de vers de terre. COLLETTE (1957) cite ainsi un agriculteur américain qui, par ce procédé, a réussi à faire passer sa production de céréales de 41 à 116 quintaux. L'élevage des vers a parfois même fait l'objet de petites industries locales.

Il faut cependant bien considérer que, là où les vers existent mais sont peu nombreux, il y a de grandes chances pour que les conditions locales (qu'il s'agisse des caractéristiques pédologiques ou floristiques) n'en autorisent pas une population plus élevée. Si donc on apporte de nouveaux vers, ceux-ci vont plus ou moins vite disparaître, et l'on n'aura alors essentiellement fait qu'un apport d'azote, certes profitable aux plantes, mais exagérément coûteux.

Par contre, quand des terrains non favorables aux vers viennent à être transformés, un épandage de vers d'espèces appropriées peut éventuellement en faciliter l'évolution et contribuer à leur fertilité ; ce serait par exemple le cas de sols acides après chaulage, de sols arides après irrigation (GHILAROV et MAMAJEV, 1966, 1967) ou, inversement, de sols hydromorphes après drainage.

La complète maturation d'un sol de polder qui, en Hollande, prend de 50 à 100 ans peut être considérablement accélérée par l'activité des vers. L'introduction de *Allolobophora caliginosa* et *A. chlorotica* a ainsi rapidement amélioré les caractéristiques physico-chimiques de sols de polder (VAN RHEE, 1969a, 1969b). Progressant respectivement de 6 mètres et 4 mètres par an, ces deux vers ont montré un degré d'accroissement (r) de 0,14 pour le premier et 0,11 pour le second, degré d'accroissement calculé d'après la formule :

$$N_t = N_0 e^{rT} \quad \text{où } N_0 = \text{le nombre de vers introduits} \\ N_t = \text{le nombre de vers après } T \text{ mois}$$

VIMMERSTEDT et FINNEY (1973) ont étudié l'introduction de vers dans des rejets de mines de charbon qui étaient de nature acide (pH 3,5 à 4,0) et colonisés par le robinier faux-acacia (*Robinia pseudoacacia* L.) : sous serre, des *Lumbricus terrestris* introduits dans ces rejets de mine ont enterré et consommé un horizon de 6 cm de litière et d'humus en 174 jours, et ils ont déposé en surface 1,67 kg au mètre carré de rejets, par ailleurs riches en cations échangeables et phosphore assimilable.

L'ensemencement des vers doit se faire après une pluie, par temps couvert, et de préférence dans des sols peu acides ou enrichis au préalable en calcaire broyé.

KUHNELT (1961) rapporte que BARRET (1947-1948) a élevé des *Eisenia foetida* dans des boîtes en bois remplies d'un mélange à parts égales de fumier de cheval, de sol tamisé et de tourbe terreuse. Ce mélange était maintenu à la fois humide et bien aéré. 500 à 600 vers étaient placés dans chaque boîte et, après 3 à 4 semaines, les cocons des vers étaient retirés par tamisage et utilisés pour inoculer de plus grands élevages ou des tas de compost. Ceux-ci, après maturation convenable, étaient distribués dans les champs.

Il est à noter que les cocons d'*Eisenia foetida* qui renferment de 1 à 20 jeunes peuvent rester déshydratés 18 mois et peuvent être conservés très longtemps dans une chambre froide à +10°C. Les jeunes sortent rapidement des cocons après réhumidification, alors que normalement ils en sortent après 2 à 3 semaines ; ils sont sexuellement mûrs en 2 à 3 mois, mais n'atteignent leur plein développement qu'après 1 an.

Eisenia foetida a été souvent utilisé pour améliorer l'évolution des composts, mais il pourrait peut-être servir d'une manière plus générale à la décomposition de nombreux déchets organiques (WATANABE et TSUKAMOTO, 1976).

Dispersion naturelle des vers et introduction d'espèces nouvelles (d'après BARLEY, 1961)

HAMBLYN et DINGWALL (1945) ont observé en Nouvelle-Zélande, dans une prairie récemment chaulée, que la progression d'*Allolobophora caliginosa* (Sav.) récemment introduits n'était que d'environ 10 mètres par an, mais les cocons demeurant à la surface du sol peuvent être facilement transportés au loin par les sabots du bétail ou les appareils agricoles. Les vers et les cocons peuvent aussi être transportés par les eaux.

A côté de cette dispersion régionale des vers, existe avec le transport des terres une dispersion beaucoup plus étendue de ces animaux. Encore est-il nécessaire que les vers apportés retrouvent, pour s'implanter dans les sols locaux, des conditions de milieu voisines de celles sous lesquelles ils vivaient au préalable. Les vers des sols européens ne peuvent ainsi coloniser les écosystèmes tropicaux ou équatoriaux, mais franchie cette barrière géographique, ils ont une chance de pouvoir coloniser dans l'hémisphère sud des écosystèmes pédologiques de latitude sud voisine de la latitude nord d'où ils sont originaires.

Des vers européens (*Lumbricus rubellus*, *Allolobophora caliginosa* et *Eisenia foetida*), parvenus en Nouvelle-Zélande, ont ainsi colonisé certains sols en y remplaçant progressivement les espèces locales. Expérimentalement aussi, *A. caliginosa* a été introduit dans des terrains qui en étaient dépourvus, soit que ces terrains étaient demeurés isolés, soit que naturellement acides, ils aient été récemment chaulés. Quatre ans après l'épandage, des surfaces de quelques mètres de diamètre étaient devenues plus vertes et mieux fournies autour de chacun des points d'épandage. Après 8 ans, la surface travaillée par les vers avait 200 mètres de diamètre et constituait un pâturage verdoyant. La première de ces expériences d'introduction a été faite en 1926, d'autres ont suivi et les résultats en ont été communiqués par plusieurs auteurs (HAMBLYN et DYNGWALL, 1945 ; RICHARDS, 1955 ; STOCKDILL, 1959, 1966). Les travaux de STOCKDILL ont notamment 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 de terre européens a accru de 70 % la production des pâturages, a amélioré la qualité des herbages et a favorisé la charge en bétail.

Influence des pratiques agricoles

Une culture intensive sans apport de fumure organique réduit considérablement les populations de vers. Les dommages mécaniques, la dénudation du sol, un milieu moins humide et surtout une nourriture réduite ou inadéquate en sont les causes.

Le labour peut réduire le peuplement de vers de 70 % en 5 ans (EVANS et GUILD, 1948), les gros vers étant les plus affectés. La charrue à disques et le sarclage sont particulièrement nocifs pour les vers de surface (HOPP, 1947).

Le mulching, la couverture naturelle du sol, le paillage et les composts d'ordure favorisent au contraire les vers en protégeant le sol et en y apportant des matières organiques. Celles-ci favorisent d'autant plus les vers qu'elles sont plus riches en protéines, d'où un avantage à ne pas laisser les herbes devenir trop hautes avant de les couper et de les enfouir.

YEATES (1976) a constaté en Nouvelle-Zélande qu'un pâturage irrigué avec des eaux d'épandage renfermait jusqu'à plus de 1 000 vers au mètre carré représentant un poids vivant de 300 g et assurant une incorporation satisfaisante de la matière organique au sol ; la parcelle non irriguée renfermait moitié moins de vers en nombre et en poids. CURRY (1976) rapporte qu'en Angleterre dans une expérimentation au champ un apport d'excréments de porcins, de bovins et de volaille dilués dans de l'eau pouvait respectivement accroître de 53 %, 41 % et 40 % les populations de vers et de 60 %, 56 % et 36 % leurs biomasses.

Dans une rotation culturale, l'abondance des vers varie avec la phase de rotation, mais si cette rotation inclut un pâturage, les vers sont généralement bien plus nombreux après (PONOMAREVA, 1950 ; BARLEY, 1959), même si leur diversité s'en trouve éventuellement diminuée (NOWAK, 1975). Les cultures sont d'autant plus favorables aux vers que les résidus au sol de ces cultures sont plus importants.

EHLERS (1975) a observé que les galeries de vers avaient doublé en 4 ans dans une parcelle non labourée d'un sol sur limons. Presque toutes les galeries de vers s'ouvraient en surface et permettaient une pénétration facile de l'eau jusqu'à 180 cm, profondeur à laquelle ces galeries se terminaient au contact du limon non évolué. La pénétration de l'eau pouvait atteindre plus d'un millimètre par minute (c'est-à-dire 1 litre au m² par mn), et ceci bien que le volume des galeries ne représentât que 0,2 % du volume total. Dans une parcelle labourée de ce même sol, les galeries de vers en n'atteignant pas la surface ne pouvaient contribuer à la pénétration de l'eau.

NORDSTROM et RUNDGREN (1976) pensent que la déforestation en Europe a fortement limité la distribution de *Lumbricus polyphemus* qu'on ne trouve plus aujourd'hui que par taches dans les bois de hêtres, de chênes et de charmes n'ayant subi qu'une très légère action anthropique. Ce ver devait être jadis plus largement distribué quand les forêts de feuillus couvraient l'Europe.

Influence des engrais

Les engrais agissent d'abord sur les vers en fonction de leur toxicité et de leur possible action sur le pH des sols, mais, à la longue, l'augmentation des débris végétaux consécutive aux engrais favorise indirectement les populations de vers.

Sont favorables aux vers : le calcaire, le nitrate de calcium, le nitrate de sodium, les scories basiques, le sang sec, et surtout le mélange fumier plus engrais N.P.K.Ca.

Sont nuisibles aux vers, surtout si le pH descend en dessous de 4,5 à 5 : le sulfate d'ammonium, le sulfate de potassium et le phosphate d'ammonium. L'influence des superphosphates dépend des conditions de sol et d'apport.

ZAJONC (1975) a constaté que les apports importants d'engrais azotés diminuent les populations de vers de terre. *Allolobophora chlorotica* est peu sensible aux fortes teneurs en azote, mais *A. antipai* l'est par contre fortement.

Un engrais complet enrichi en sulfate d'ammonium tend à la longue à faire baisser les populations de vers. Par contre, du superphosphate mélangé à du calcaire a été observé accroître une production de trèfles blancs et par suite favoriser les vers locaux. Les excréments du bétail sont aussi nettement bénéfiques.

Les petites espèces, comme *A. caliginosa*, *A. rosea* et *A. chlorotica*, sont plus sensibles aux divers traitements chimiques du sol que les grosses espèces, tels *L. terrestris* et *A. longa* (VAN RHEE et NATHANS, 1961).

Influence des pesticides

Les insecticides, nématicides, herbicides, fongicides et autres pesticides de synthèse tendent malheureusement à être de plus en plus employés et, qui plus est, souvent mal employés. L'étude de leur action directe et indirecte sur les biocénoses donne lieu actuellement à une multitude d'observations, d'études et de publications.

Nous avons déjà brièvement abordé le problème de la lutte chimique et de la lutte biologique à la fin du chapitre 2.

D'après EDWARDS et THOMPSON (1973), les taux d'organochlorés habituellement utilisés en agriculture, à l'exception du chlordane, de l'heptachlore et de l'endrine, n'influent pas sur le nombre de vers dans les sols. Le seul organophosphoré qui les détruit est le phorate. Certains carbamates peuvent aussi en diminuer les populations.

Le D.D.T. (Dichloro-diphényl-trichloroéthane) apparaît peu toxique pour les vers et les Enchytréides jusqu'à 4,5 g au m² (SATCHELL, 1955b, 1958). Au-dessus de ce seuil, les vers en expériences de laboratoire meurent et aux champs se réduisent fortement.

Les vers de terre sont aptes à concentrer de nombreux pesticides, dont principalement le D.D.T., aussi leur consommation peut-elle être dangereuse pour de nombreux oiseaux, quelques batraciens et quelques mammifères dont ils constituent une part importante de la nourriture. DIMOND, BELYEY et KADUNGE (1970) estiment que le passage du D.D.T. du sol aux vers de terre puis aux rouges-gorges peut se manifester pendant 30 ans après un simple épandage de 0,112 g au mètre carré sous forêt.

D'après DAVIS et FRENCH (1969), la dégradation du D.D.T. (Dichloro-diphényl-trichloroéthane) dans les vers se ferait principalement en D.D.E. (Dichloro-diphényl-éthane) non moins toxique, alors qu'il se ferait en T.D.E. (Tétrachloro-diphényl-éthane) chez les limaces. Effectivement, EDWARDS et JEFFS (1974) ont montré expérimentalement que la moitié du D.D.T. ingéré par les vers de terre était convertie en D.D.E. en 4 à 6 mois, alors que la quantité de D.D.T. transformée en D.D.E. dans le sol témoin était minime. Les vers de terre contribuent donc significativement à la dégradation initiale du D.D.T. dans les sols.

La toxicité du H.C.H. (Hexachlorocyclohexane) est d'autant plus forte dans les sols que les matières organiques y sont déficientes. Certaines formules liquides de H.C.H. sont par ailleurs plus toxiques que d'autres (GUNTART, 1947 ; GOFFART, 1949). D'après différents auteurs (GUNTART, 1947 ; PRISYAZHNYUK, 1950), les vers résisteraient à des doses de 20 g de H.C.H. gamma au m². Jusqu'à des doses de 1 à 3 g au m², et pour des sols suffisamment organiques, le H.C.H. peut même déterminer une augmentation des vers de terre et des Enchytréides en permettant une plus grande disponibilité de nourriture.

Les herbicides à doses normales ont peu d'effet sur les vers. Par contre, les fongicides à base de cuivre, couramment utilisés dans les vignes, sont toxiques pour eux, et notamment pour *L. terrestris* (DUDDINGTON, 1961).

Dans les sols stérilisés par la chaleur ou le formol, la migration des vers venant des horizons profonds ou des terrains voisins, ainsi que la survie de certains vers sous forme de cocons, aident à la repopulation de ces sols qui s'effectue habituellement en quelques années (BLANKWAARDT et VAN DER DRIFT, 1961).

L'écologie des vers et le mode d'épandage des pesticides ont aussi leur importance. Ainsi, *L. terrestris* qui vit plus en surface qu'*A. caliginosa*, et surtout se nourrit directement de litière fraîche, accumule plus de pesticide quand celui-ci est épandu sur les feuilles, alors que c'est l'inverse quand le pesticide est incorporé au sol (DAVIS, 1971).

TECHNIQUES D'ÉTUDE DES VERS DE TERRE

Capture des vers de terre et récolte des cocons

Le bêchage et le lavage du sol

Le bêchage et la capture des vers de terre à la main restent le meilleur procédé pour capturer des vers en parfait état que l'on désire ensuite élever ou utiliser pour des expériences. LAVELLE (1971a), dans les sols de Côte d'Ivoire qu'il a étudiés, a ainsi isolé des carrés de 2 mètres de côté par un fossé large de 15 cm et profond de 40 cm ; après quoi, il a prélevé le sol par tranches de 10 cm d'épaisseur et effectué sur celui-ci un double tri manuel, les vers récoltés étant immédiatement placés dans de l'eau.

Pour les faibles prélèvements de sol et les vers de petite taille, les échantillons de terre peuvent être lavés sur un tamis à maille de 2mm, emboîté sur un autre tamis à maille de 0,5 mm (RAW, 1960). On récolte les vers arrêtés par le tamis 2 mm en transférant les débris de ce tamis dans un cristalliseur d'eau renfermant des traces de formol pour rendre les vers plus actifs et donc plus visibles. Le refus du tamis 0,5 mm est de son côté repris par une solution de bromure de densité 1,35 ou de sulfate de magnésium de densité 1,20 pour séparation densimétrique des vers.

Pour les prélèvements de sols plus importants, BOUCHÉ (1972) a mis au point une machine de lavage-tamassage susceptible de traiter simultanément 4 échantillons de 20 dm³ préalablement soumis à un prétraitement chimique. Ce prétraitement consiste en un trempage des échantillons, pendant 2 jours, dans une solution d'hexamétaphosphate de sodium à 2 % pour la dispersion des colloïdes et de formol à 10 % pour la fixation du matériel biologique.

Méthodes chimiques d'extraction

Le sol étant si possible humide, et même voisin de sa capacité de rétention d'eau, on l'arrose avec une solution de permanganate de potassium ou de formol. Ces solutions pénètrent par les galeries et incitent les vers à sortir. Pour un carré de 80 cm de côté, on utilise 8 g de permanganate ou de préférence 30 ml de formol du commerce (à 40 % d'aldéhyde formique) dans 5 litres d'eau. 20 minutes après le premier arrosage, il est bon d'en faire un second avec à nouveau 5 litres de solution.

DASH et PATRA (1972) ont utilisé un mélange de permanganate (environ 8 g pour 5 litres) et de formol à 4 % pour l'extraction de *Megascolecidae* et d'*Ocnodrilidae* dans des sols agricoles aux Indes. 50 à 70 % des adultes étaient extraits mais seulement 13 à 20 % des formes jeunes.

RAW (1960) estimait qu'avec le formol, il extrayait pratiquement tous les *Lumbricus terrestris*, 60 % des *Allolobophora chlorotica* et seulement 20 à 32 % des *Eisenia rosea* ; les résultats d'extraction

étaient plus faibles avec le permanganate de potassium, surtout dans les sols organiques qui le détruisent. Certains vers, tel *Allolobophora icterica* sont aussi moins sensibles au permanganate qu'au formol (SAUSSEY, 1956).

D'une manière générale, les petites espèces, telles *Eisenia rosea* sont sous-estimées car elles possèdent de petites galeries qui ne sont que lentement atteintes par les solutions. BOUCHÉ (1969) estime que les solutions formolées extraient 40 % des vers anéciques, donc à galeries verticales (et même 70 à 80 % des *L. herculeus*), 80 à 100 % des vers straminicoles et seulement 30 % des vers saprorhizophages, car ces derniers vers très lucifuges ont peu de galeries communiquant avec la surface. Comparant les divers procédés d'extraction, BOUCHÉ en est arrivé à adopter une méthode dite «physioécologique» dans laquelle l'extraction des vers par le formol est suivie de prélèvements de sol ensuite soumis, comme nous l'avons vu plus haut, à des lavages-tamisages dans une machine spécialement construite à cet effet.

LAVELLE (1971a) a constaté l'échec de la méthode d'extraction au formol dans des sols de savane de Côte d'Ivoire ; échec dû, d'après cet auteur, à ce que les vers présents (*Acanthodrilidae* et *Eudrilidae*) ne font pas de réseau de galeries bien défini.

NORDSTROM et RUNDREN (1972), comparant l'extraction manuelle avec celle au formol ou au permanganate, ont trouvé que la méthode à la main était préférable pour *Allolobophora spp.*, mais pas meilleure que celle au formol pour *L. terrestris*, tout au moins pendant les périodes d'activité de ce ver. *Dendrobaena spp.* et *L. rubellus* sont aussi bien extraits par chacune des trois méthodes.

L'efficacité de la méthode d'extraction au formol apparaît donc très aléatoire et dépend, entre autres facteurs, de l'état d'activité des vers, d'où parfois l'utilisation de cette méthode pour juger dans un même sol non pas de la densité des vers mais du degré de leur activité. NORDSTROM (1975) définit en effet l'activité des vers comme «le nombre d'individus obtenus par le formol, et exprimé en pourcentage de la population». Cet auteur a ainsi montré que dans le sud de la Suède toutes les espèces de vers sont plus ou moins inactives l'hiver et qu'une activité réduite se manifeste généralement l'été chez *Dendrobaena* et *Lumbricus*. Des différences d'activité furent aussi constatées entre les stades juvéniles et adultes.

Les vers extraits par le permanganate, même s'ils sont aussitôt lavés, meurent plus ou moins rapidement. Par contre, les vers extraits par le formol, s'ils sont immédiatement lavés, peuvent survivre à leur extraction.

Les essais que nous avons pu faire pour extraire les vers par des solutions sucrées ou faiblement acides (sulfate acide de potassium par exemple) ne nous ont rien donné de valable. L'addition de détergent n'accroît pas non plus l'efficacité des méthodes chimiques d'extraction.

Méthode électrique d'extraction

Cette méthode d'extraction des vers de terre est basée sur le fait que ceux-ci sont très sensibles au courant électrique et, dans les sols, le fuient en remontant en surface. Le voltage importe peu, mais une intensité d'au moins 0,5 ampère est nécessaire et, à intensité égale, une basse fréquence est plus efficace.

SACHELL (1955c) a décrit une installation prenant son courant sur le secteur alternatif. Ce courant est transformé en un courant de 3 ampères sous 320 volts et aboutit à une électrode de cuivre munie d'un système de réfrigération. L'autre borne du transformateur est reliée à la terre. L'échantillonnage des vers est standardisé avec 7 cercles métalliques, disposés concentriquement autour de l'électrode de cuivre et espacés les uns des autres de 7,5 cm. Les vers récoltés dans les 7 bandes sont placés dans 7 récipients distincts. SACHELL estime que cette installation fonctionnant pendant 40 minutes donne une représentation plus fidèle de la population de vers que ne le fait le permanganate, mais le nombre de vers récoltés serait parfois plus faible. Par mesure de sécurité, il est bon de ne jamais aller toucher au système de réfrigération de l'électrode ou d'aller ramasser les vers sans avoir au préalable coupé le courant.

Peut-être moins précise quant à l'extraction, mais, par contre très pratique, l'installation mobile de DOEKSEN (1950) a été utilisée avec satisfaction à l'Institut de Wageningen (Hollande).

Monté sur chariot, un moteur à essence de 5 à 6 CV anime un générateur électrique de 4 Kva fournissant du triphasé sous 380 volts. Chaque phase est reliée à une électrode et les trois électrodes sont plantées dans le sol humide en un triangle couvrant environ 1 mètre carré. Une quatrième électrode pour la sécurité est reliée au neutre et plantée à distance. Toutes les électrodes sont constituées par des tiges d'acier de 75 cm de long et 8 à 10 mm de diamètre avec manchon isolant au sommet. Des chaussures et des pinces isolantes sont recommandées sur sol mouillé.

Plus récemment, JEANSON (1971) a construit un appareil d'extraction tenant dans une valise, mais qui n'a malheureusement pas été commercialisé.

Récolte des cocons

Les cocons des vers de terre sont facilement obtenus par un lessivage des échantillons de sol sur des tamis de 1 à 2 mm à l'aide d'un jet d'eau. Les cocons sont directement récoltés sur le tamis, ou séparés par flottation en immergeant le tamis dans une solution de sulfate de magnésium de densité 1,2 (EDWARDS et LOFTY, 1972).

Élevage, expérimentation et mesure des biomasses

L'élevage des vers de terre peut se faire dans des pots en terre recouverts d'une gaze nylon maintenue par un bracelet de caoutchouc. L'orifice inférieur des pots est fermé par une plaquette d'aluminium perforée, collée à la paraffine. Un terreau approprié remplit les pots, dans lesquels on dispose aussi une litière végétale ou un fumier apprécié des vers. DOEKSEN, COUPERUS et VAN WINGERDEN (1968) ont montré l'importance d'une bonne aération de ces milieux d'élevage.

Les différents pots ont avantage à être disposés dans un bac en forme de gouttière que l'on remplit d'eau pour humidifier les pots par capillarité ; on laisse, par exemple, les pots s'humidifier par capillarité pendant 24 heures, on les laisse ensuite se drainer pendant 3 jours, puis on remet de l'eau dans le bac-gouttière pour de nouveau 24 heures.

Pour éviter que la mort d'un animal n'entraîne, à cause de la putréfaction, celle des autres vers élevés dans le même récipient, BOUCHÉ (1972) a mis au point un dispositif d'élevage à ventilation qui maintient les animaux dans des conditions de température, d'aération et d'humidité aussi naturelles que possible.

Pour l'expérimentation, JEANSON (1971) a utilisé des cylindres de verre d'environ 10 cm de diamètre et 30 cm de hauteur ; le bas de ces cylindres est fermé par une gaze en nylon, solidement maintenue par un bracelet de caoutchouc. Le haut de ces cylindres est simplement fermé par une assiette retournée qui maintient l'humidité tout en laissant passer un peu d'air. Les cylindres de verre peuvent être tenus dans de grandes pinces de laboratoire, placés sur des cales ou disposés sur des entonnoirs.

Aux élevages en pots ou en cylindres de verre, les chercheurs hollandais ont préféré les élevages dans des cages plates identiques à celle de la Figure 33. Ces cages sont constituées de deux feuilles de plexiglass ou de deux plaques de verre, séparées d'environ 1,5 cm et qui coulissent dans les rainures d'un cadre ou sont maintenues sur celui-ci par des bracelets de caoutchouc ou un système de crochets. Une toile métallique fine recouvre la face supérieure de la cage et en permet l'aération.

Il est bon de disposer de cages de plusieurs dimensions appropriées aux différentes espèces de vers, par exemple des cages 30 x 22 cm pour *A. chlorotica* et *A. rosea*, et des cages hautes de 90 cm pour *L. terrestris*.

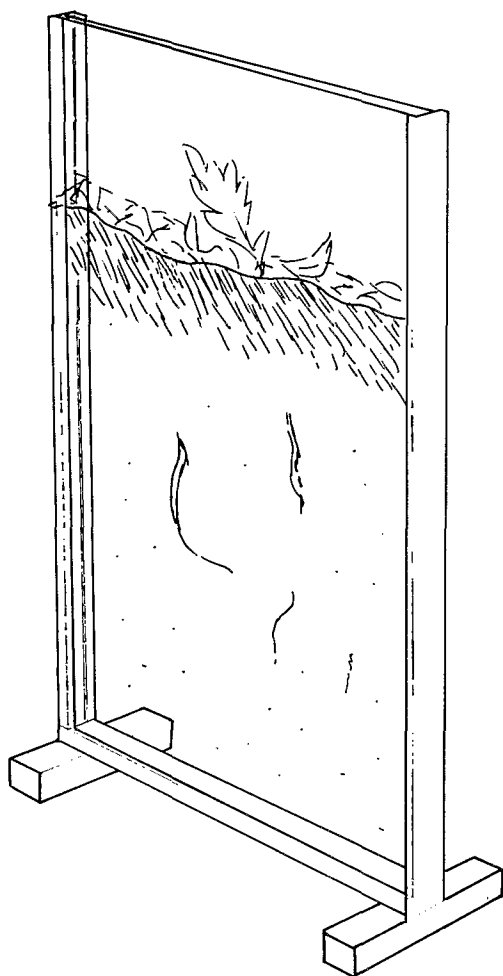


Fig. 33 — Cage pour étudier l'action des vers.

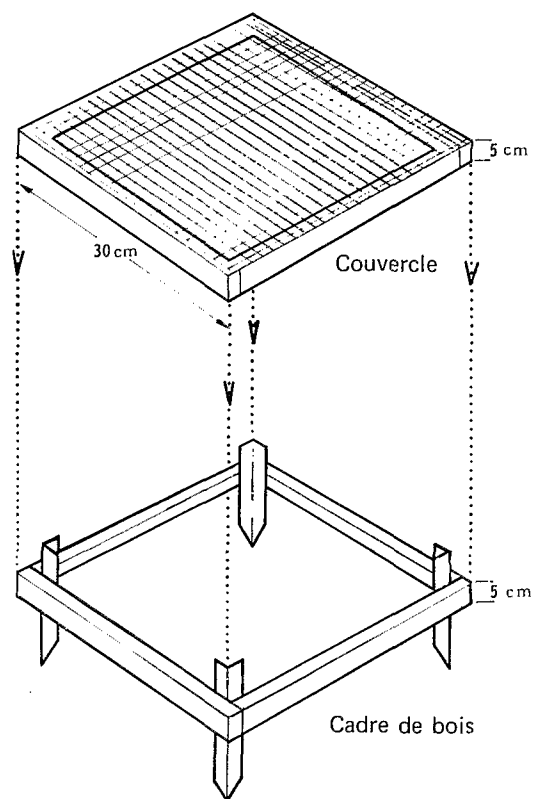


Fig. 34 — Cage pour étudier la disparition des litières (d'après EDWARDS et LOFTY, 1972).

Ces cages plates sont très pratiques et permettent d'acquérir rapidement de précieuses indications sur les préférences des vers, tant en ce qui concerne les diverses caractéristiques de leur milieu qu'en ce qui concerne leurs préférences alimentaires. Elles permettent aussi de monter aisément des expériences très simples pour juger de l'action des vers sur les processus d'enfouissage des litières ou le mélange des horizons. De plus, ces cages peuvent, pour l'expérimentation, être placées directement au champ.

D'après GRAFF (1953), la température optima pour le développement des vers serait de 25°C pour *Eisenia foetida*, 18 à 20°C pour *Dendrobaena rubida* et *D. attemsi*, 15 à 18°C pour *Lumbricus rubellus*, 15°C pour *L. cyaneum* et *Allolobophora chlorotica*, 12°C pour *A. caliginosa* et *A. rosea*.

Pour étudier sur le terrain la disparition des litières et leur enfouissement par les vers, il est commode d'utiliser des cages identiques à celle décrite par EDWARDS et LOFTY (1972) (cf. Figure 34).

Par ailleurs, nous avons vu en étudiant l'action de la faune dans la dégradation des litières (cf. chapitre 2) que, d'une part, il est possible, en disposant les litières dans des filets nylon à petite maille, d'empêcher l'action des vers et de limiter la dégradation des litières à la seule action des petits

animaux et de la microflore, et que, d'autre part, en utilisant le naphthalène, on peut limiter en grande partie cette dégradation des litières à la seule action des bactéries et des champignons, dont l'activité se trouve alors généralement accrue (WILLIAMS et WIEGERT, 1971).

Concernant la mesure des biomasses de vers et afin d'éviter l'erreur introduite par les éléments denses et abiotiques des tubes digestifs, BOUCHÉ (1966a) a proposé de substituer aux mesures pondérales des mesures volumétriques, par immersion des échantillons et mesure précise des différences de niveau. Ce même auteur a aussi suggéré la possibilité de vider les tubes digestifs des vers par un lavage sous pression à l'aide d'un cathéter (BOUCHÉ, 1966b).

Conservation des vers de terre

Les vers de terre peuvent être tués aux vapeurs d'éther dans un bocal hermétique, un coton largement imbibé d'éther étant disposé dans une capsule assez haute pour que les vers ne puissent pas y pénétrer. Il ne faut surtout pas utiliser le chloroforme auquel les vers réagissent très violemment en se déformant fortement avant de mourir.

SAUSSEY (1966) et BOUCHÉ (1972) conseillent de tuer les vers dans une solution aqueuse à environ 2 % de chloréthane (= acétone chloroforme). EDWARDS et LOFTY (1972) préfèrent tuer les vers dans une solution de formol à 5 % ou dans de l'eau tiède à 50°C. KRETZSCHMAR (1978) les tue, par contre, dans de l'eau bouillante, obtenant ainsi une mort instantanée des vers en pleine détente.

Pour la conservation des vers morts, BOUCHÉ (1972) conseille de les fixer 24 à 48 heures dans une solution aqueuse de formol à 4 % avant de les conserver ensuite dans de l'alcool éthylique à 70°. KRETZSCHMAR (1978), inversement, préfère d'abord plonger les vers morts deux semaines dans de l'alcool éthylique à 70° et les conserver ensuite dans une solution aqueuse de formol à 4 %, ce qui empêcherait à la fois leur déformation et leur trop grand durcissement ou ramollissement.

II — LES ENCHYTRÉIDES

MORPHOLOGIE

Les Enchytréides (parfois encore écrits Enchytraeides) sont de petits vers annelés de 2,5 à 35 mm (*Fridericia gigantea* atteint exceptionnellement 45 mm). Ils sont habituellement de couleur blanche et beaucoup plus rarement transparents, de couleur rouge ou de couleur foncée.

Sur chaque segment, les soies des Enchytréides sont généralement disposées en 4 faisceaux composés chacun de plus de 2 soies. Les Enchytréides à 2 ou 6 faisceaux par segment et 1 à 2 soies par faisceau sont relativement peu nombreux.

Le prostomium des Enchytréides est généralement arrondi, rarement allongé.

Les testicules des Enchytréides se situent dans le 11e segment et les orifices mâles s'ouvrent sur le 12e segment. Les ovaires se localisent dans le 12e segment et les pores femelles, normalement invisibles, s'ouvrent dans le sillon intersegmentaire 12/13. Le clitellum se situe au niveau des segments génitaux 11 à 13. Les spermathèques débouchent dans le sillon intersegmentaire 4/5.

Les Enchytréides possèdent un tube digestif sans gésier, mais pourvu d'un certain nombre de glandes et de diverticules de nature variée.

Les néphridies sont massives.

Le système circulatoire est simplifié par rapport aux Oligochètes terricoles et le sang y est souvent incolore.

SYSTEMATIQUE

Les systématiques des Enchytréides font malheureusement appel à de nombreux caractères d'anatomie interne et s'avèrent par suite difficilement utilisables pour le Pédobiologiste qui devra souvent avoir recours à un spécialiste pour ses déterminations, d'autant plus que les Enchytréides présentent une forte variabilité intra-spécifique qui en rend la taxonomie encore plus délicate.

Rares sont d'ailleurs les ouvrages donnant une systématique simple des Enchytréides. CERNOSVITOV (1937), dans sa révision critique des Enchytréides reconnaît 6 sous-familles, 20 genres et 372 espèces, dont 69 ont été jugées ultérieurement douteuses par NIELSEN et CHRISTENSEN (1959) qui, à leur tour, ont revu ce groupe de vers et en ont donné une taxonomie détaillée pour les espèces européennes avec la liste des autres espèces admises.

BIOLOGIE

Cycle des activités

Comme les vers de terre lombriciens, les Enchytréides sont nombreux dans les sols chauds et humides, c'est-à-dire surtout au printemps, en début d'été et en automne. La sécheresse de l'été détermine chez ces vers une très forte mortalité qui peut atteindre 60 à 99 % de leurs populations d'automne, mais qui ne paraît pas avoir d'influence sur les populations de l'année suivante.

DOZSA-FARKAS (1973) a observé en Hongrie que, sous chênaie, la plupart des Enchytréides demeurent dans la litière et les horizons supérieurs du sol en hiver, mais s'enfoncent en profondeur dès mars ou avril pour y demeurer jusqu'en novembre.

Dans les régions tempérées, on a, en hiver, une majorité de formes adultes dont les cocons éclosent au printemps avec l'élévation de température (O'CONNOR, 1958). Pour certaines espèces, se manifeste aussi une augmentation automnale des formes juvéniles correspondant à l'éclosion des cocons du début de l'été. DOZSA-FARKAS (1973) a ainsi observé un quadruplement des Enchytréides dans un sol sous chênaie entre l'été et l'automne. Dans les régions tropicales, l'éclosion des cocons s'effectue à la saison des pluies.

Reproduction

Selon les espèces, existe une reproduction sexuée normale avec accouplement, cas vraisemblablement le plus général, ou une reproduction uniparentale avec autofécondation ou parthénogenèse. Les cocons

produits sont le plus souvent enrobés de mucus et recouverts de grains de sable ou de petits débris végétaux (CHRISTENSEN, 1956). BELL (1959) a aussi montré qu'un Enchytréide américain (*Enchytraeus fragmentosus*) se multipliait uniquement par fragmentation, chaque fragment régénérant un ver normal en approximativement 10 jours. Ce ver ne possède pas d'organes sexuels, mais renferme dans sa cavité centrale des cellules indifférenciées et «formatives».

Nutrition

Dans les litières, les Enchytréides se nourrissent de parcelles végétales déjà plus ou moins dégradées et fortement colonisées par la microflore. Certaines feuilles de la litière sont ainsi vidées intérieurement par les Enchytréides qui se nourrissent de leur parenchyme altéré tout en respectant les épidermes et les nervures ; de nombreuses feuilles que l'on croit avoir été attaquées par des cellulolytiques n'ont été transformées en dentelle que par la seule action des Enchytréides.

Les excréments des Enchytréides sont dispersés ou au contraire rassemblés en un tube cachant plus ou moins l'animal.

Dans l'horizon humique, les Enchytréides reprennent les déjections des Microarthropodes et les convertissent en boulettes fécales qui, dans les sols acides à décomposition organique lente, évoluent en masse d'humus brut (ZACHARIAE, 1964). Ils ingèrent aussi de la terre humide et peuvent percer et diviser les excréments compacts des gros vers.

Certains Enchytréides seraient prédateurs, notamment de Nématodes. JEGEN (1920) en cite qui, par une sécrétion, tuent des Nématodes parasites de plantes et se nourrissent ensuite de leurs corps en décomposition. Divers animaux morts peuvent servir de nourriture aux Enchytréides mais, inversement, il est des Enchytréides qui servent de proie aux Nématodes (YEATES, 1968).

Les Enchytréides peuvent aussi être prédateurs de plantes, KURIR (1965) a ainsi signalé que des explosions massives de *Fridericia galba*, issus de tas de compost, se sont avérées dans une pépinière de Carinthie une importante peste, aussi bien pour les jeunes graines germées que pour les sapins de 3 ans.

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les Enchytréides sont gênés par un manque d'humidité, et une sécheresse de quelques semaines amenant le milieu à pF 4 suffit à tuer les Enchytréides et leurs cocons (NIELSEN, 1955b) ; mais, si l'humidité demeure suffisante, les fluctuations saisonnières des populations d'Enchytréides tendent à suivre la température (MOLLER, 1969 ; ABRAHAMSEN, 1971). DASH et CRAGG (1972) ont ainsi trouvé une bonne corrélation entre, d'une part, la densité des Enchytréides et, d'autre part, soit l'humidité dans des sols sous boisement de trembles, soit la température dans des sols marécageux.

Les Enchytréides ne peuvent vivre dans un substratum trop graveleux, trop sableux ou, au contraire, manquant par trop de porosité et donc d'aération.

L'optimum écologique des Enchytréides varie avec les espèces, mais, d'une manière générale, il correspond à un milieu humide, aéré et riche en débris végétaux assez dégradés. Les Enchytréides paraissent, plus encore que les autres vers de terre, susceptibles de fréquenter des biotopes variés (TETRY, 1939). Ils présentent une large distribution, bien qu'il n'y en ait que rarement plus de 6 à 7 espèces présentes à la fois dans les différents sols (MOSZNSKI, 1930).

LES ENCHYTRÉIDES DANS LE SOL

Densité et métabolisme des Enchytréides dans les sols

Les Enchytréides présentent dans les sols de grandes variations saisonnières et offrent presque toujours une distribution en agrégats. NIELSEN (1955a), en se basant sur l'écart-type des populations, a dressé des cartes de répartition d'Enchytréides qui en montrent bien la distribution normalement très hétérogène.

La distribution verticale des Enchytréides dépend aussi des espèces. Ainsi, SPRINGETT (1963), étudiant en Angleterre la distribution de trois espèces communes d'Enchytréides, a observé pour chacune d'elles une tendance à se localiser dans un horizon particulier : *Cognettia sphagnetorum* dominait principalement en surface, *Marionina simillima* entre 1,5 et 3 cm et *Acheta eiseni* vers 4,5 à 6 cm.

La densité des populations dans les sols est toujours difficile à prévoir ; elle est notamment très affectée par l'humidité, la température et la teneur et la qualité des débris végétaux dont les Enchytréides se nourrissent.

Dans les terres sablonneuses, les Enchytréides sont peu nombreux, si la nourriture et l'humidité n'y sont pas satisfaisantes. Dans les terres argileuses, les Enchytréides sont rares si ces terres se craquent en séchant ; une végétation herbacée les rend toutefois plus favorables.

MOSZNSKI (1930) a trouvé 2 000 à 10 000 Enchytréides au m² dans des champs cultivés, 20 000 Enchytréides dans un pré à pH acide, 20 000 à 30 000 Enchytréides au m² dans un sol sous gazon permanent et 30 000 à 50 000 Enchytréides dans un pré tourbeux.

Sous forêts de feuillus, la densité des Enchytréides varie essentiellement en fonction de la qualité des débris végétaux, de leur degré d'évolution et de l'humidité du milieu. BRETSCHER (1904) donne un exemple de sol sous forêt tempérée renfermant 150 000 Enchytréides au m². DASH et CRAGG (1972), dans des sols sous boisement de trembles au Canada, trouvent des maxima de 21 000 Enchytréides au m² au printemps et en automne et des minima de 1 900 Enchytréides au m² en été et en hiver.

NIELSEN (1955a) estime que dans les mull en automne, peuvent exister de 1 000 à 100 000 Enchytréides au m², soit des biomasses de 1 à 10 g, sans les contenus digestifs. Par contre, dans les sols d'humus brut, les sols de bruyères et les sols sous conifères (pins, épicéas ou mélèzes) ce même auteur estime que les Enchytréides sont bien plus nombreux et peuvent atteindre 200 000 et plus au m², soit des biomasses de 5 à 25 g.

En certains points d'un sol acide sous lande à *Juncus squarrosus*, PEACHEY (1963), en Angleterre, a trouvé des agrégations maxima de 300 000 Enchytréides au m² correspondant à des biomasses de 50 g. Les Enchytréides y demeuraient en surface dans les deux premiers centimètres, seuls la sécheresse ou le froid les incitant à s'enfoncer plus en profondeur.

On a ici une différence importante avec les vers de terre Lombricides qui, nombreux dans les sols à mull, sont, à quelques exceptions près, rares dans les sols à humus brut ou même absents de ceux-ci. Différence aussi avec les Nématodes libres qui préfèrent les sols à mull, mais, par contre, analogie avec les Oribates (Acariens phytosaprophages) qui, eux aussi, offrent leurs plus fortes densités dans les sols à horizon organique de type mor.

Les Enchytréides font défaut dans les sols marécageux, si ces sols ne sont pas assez aérés et présentent des phénomènes de réduction ; les sols de marais peuvent aussi parfois être trop mous et trop mobiles pour les Enchytréides. DASH et CRAGG (1972) ont cependant trouvé dans des sols marécageux du Canada des maxima de 10 000 Enchytréides au m² à la fin de l'été et au début de l'automne, et des minima de 500 Enchytréides au m² en hiver.

Dans les milieux saumâtres des sols de bord de mer, MOSZNSKI (1930) signale une faune d'Enchytréides parfois quantitativement riche, mais toujours très peu diversifiée.

Enfin, sous les écorces et dans le bois pourri, les Enchytréides ont parfois été trouvés en grand nombre, jusqu'à 12 Enchytréides au cm^2 .

MOSZNSKI (1930) avait calculé le volume d'Enchytréides conservés dans l'alcool (et donc légèrement rétractés) d'après leur diamètre et leur longueur. ABRAHAMSEN (1973a) a repris la question en étudiant simultanément le volume, la surface corporelle, la densité et le poids de ces vers, sur une collection de 417 Enchytréides appartenant à 22 espèces différentes.

ABRAHAMSEN (1973b), comparant en Norvège la biomasse et la surface corporelle de populations d'Enchytréides et de Lombricides dans des sols sous conifères, a trouvé, d'une part, pour les Enchytréides, dans des sols podzoliques, une biomasse moyenne de $8,9 \text{ g/m}^2$ correspondant à une surface corporelle globale de $15,7 \text{ dm}^2$ et, d'autre part, pour les Lombricides, dans des sols bruns et des sols podzoliques, une biomasse moyenne de $50,8 \text{ g/m}^2$ correspondant à une surface corporelle globale de $7,1 \text{ dm}^2$. En dépit de la biomasse considérablement plus élevée des vers de terre Lombricides, la surface corporelle globale apparaît plus élevée dans les populations d'Enchytréides, ce qui laisse à penser que le métabolisme des Enchytréides pourrait être plus important que celui des autres vers.

MOSZNSKI (1930) estime que quand le rapport du volume des Enchytréides sur le volume du sol habité est de $1/250$, les Enchytréides présentent une concentration anormalement élevée due à une raison particulière ; quand ce rapport est de $1/1\ 000$, les Enchytréides sont abondants, le milieu présentant des conditions optima pour ces vers ; quand ce rapport est de $1/3\ 000$, les Enchytréides sont nombreux ; quand ce rapport est compris entre $1/10\ 000$ et $1/20\ 000$, les Enchytréides sont encore assez nombreux, mais quand ce rapport avoisine $1/200\ 000$, les Enchytréides sont mal représentés.

Pour ce qui est de la respiration des Enchytréides, O'CONNOR (1962), étudiant un sol sous forêt de conifères dans le nord du Pays de Galles, a trouvé une population d'environ 130 000 Enchytréides au m^2 représentant une biomasse de 11 g et une consommation d'oxygène d'environ 4,5 mg par heure. Cette consommation d'oxygène varie grandement avec les saisons (et donc l'humidité et la température), mais dans l'année elle ne doit pas en fait dépasser 5 à 13 litres d'oxygène par mètre carré. Ces résultats concordent à peu près avec ceux trouvés par NIELSEN (1961) au Danemark qui, pour 11 g d'Enchytréides, estime la consommation d'oxygène à 5,1 mg par heure, compte tenu que les variations climatiques étant plus marquées au Danemark qu'en Angleterre, les variations de population des Enchytréides y sont aussi plus importantes.

Action des Enchytréides dans les sols

Tout au moins dans les régions tempérées, les Enchytréides participent avec les vers de terre Lombricides, mais à un degré infiniment moindre, à l'édification de l'humus de type mull ou humus doux ; ils y déterminent une structure microspongieuse, analogue en plus petit à la structure spongieuse ou grumeleuse déterminée par les gros vers de terre dont ils fragmentent éventuellement les excréta (KUBIENA, 1955). Là où les vers sont rares, tout le matériel fin inclus entre les grains de sable est souvent travaillé par les Enchytréides.

Les Enchytréides contribueraient donc dans les sols qui leur sont favorables au développement d'une structure fine ; toutefois, ZACHARIAE (1964), qui les a largement étudiés, estime que dans les sols de forêt ces vers ne contribuent pratiquement pas à fragmenter la litière et à la mélanger au sol. Leur action sur la microflore serait par ailleurs négligeable. Présents en abondance dans les sols d'humus brut, les Enchytréides n'y auraient cependant qu'une action très faible sur la structure et la porosité. Nos diverses observations et expériences nous incitent à penser que ZACHARIAE doit quand même sous-estimer l'action de ces vers qui reste encore actuellement à préciser et à étudier plus en détail.

Quant à leur influence sur l'orientation des processus d'humification, elle apparaît étroitement liée à l'ensemble des facteurs abiotiques et biotiques du milieu et notamment, pour ces derniers, à l'action des Microarthropodes dont ils reprennent couramment les déjections.

TECHNIQUE D'ÉTUDE DES ENCHYTRÉIDES

Récolte

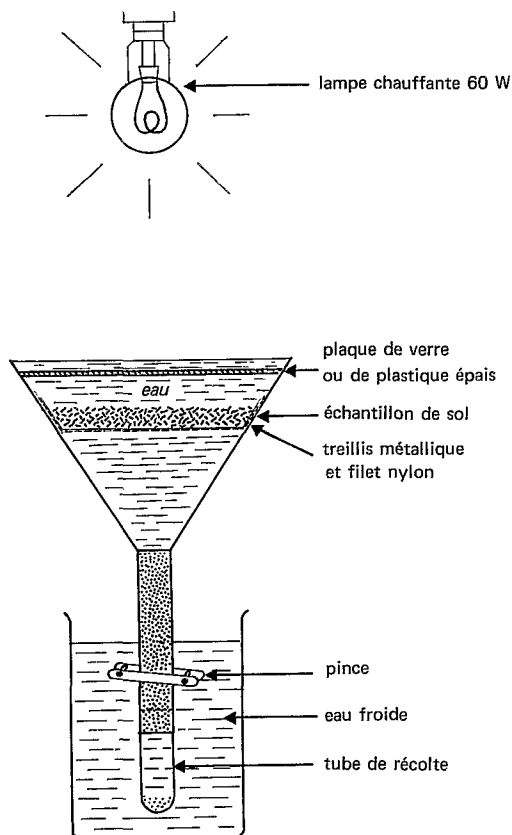
Méthode à l'alcool

Cette méthode consiste à émettre de petites quantités de terre dans de l'eau additionnée de 5 % d'alcool ; il est pratique de réaliser cet émiettement dans des boîtes de Pétri. Sous l'effet de l'alcool, les Enchytréides montent en surface où ils s'y meuvent violemment ; il ne reste plus qu'à les compter en les récoltant.

Cette méthode est relativement longue et ne permet d'extraire les Enchytréides que de petites quantités de terre. On y préfère la méthode de l'entonnoir à eau, dont nous avons pu juger de la bonne efficacité (BACHELIER, 1973).

Méthode de l'entonnoir à eau

Un tel entonnoir est représenté sur la Figure 35.



Sous l'action de la lampe chauffante, généralement à filament de carbone, l'eau de l'entonnoir s'échauffe dans sa partie supérieure, des fermentations tendent à s'y développer, l'eau y devient moins aérée ; les Enchytréides de l'échantillon de sol s'enfoncent alors vers des eaux plus fraîches et plus aérées, et finissent par tomber dans le tube de récolte.

La lampe chauffante surmontant l'entonnoir doit être réglée en hauteur pour que sous la plaque de verre la température de l'eau ne dépasse pas 30°C. Inversement, le tube de récolte a avantage à être plongé dans un bécher d'eau froide renouvelée de temps en temps.

L'extraction doit durer 48 heures.

Fig. 35 — Schéma d'un entonnoir à eau pour l'extraction des Enchytréides.

La technique suivante peut être préconisée :

- prélever un échantillon de sol aussi homogène que possible dont on connaît l'humidité ;
- l'émietter délicatement à la main tout en l'homogénéisant ;
- en disposer environ 500 g dans un filet nylon à maille de 1 mm reposant sur un treillis métallique de forme et de dimensions appropriées ;
- déposer délicatement ce treillis dans un entonnoir plein d'eau, et donc muni à sa base d'un tube de récolte ;
- recouvrir la surface de l'eau d'un disque de verre ou de plastique épais en évitant d'emprisonner des bulles d'air ; il y aura avantage à ce qu'un mince filet d'eau recouvre ce disque ;
- régler la hauteur de la lampe chauffante pour que la température de l'eau sous la plaque ne dépasse pas 30 °C ;
- maintenir les tubes de récolte dans un béccher d'eau froide ;
- après 48 heures, retirer le béccher d'eau froide, pincer le morceau de chambre à air servant de raccord et enlever le tube de récolte au fond duquel les Enchytréides reposent à la surface de la terre tombée ;
- vider prudemment la moitié de l'eau du tube de récolte le long d'une baguette de verre, puis entraîner les Enchytréides et le culot de terre dans une petite boîte de Pétri d'environ 7 cm de diamètre, en s'aidant éventuellement d'un jet de pissette. Les Enchytréides remontent d'eux-mêmes à la surface de la terre ;

Pour les échantillons trop argileux donnant des eaux qui se clarifient mal, on peut laver le contenu du tube de récolte sur un tamis de 40 microns avant de le récupérer dans la boîte de Pétri. On peut aussi essayer d'entraîner seulement les Enchytréides dans une boîte de Pétri, puis le culot de terre dans une autre boîte de Pétri ;

- compter les Enchytréides sous loupe binoculaire en les divisant si possible en 4 catégories : supérieurs à 10 mm, de 5 à 10 mm, de 2 à 5 mm et inférieurs à 2 mm. Une aiguille montée à pointe graduée est fort utile pour cela.

Il est aisé de pêcher à l'œil nu, avec cette aiguille montée dont la pointe aura été légèrement recourbée, les Enchytréides de taille supérieure à 10 mm, ainsi que ceux de 5 à 10 mm. Les Enchytréides de 2 à 5 mm, ainsi que ceux de taille inférieure à 2 mm, sont comptés ensuite sous loupe binoculaire en balayant verticalement le champ de la boîte de Pétri, et en faisant passer à chaque fois, avec une aiguille montée et à droite de la bande balayée, les Enchytréides comptés.

Rappelons enfin, pour finir, que les Enchytréides offrent dans le sol une répartition en agrégats, ce qui nécessite non seulement l'homogénéisation à la main de l'échantillon prélevé, mais oblige aussi à répéter les extractions sur des échantillons de sols voisins.

Méthode d'extraction totale de la faune par voie humide

Cette méthode, qui sera étudiée avec les Microarthropodes, n'est pas à conseiller pour les Enchytréides. Elle nécessite en effet une séparation des animaux par densité, et cette densité ne peut guère être supérieure à 1,35 ; or, les Enchytréides, comme les autres vers du sol, ingèrent normalement de la terre et se trouvent par suite avoir une densité souvent supérieure à 1,35.

Préparation des Enchytréides

On peut tuer les Enchytréides, comme les Nématodes, par échauffement prudent de l'eau qui les contient ou, comme les vers Lombricides, par asphyxie. Il est bon que les Enchytréides aient séjourné au préalable au moins 24 heures dans l'eau pour que leur tube digestif ait eu le temps de se vider.

Pour la fixation des Enchytréides, TETRY (1939) conseille le mélange de Zenker (1) ou le formol Flemming modifié (2).

(1) Mélange de Zenker : cf. Fixation des Protozoaires (chap. 4).

(2) Formol-Flemming modifié, où le formol remplace l'acide osmique :

acide chromique à 1 %	15 vol.
acide formique à 2 %	4 vol.
acide acétique crist.	1 vol.

Personnellement, nous avons réalisé quelques bons montages d'Enchytréides en les fixant au Bouin (3), en les surcolorant au bleu lactophénol (4) et en les montant dans la gomme au chloral de Faure (5) après éclaircissement au Marc-André (6).

Élevage et expérimentation

On peut élever facilement les Enchytréides dans des boîtes de Pétri à fond de plâtre, couramment employées aussi pour l'élevage des Microarthropodes (Collembolles et Acariens).

On réalise ces boîtes en y coulant simplement du plâtre et en plantant dans ce dernier, avant sa prise, un anneau de verre que l'on évide ensuite soigneusement. Par cet anneau, on peut humidifier le milieu sans que pour autant celui-ci soit submergé.

Il est, de plus, possible de disposer sur le plâtre les milieux les plus variés, tels par exemple un milieu gélosé à base de terre ou des débris végétaux.

(3) Milieu de Bouin : cf. Fixation des Protozoaires (chap. 4) ;

(4) Bleu lactophénol : 0,5 % de bleu coton dans du lactophénol : cf. Préparation des Nématodes (chap. 5) ;

(5) Gomme au chloral de Faure : cf. Préparation des Microarthropodes (chap. 10) ;

(6) Liquide de Marc-André : cf. Préparation des Microarthropodes (chap. 10).

Chapitre 7

RAPPEL DE SYSTÉMATIQUES

SYSTÉMATIQUE DE L'EMBRANCHEMENT DES ARTHROPODES

SYSTÉMATIQUE DE LA CLASSE DES ARACHNIDES

SYSTÉMATIQUE DE LA CLASSE DES INSECTES

(Sont encadrés les groupes qui font l'objet des chapitres suivants)

RAPPEL DE SYSTÉMATIQUES

SYSTÉMATIQUE DE L'EMBRANCHEMENT DES ARTHROPODES

Corps segmenté avec squelette externe formé de plaques rigides articulées, ce qui entraîne comme conséquences l'existence des membranes articulaires, la spécialisation des muscles et les mues.

Appareil circulatoire inférieur à celui des annélides : cœur dorsal avec quelques artères, ensemble de lacunes sans capillaires ni veines.

Yeux simples, ocelles, yeux composés ou yeux à facettes.

Appendices provenant tous de la modification d'un appendice primitif en forme de fourche (manche : protopodite, côté externe : exopodite, côté interne : endopodite).

SOUS-EMBRANCHEMENT DES CHÉLICÉRATES

Pas d'antennes ; des chélicères en forme de griffes ou de pinces.

Classe des Mérostomes : Chélicérates aquatiques, respiration branchiale, nombreuses pattes thoraciques et abdominales.

Limule

Classe des Pantopodes : Chélicérates aquatiques, respiration cutanée, 4 à 5 paires de très longues pattes.

Pycnogonides

Classe des Arachnides : Chélicérates aériens, à respiration trachéenne ou pulmonaire, et pourvus seulement de 4 paires de pattes.

Scorpions, Chernètes ou pseudo-scorpions, Araignées

ACARIENS

Autres groupes plus rares (cf. systématique des Arachnides).

SOUS-EMBRANCHEMENT DES ANTENNATES

Arthropodes ayant au moins une paire d'antennes.

● Section des Branchifères

Antennates presque tous aquatiques, à respiration cutanée ou branchiale et généralement à deux paires d'antennes.

Classe des Crustacés : Branchifères à nombreuses pattes articulées.

● Section des Trachéifères

Antennates aériens, à respiration trachéenne, et n'ayant qu'une seule paire d'antennes.

Classe des Malacopodes ou Onychophores : Trachéifères primitifs, à corps dépourvu de segmentations extérieures et à nombreuses pattes inarticulées.

Péripates

Forment le passage avec les Annélides.

Classe des Myriapodes : Trachéifères à nombreuses pattes articulées, corps formé d'un grand nombre de segments tous semblables

MYRIAPODES

Classe des Insectes : Trachéifères ayant seulement trois paires de pattes et dont le corps est divisé en trois parties : tête, thorax, abdomen.

COLLEMBOLS, TERMITES, AUTRES INSECTES

SYSTÉMATIQUE DE LA CLASSE DES ARACHNIDES

(cf. Fig. 36)

(d'après Brues, Melander et Carpenter — 1954)

- 1 — Abdomen distinctement segmenté (Arthrogastres), sans filières sur l'abdomen 2
- Abdomen non distinctement segmenté (Hologastres) ou, dans les rares cas de sclérites distincts (Liphistiidae, Aranéides), avec des filières localisées sur le milieu du ventre 9

ARTHROGASTRES

- 2 — Abdomen avec les segments postérieurs formant un long prolongement caudiforme bien distinct 3
- Postabdomen non différencié 5
- 3 — Postabdomen formé de 6 segments et terminé par un aiguillon proéminent et bulbeux ; abdomen largement réuni à un céphalothorax non segmenté ; second segment ventral avec une paire d'organes pectiniformes ; 4 paires de poumons foliacés s'ouvrant du 3^e au 6^e sternite ; pédipalpes puissants terminés par une grande pince ; pattes adaptées à la marche ; tarse à 3 articles. Distribution mondiale dans les contrées chaudes et sèches :

SOUS-CLASSE DES SCORPIONS

- Postabdomen très étroit, formé de nombreux segments et ne se terminant pas par un aiguillon ; abdomen étroit à la base, sans organes pectiniformes ventraux ; tarse des premières pattes à nombreux articles 4
- 4 — Pédipalpes très étroits semblables aux pattes ambulatoires ; animaux dépourvus de poumons foliacés ; abdomen terminé en un long filament à nombreux articles ; espèces minuscules, de moins de 3 mm de longueur, fragiles, pâles. Dans les litières épaisses et les horizons humifères

SOUS-CLASSE DES PALPIGRADES

- Pédipalpes très puissants, contrastant avec la très longue première paire de pattes ; espèces moyennes ou grandes dites «scorpions à fouet». Se cachent le jour sous les pierres, les branches et les feuilles de la litière. Intertropicaux, quelques-uns dans les régions désertiques.

SOUS-CLASSE DES UROPYGES (Pédipalpes)

- 5 — Abdomen rétréci à la base ; pattes antérieures très longues et avec de très longs tarsi ; pédipalpes armés d'une griffe complexe, non en pince. Situation voisine de celle des Uropyges. Intertropicaux.

SOUS-CLASSE DES AMBLYPYGES (Pédipalpes)

Phrynes

- Abdomen largement réuni au céphalothorax ; tarsi antérieurs non allongés 6
- 6 — Pédipalpes avec de grandes pinces ; chélicères en pince, avec une filière au doigt mobile ; petites espèces plates de quelques mm vivant généralement sous les écorces. Parfois plusieurs centaines au m².

SOUS-CLASSE DES PSEUDOSCORPIONS ou CHERNÈTES

Les Cheliferidae à tergites abdominaux divisés préfèrent les habitats secs, les Obisidae à tergites abdominaux non divisés demeurent dans les lieux humides.

- Pédipalpes sans pince 7

- 7 — Tête distincte d'un thorax à 3 segments ; chélicères relativement grands et puissants, leurs pinces s'ouvrant de haut en bas ; espèces pâles, généralement nocturnes. Sous roches ou dans les galeries de sol. Dans les régions chaudes et sèches : savanes et déserts. Certains, prédateurs de termites.

SOUS-CLASSE DES SOLIFUGES

- Céphalothorax, non distinctement divisé en tête et segments thoraciques ; chélicères généralement petits et à mors ne s'ouvrant pas dorsoventralement 8
- 8 — Abdomen généralement de 8 segments comme l'indiquent les tergites ; chélicères généralement visibles ; deux yeux généralement présents, souvent sur des tubercules ; pattes généralement excessivement longues et étroites. Cosmopolites et abondants :

SOUS-CLASSE DES OPILIONS ou PHALANGIDES

Faucheux

- Abdomen apparemment de 4 segments avec autant de plaques latérales que de dorsales et une petite pièce terminale de plusieurs segments ; chélicères cachés par un grand capuchon (cuculus) formant comme une plaque mobile en avant de la carapace ; yeux absents ; pattes modérément longues. Intertropicaux et rares. Afrique et Amérique (du Brésil au Texas).

SOUS-CLASSE DES RICINULÉIDES

HOLOGASTRES

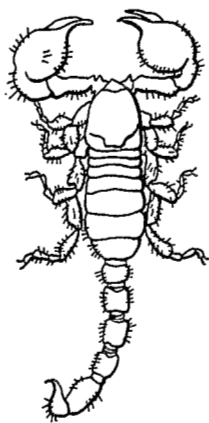
- 9 — Abdomen uni au céphalothorax par un pédicelle étroit et court, généralement mou et faiblement sclérotisé, toujours pourvu de filières. Cosmopolites :

SOUS-CLASSE DES ARANÉIDES

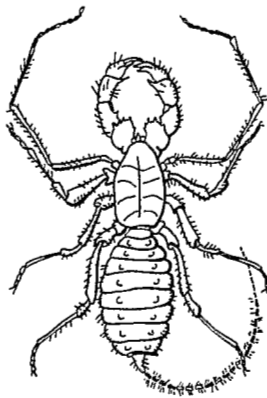
Araignées

- Abdomen largement réuni au céphalothorax ; ubiquistes ; souvent parasites et généralement très petits :

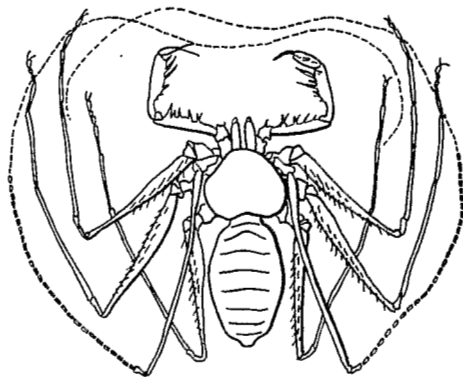
SOUS CLASSE DES ACARIENS



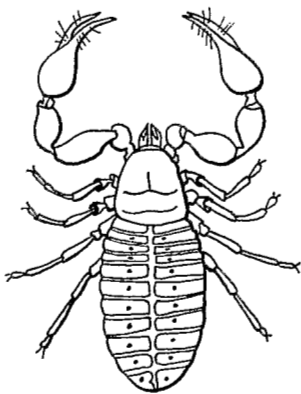
SCORPION



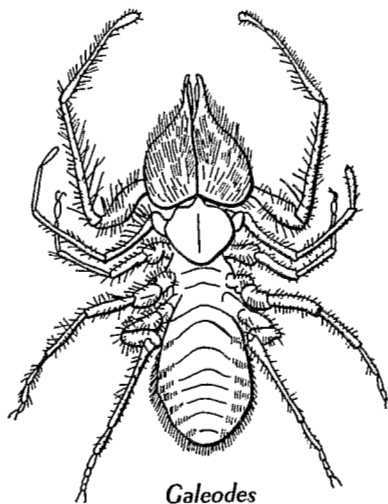
UROPYGE
(de qq. mm. à 7cm)



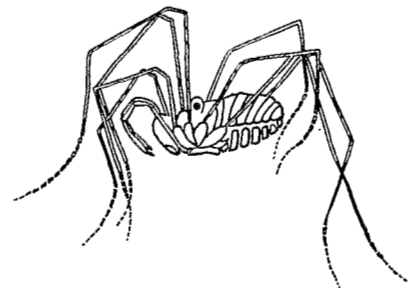
AMBLYPYGE
(de qq. mm. à 5 ou 6 cm)



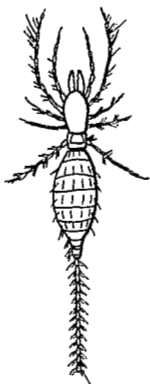
PSEUDO-SCORPION
(pas plus de 7 à 8mm.)



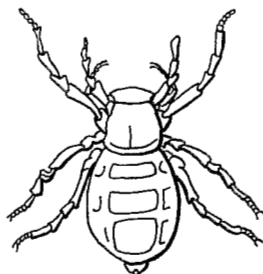
Galeodes
SOLIFUGE
(de 1 à 7cm)



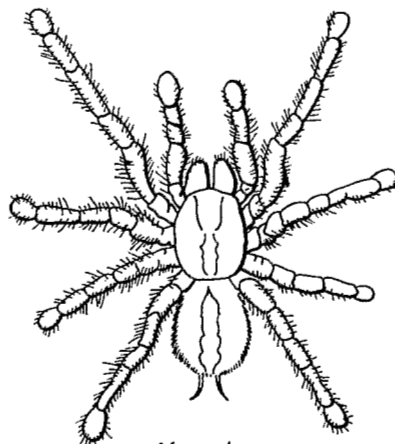
OPILION



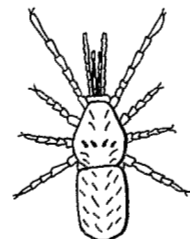
PALPIGRADE
(de 0,5 à 2mm)



Ricinoides
RICINULEIDE
(de 0,5 à 1cm)



Mygale
ARANEIDE



Mesostigmaté
ACARIEN

Fig. 36 — Classe des Arachnides.

SYSTÉMATIQUE DE LA CLASSE DES INSECTES

(Les groupes fossiles ne sont pas cités)

SOUS-CLASSE DES APTÉRYGOTES

Formes primitives n'ayant pas développé d'ailes.

Mues sans métamorphoses ou avec métamorphoses rudimentaires.

Super-ordre des Entotrophes (pièces buccales enfoncées au fond d'un vestibule).

ORDRE DES COLLEMBOLÉS

ORDRE DES PROTOURES

ORDRE DES DIPTOURES

Super-ordre des Ectotrophes (pièces buccales externes).

ORDRE DES THYSANOURÉS

SOUS-CLASSE DES PTÉRYGOTES

Insectes ayant des ailes à l'état d'imago ; ailes qui parfois ont disparu par suite d'adaptations secondaires.

Hétérométaboles : Insectes à développement progressif, sans repos nymphal entre la larve et l'imago.

Holométaboles : larves très différentes de l'imago avec passage par un stade de nymphe immobile avant la forme adulte.

● Section des Paléoptères

Ailes en position primitive, non repliables en arrière. Pas de champ jugal. Hétérométaboles, Polynéphridiés.

Super-ordre des Éphéméroptères

ORDRE DES PLÉCOPTÈRES *Éphémères*

Super-ordre des Odonatoptères

ORDRE DES ODONATES *Libellules, Aeschnes, Agrions*

● Section des Polynéoptères

Ailes repliables en arrière au repos (= Néoptères). Champ jugal à éventail développé et nervures nombreuses. Hétérométaboles, Polynéphridiés (8 à 60 tubes de Malpighi).

Super-ordre des Blattoptéroïdes

ORDRE DES DICTYOPTÈRES *Blattes, mantes*

ORDRE DES ISOPTÈRES *Termites*

ORDRE DES ZORAPTÈRES *Zorotypus*

Super-ordre des Orthoptéroïdes

ORDRE DES PLÉCOPTÈRES	<i>Perles</i>
ORDRE DES NOTOPTÈRES	
ORDRE DES PHASMOPTÈRES	<i>Phasmes-feuilles et phasmes-brindilles</i>
ORDRE DES ORTHOPTÈRES	<i>Sauterelles, criquets, grillons, courtilières</i>
ORDRE DES EMBIOPTÈRES	<i>Embioptères</i>

Super-ordre des Dermaptéroïdes

ORDRE DES DERMAPTÈRES	<i>Forficules ou perce-oreilles</i>
-----------------------	-------------------------------------

● Section des Oligonéoptères

Encore des Néoptères mais à champ jugal évolué : au lieu de nombreuses nervures, une seule nervure toujours simple et non ramifiée. Holométaboles. Oligonéphridiés (tubes de Malpighi spécialisés et réduits : de 2 à 6, sauf chez les Hyménoptères).

Super-ordre des Coléoptéroïdes

ORDRE DES COLÉOPTÈRES

Super-ordre des Névroptéroïdes

ORDRE DES MÉGALOPTÈRES	
ORDRE DES RAPHIDIOPTÈRES	
ORDRE DES PLANIPENNES	<i>Fourmis-lions</i>

Super-ordre des Mécoptéroïdes

ORDRE DES MÉCOPTÈRES	<i>Mouches-scorpions</i>
ORDRE DES TRICHOPTÈRES	<i>Phryganes</i>
ORDRE DES LÉPIDOPTÈRES	<i>Papillons (plus de 100 000 espèces décrites)</i>
ORDRE DES DIPTÈRES	<i>Plus de 50 000 espèces décrites</i>

Super-ordre des Aphaniptéroïdes ou Siphonaptéroïdes

ORDRE DES APHANIPTÈRES	<i>Puces</i>
------------------------	--------------

Super-ordre des Hyménoptéroïdes

ORDRE DES HYMÉNOPTÈRES	<i>Abeilles, guêpes, pompiles, fourmis</i>
ORDRE DES STREPSIPTÈRES	

● Section des Panéoptères

Néoptères à champ jugal aussi évolué que chez les Oligonéoptères, avec une seule nervure ramifiée au sommet. Oligonéphridiés mais Hétérométaboles.

Super-ordre des Psocoptéroïdes

ORDRE DES PSOCOPTÈRES	<i>Psoques</i>
ORDRE DES MALLOPHAGES	<i>1 500 espèces dont la plupart parasites d'oiseaux</i>
ORDRE DES ANOULOURES	<i>Poux</i>

Super-ordre des Thysanoptéroïdes

ORDRE DES THYSANOPTÈRES *Thrips*

Super-ordre des Hémiptéroïdes

ORDRE DES HOMOPTÈRES *Coccides, pucerons, cigales, cicadelles*

ORDRE DES HÉTÉROPTÈRES *Punaises*

Pour plus de détails sur la systématique des insectes, cf. :

ROTH M. (1974) — *Initiation à la morphologie, la systématique et la biologie des insectes*. Collection «Initiations-Documentations techniques» ORSTOM, n° 23, 213 p., 44 pl.

Chapitre 8

LES ACARIENS

MORPHOLOGIE

SYSTÉMATIQUE

BIOLOGIE

- Reproduction, développement et mobilité

- Variations saisonnières

- Nutrition

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

LES ACARIENS DANS LE SOL

- Densité des Acariens dans les sols

- Action des Acariens dans la destruction des débris végétaux

- Action des Acariens sur les caractéristiques abiotiques et l'équilibre biologique des sols

- Influence des pesticides et des pratiques agricoles (cf. «Les Collembolés», chap. 9)

TECHNIQUES D'ÉTUDE DES ACARIENS

- (cf. «Techniques d'étude des Microarthropodes», chap. 10).

LES ACARIENS

MORPHOLOGIE

Dans la classe des Arachnides (cf. systématique des Arachnides au chapitre 7), la sous-classe des Acariens se caractérise par une partie postérieure du corps des animaux non segmentée (Arachnides hologastres) et largement réunie à la partie antérieure. Parfois, un sillon sépare le corps des Acariens en deux parties, mais il n'y a pas mobilité entre elles, ni existence d'un pédicelle comme chez les araignées.

Les Acariens offrent des morphologies fort variées et leur corps est divisé très différemment selon les familles. Le schéma de la Figure 37 résume la terminologie usitée pour désigner les différentes parties du corps des Acariens.

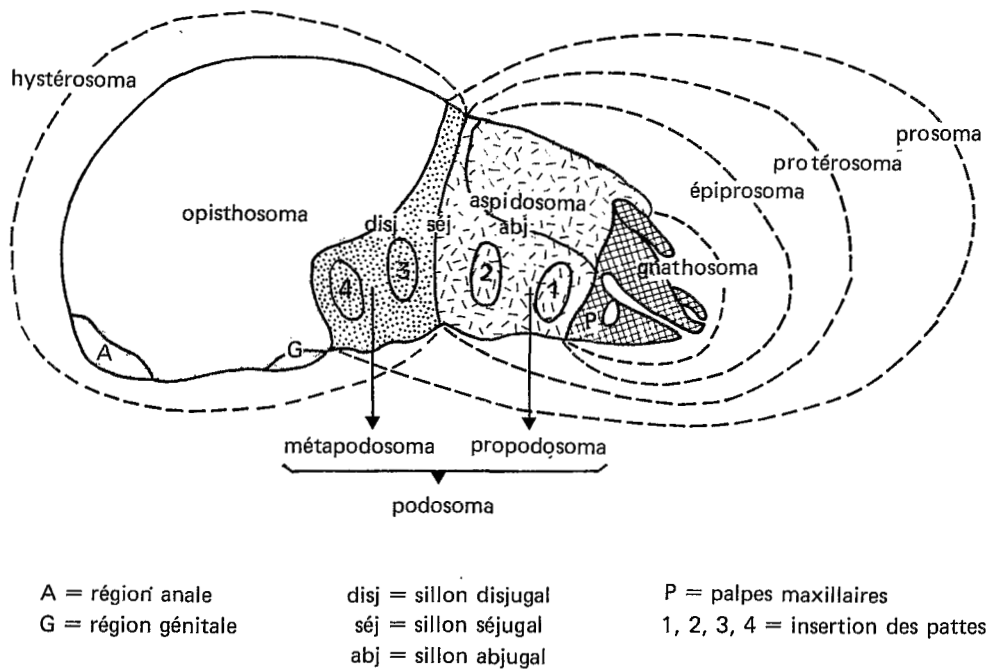


Figure 37 – Terminologie de la division des Acariens

Le *gnathosoma* comprend la lèvre supérieure ou épistome, les chélicères et les pédipalpes ou maxillipèdes. Ces derniers sont soudés à leur base et forment le plancher des organes maxillaires, à savoir : l'hypostome en arrière, les lobes maxillaires soudés en un triangle à l'avant et les palpes maxillaires qui restent libres.

Les *chélicères* sont de forme très variable. Primitivement en forme de pince, ils peuvent avoir subi des modifications adaptatives et avoir notamment évolué en griffes. Chez les Trombidiformes, une des deux branches de la pince apparaît souvent modifiée en pointe dentée apte à percer, alors que l'autre branche s'est réduite. Chez les Ixodides, les chélicères s'allongent et se localisent dans l'hypostome modifié en un organe en forme de harpon (cf. Figure 39).

Chez certains Acariens (Oribates Phthiracaridae notamment), l'extension en arrière de l'aspidosoma et l'extension en avant de l'opisthosoma recouvrent entièrement le podosoma (cf. Figure 41).

Chez les Mésostigmates, la face ventrale présente un ensemble de plaques caractéristique. Les ouvertures des trachées (ou stigmates) sont dorso ou ventro latérales et généralement bien visibles ; une gouttière appelée *péritrème* les prolonge vers l'avant. Enfin, juste en arrière du gnathosoma et entre les coxae des P1, existe un petit organe en forme de fouet bifide appelé *tritosternum* (cf. Figure 38).

Les yeux peuvent être complètement absents ou varier de un à cinq.

Les pattes locomotrices peuvent avoir de 2 à 3 articles chez les Acariens primitifs et de 5 à 7 articles chez les autres. On distingue pour chaque patte : la coxa ou hanche, le trochanter, le fémur, le gennal, le tibia, le tarse et l'apotele. La patte se termine généralement par 1 à 3 griffes insérées sur une hampe avec adjonction d'organes accessoires (empodium, poils adhésifs, etc.).

Il existe chez les Acariens de nombreux organes sensoriels sur le fonctionnement desquels nous ne savons encore que peu de choses. Nombreuses et variées sont par exemple les soies sensorielles directement reliées au système nerveux ; selon leur nature, elles jouent le rôle de récepteurs chimiques, acoustiques ou tactiles. Chez les Tiques (Ixodida), l'*organe de Haller* est une cavité renfermant des soies spécialisées, qui est située sur les tarsi de la première paire de pattes et qui est associée aux réponses olfactives de ces ectoparasites.

Les *organes pseudo-stigmatiques* (cf. Figure 38) sont des organes sensoriels réagissant à la température et à l'humidité ; ils sont typiques des Oribates mais existent aussi, bien que réduits, chez les Tarsonemida. Chez les Oribates, ils forment comme deux petites massues plantées latéro-dorsalement sur le protérosoma ; parfois ils sont assez courts.

Sur la face ventrale de nombreux Acariens s'observent des organes dits «*ventouses*» qui se situent près des ouvertures génitales et anales. Ces «*ventouses*» ne sont pas des organes adhésifs mais plus vraisemblablement des organes sensoriels renseignant peut-être l'animal sur les qualités physico-chimiques du sol où il va pondre ses œufs. Ces «*ventouses*» manquent chez les Gamasina (ou Parasitiformes). Chez les Actinedida (ou Trombidiformes), seules manquent toujours les ventouses anales. Chez les Acaridida (ou Sarcoptiformes) et chez les Oribatida, ventouses génitales et anales sont souvent présentes. Il en existe aussi de copulatrices sur les tarsi des Acaridides mâles.

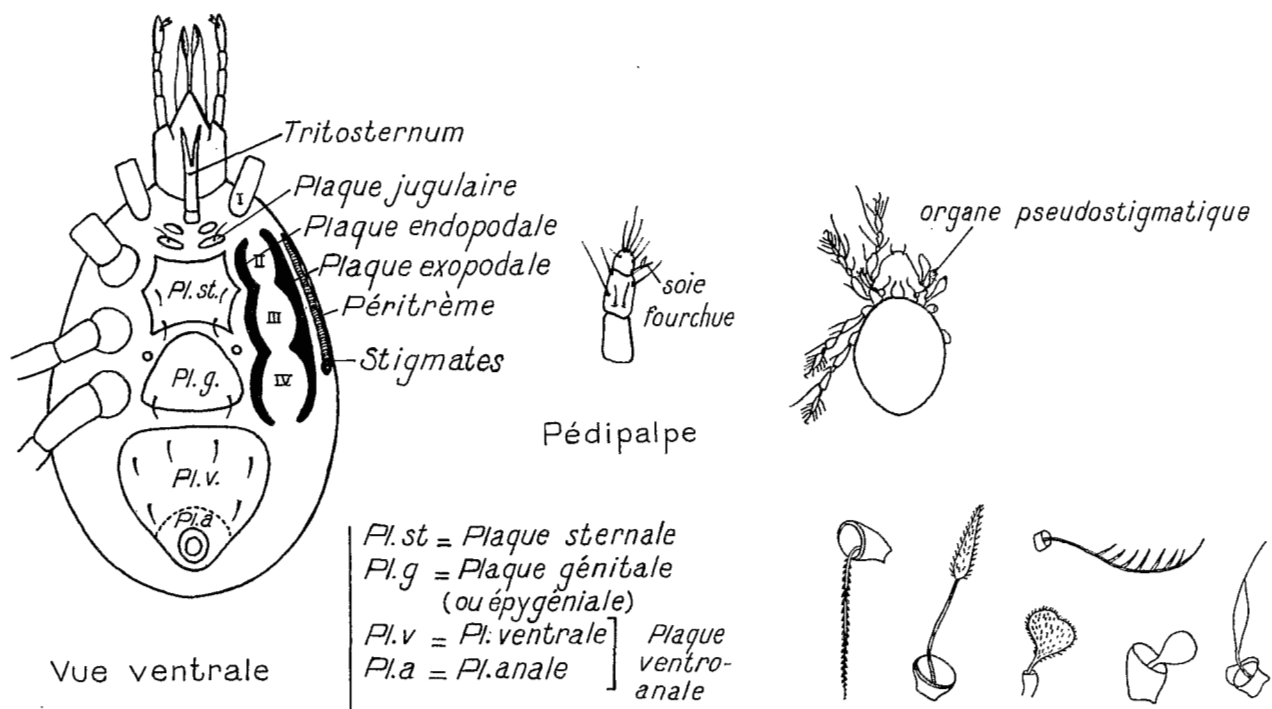
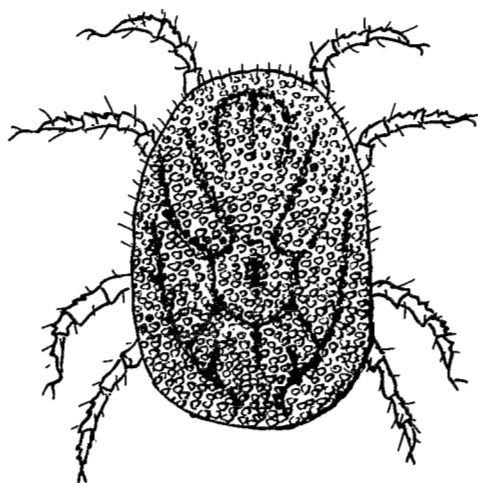
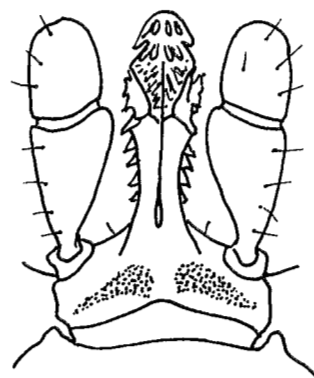


Fig. 38 – Face ventrale d'un Mesostigmatid et différents types d'organes pseudostigmatiques d'Oribates.



Argasidae (3 mm)



Gnathosoma d'Ixodidae

Fig. 39 – Acariens Ixodida Argasidae et Gnathosoma d'Ixodidae.

SYSTÉMATIQUE

SOUS-CLASSE DES ACARIENS

d'après BAKER et WHARTON (1952), KRANTZ (1970), VAN DER HAMMEN (1972) et COINEAU (1974).

I — ANACTINOTRICHIDA : Acariens dont les poils sont dépourvus d'anactinopiline, substance biréfringente.

- 1 - Acariens primitifs à opisthosoma segmenté. Tarse du palpe avec 1 ou 2 griffes terminales. Hystérosoma avec 4 paires de stigmates dorso-latéraux. Pérित्रèmes absents.

OPILIOACARIDA (= NOTOSTIGMATA)

- Hypostome avec plus de 3 paires de soies. Apotèle parfois divisé et inséré basalement ou médialement sur le tarse palpal. Valves anales à fortes soies. Pérित्रèmes absents. Epistome absent. Quelques espèces de grande taille limitées à l'Océan Indien, la Nouvelle-Guinée, l'Australie et la Nouvelle-Zélande.

HOLOTHYRIDA (= TETRASTIGMATA)

- Palpes sans griffe terminale. Une paire de stigmates ou un système de trachées s'ouvrant par des pores ou des aires poreuses diversement répartis, ou pas de stigmates ni de trachées 2

- 2 - Tarse des palpes avec une soie fourchue, disposée ventralement à son angle basal interne. Une paire de stigmates ventro ou dorso-latéraux, situés au-dessus des pattes dans les régions des coxae II à IV, et généralement associés chacun à un pérित्रème allongé. Dans la région sagittale-ventrale, juste en arrière du gnathosoma, existence d'un petit fouet bifide ou trifide dit tritosternum. Plaques ventrales caractéristiques. Chélicères généralement en pince, mais pouvant être modifiés chez les espèces parasites. Hypostome non développé pour piquer. Pas d'organe de Haller. Soies sensorielles sur le tarse I. Acariens de couleur brune, ou rose brillant chez les Rhodacaridae.

GAMASIDA (= MESOSTIGMATA)

- . Coxae de la première paire de pattes cylindriques et largement espacées. Stigmates s'ouvrant auprès des coxae 2, 3 ou 4.

GAMASINA (= PARASITIFORMES)

- . Coxae des pattes antérieures plates et trapézoïdales. A la face ventrale, fossettes dans lesquelles les courtes pattes peuvent se replier. Stigmates s'ouvrant auprès des coxae 2.

UROPODINA

- Tarse des palpes sans soie fourchue. Stigmates avec ou sans pérित्रème, ou absents 3

- 3 - Hypostome modifié en un organe en forme de harpon pourvu de nombreuses dents recourbées. Une paire de stigmates latéraux ou postérieurs, situés en avant ou derrière les coxae IV et associés chacun à un bouclier stigmal plutôt qu'à un pérित्रème allongé. Organe d'olfaction de Haller présent sur les tarses de la première paire de pattes. Ectoparasites de vertébrés (Tiques).

IXODIDA (= METASTIGMATA)

- Hypostome non modifié en un organe en forme de harpon. Stigmates situés en diverses parties du corps ou absents. Avec ou sans organes pseudostigmatiques. *Acariens Actinotrichida* 4

II — ACTINOTRICHIDA : Acariens dont les poils ont un axe en actinopiline, substance biréfringente.

- 4 - Système trachéen s'ouvrant par une paire de stigmates situés sur le gnathosoma ou juste en arrière, ou bien ni stigmates ni trachées. Chélicères généralement fortement modifiés, souvent adaptés à percer. Palpes normalement libres et fortement développés. Tibias I et II habituellement sans longue soie dorsale flagelliforme. Jamais de ventouses anales. Corps généralement faiblement sclérifié. Couleur rouge ou jaune-orange prédominante chez les formes libres ; le corps est souvent sombre et les membres rouges.

ACTINEDIDA (= PROSTIGMATA, = TROMBIDIFORMES (*))

TARSONEMIDA (**)

- Système trachéen s'ouvrant par des stigmates ou des pores diversement répartis sur le corps, ou bien absents. Chélicères en pince, rarement modifiés, sauf chez quelques formes parasites. Palpes simples. Tibia et tarse généralement avec une longue soie dorsale flagelliforme. Pseudostigmates et organes pseudostigmatiques souvent présents. Expansions chitineuses internes (ou apodèmes) généralement associées aux coxae. Ventouses anales souvent présentes. Corps faiblement ou fortement sclérifié 5

- 5 - Cuticule molle, à l'exception des chélicères et des pattes. Sans carapace. Sans pseudostigmates et organes pseudostigmatiques en massue (exception des Pediculochelidae). Tarses avec caroncule. Dimorphisme sexuel souvent très marqué. Nombreux mâles avec ventouses anales et ventouses de copulation sur les tarses. Pièces buccales en général découvertes. Corps de couleur blanchâtre et couvert de poils peu nombreux mais souvent très longs.

ACARIDIDA (= ASTIGMATA, = SARCOPTIFORMES (***))

- Fortement sclérifiés. A quelques exceptions près, organes pseudostigmatiques bien proéminents et le plus souvent en forme de massue. Tarses sans caroncule. Dimorphisme sexuel non marqué. Pièces buccales cachées.

ORIBATIDA (= CRYPTOSTIGMATA (****))

(*) Les ACTINEDIDA (= PROSTIGMATA, = TROMBIDIFORMES) sont très variés. KUHNELT (1961) cite comme principales familles vivant dans les sols : les *Labidostomidae*, les *Tetranychidae*, les *Rhaphignathidae*, les *Tydeidae*, les *Caeculidae*, les *Trombididae* et les *Erythraeidae*.

COINEAU (1974) cite les super-familles et familles suivantes :

- Les *Alycina*, Acariens de petite taille, blanchâtres, dont le corps présente des traces de la segmentation primitive (*Sphaerolichidae*, *Nanorchestidae*).
- Les *Bdellina* : *Bdellidae* munis de deux palpes coudés à longs poils, *Cunaxidae*, *Rhagidiidae*, *Tydeidae*, *Eupodidae* avec le genre *Linopodes* remarquable par la longueur exceptionnelle de ses P I, *Penthalodidae*, *Penthaleidae*.
- Les *Labidostomina* : *Labidostomidae* de couleur jaune et à microstructure en nids d'abeille des téguments.
- Les *Anystina* : *Anystidae*, *Caeculidae* aux pattes ravisseuses en râteau (COINEAU, 1973).
- Les *Phytoptina* (= *Tetrapodili*), minuscules phytophages ne possédant que deux paires de pattes et responsables de nombreuses galles (galle en clou du tilleul, par exemple).
- Les *Trombidina* : *Trombididae*, généralement rouges avec un velours de poils (Rouget des foin).
- Les *Trombidei*
- Les *Hydrachnei* : *Hydrachnellae*, Acariens d'eau douce dont les larves sont parasites d'insectes.

(**) Les TARSONEMIDA, jadis classés dans les Prostigmata, tendent aujourd'hui à former un sous-ordre à part. Ce sont de minuscules phytophages de forme très particulière. Parmi eux, les *Scutacaridae* sont de tout petits Acariens, généralement ronds et très aplatis, qui vivent dans le sol et sur divers insectes, dont notamment les fourmis.

(***) Les ACARIDIDA (= ASTIGMATA, = SARCOPTIFORMES) vivent sur les matières organiques en décomposition (Tyroglyphes) ou en parasites (Sarcoptes).

(****) Les ORIBATIDA (= CRYPTOSTIGMATA) constituent souvent la majorité des Acariens du sol.

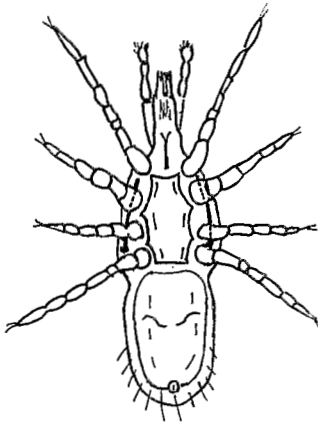
Les Oribates Ptyctima présentent une articulation entre le protérosoma et l'hystérosoma : le sillon séjugal. Les Oribates Aptictima ne possèdent pas cette articulation.

Certains Acariens offrent de chaque côté du corps une expansion aliforme très caractéristique (*Galumnidae*, par exemple).

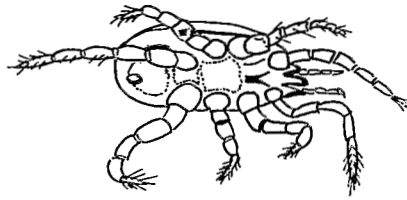
Les *Phthiracaridae* peuvent se rouler en boule en protégeant leurs appendices entre l'opisthosoma et l'aspidosoma qui joue le rôle de couvercle. Les *Belbidae* aux longues pattes noueuses sont aussi faciles à reconnaître ; les petits *Oppia* sont parfois extrêmement nombreux dans les humus. Les *Camisiidae* ont un corps anguleux à l'arrière.

GAMASIDA (MESOSTIGMATA)

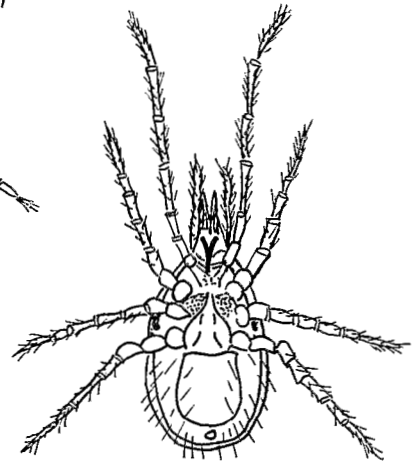
GAMASINA



Rhodacaridae
(face ventrale, 0,6 mm)

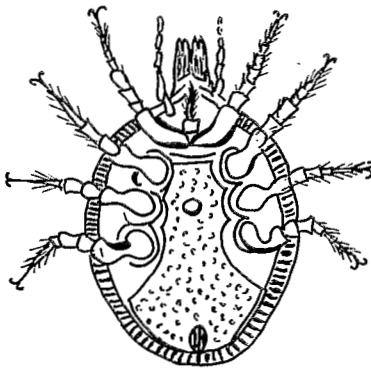


Gamase
(face ventrale, 0,6 mm)



Pergamasus
(face ventrale 1,5 mm)

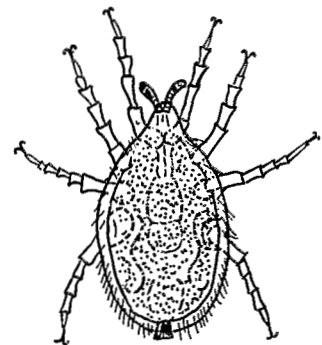
UROPODINA



(face ventrale, 0,8 mm)

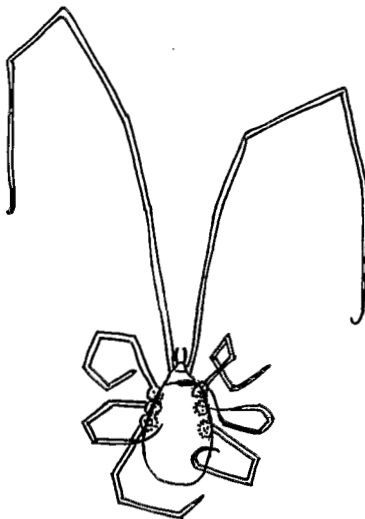


Nympe
(face ventrale, 0,8 mm)

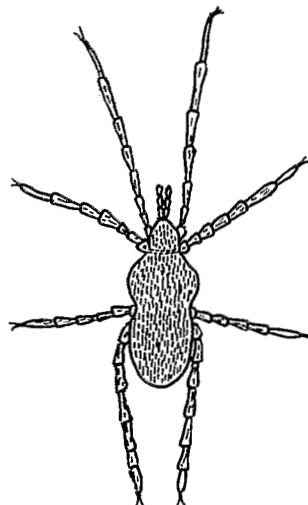


(0,5 mm)

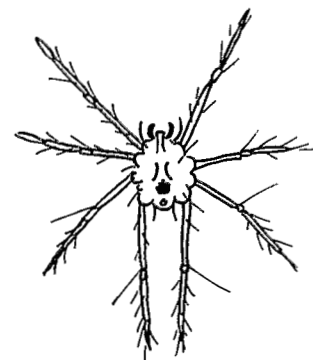
ACTINEDIDA (= PROSTIGMATA = TROMBIDIFORMES)



Eupodidae (Linopode)
(0,4 mm)



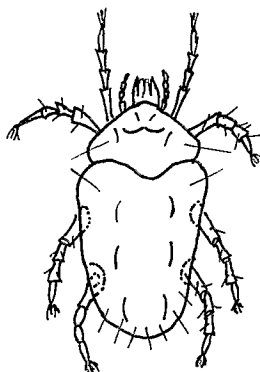
Trombidiidae
(1,5 mm)



dans cosse d'arachide (Sénégal)
(0,2 mm)

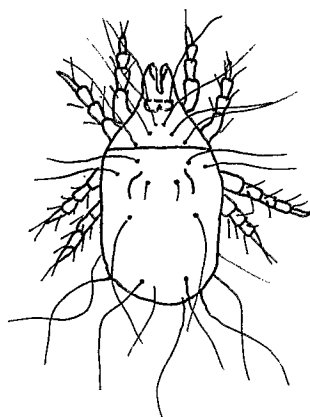
Fig. 40 — Acariens Gamasida et Actinedida

ACTINEDIDA

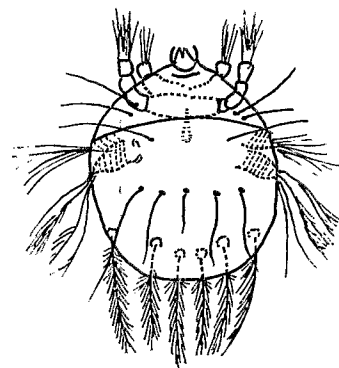


Tydeidae
(0,2 mm)

ACARIDIDA

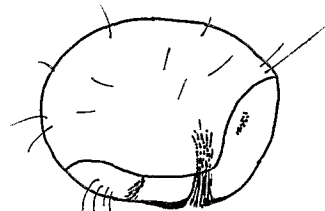
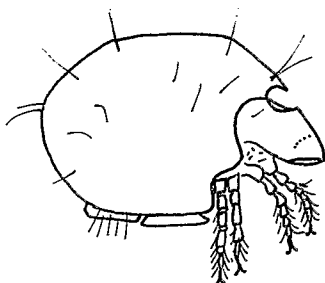


Tyroglyphidae
(0,5 mm)

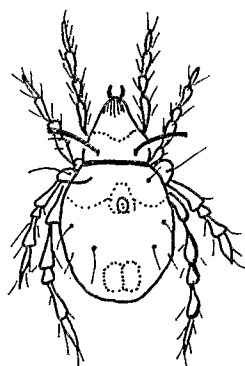


Ctenoglyphidae
(0,2 mm)

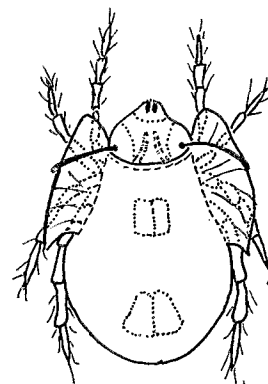
ORIBATIDA



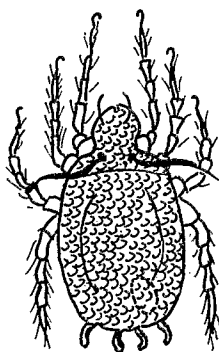
Phthiracaridae
(0,5 à 1,5 mm)



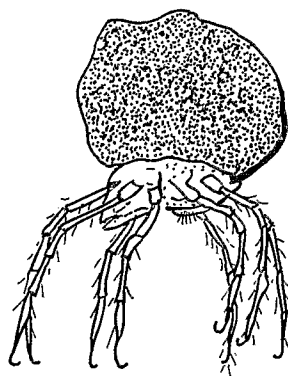
Belbidae
(0,6 mm)



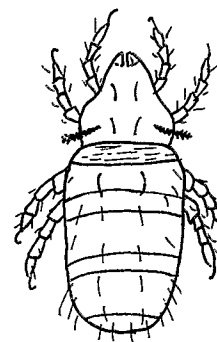
Galumnidae
(0,5 mm)



Camisiidae
(1 mm)



(1,2 mm)



Brachychtoniidae
(0,3 mm)

Fig. 41 — Acariens Actinedida, Acaridida et Oribatida

BIOLOGIE

Reproduction, développement et mobilité

PAULY (1952) a observé que parmi les Oribates, les *Belba* déposent des spermatophores pédicellés auxquels les femelles viennent ensuite se féconder. Ce mode de fécondation, commun chez les Collembolés, est aussi courant chez les Acariens.

La plupart des Acariens du sol sont ovipares, quelques-uns sont ovovivipares. Ils ne pondent qu'un petit nombre d'œufs (2 à 6) ou parfois même un seul. La ponte des Acariens du sol est généralement plus réduite que celle des Collembolés. Cependant, chez les Trombidiformes, les œufs sont souvent nombreux et assez petits. Chez les Ixodides, parasites de vertébrés, les œufs sont très nombreux. Le développement des œufs est long ; il dépend de la température, et s'effectue, selon les espèces, en une à six semaines.

ELBADRY (1972), étudiant la biologie de *Pergamasus crassipes* (L.), Acarien Gamasina prédateur, a constaté qu'en laboratoire la période de ponte des œufs était la plus longue à 15°C, la plus courte à 10°C, et se trouvait annulée à 5°C ; c'est toutefois à 20°C que serait pondus le plus d'œufs. Le temps requis pour l'éclosion des œufs s'accroît quand la température baisse. Le temps pris pour atteindre la maturité est chez *Pergamasus crassipes* de 1 mois à 20°C, de 1 mois et 1 semaine à 15°C et de 2 mois à 10°C. En général, le développement post-embryonnaire des Acariens peut exiger plusieurs mois.

Les Acariens passent par six stades de développement ou stases qui sont : la prélarve, la larve, la protonympe, la deutonympe, la tritonympe et l'adulte. Les larves sont hexapodes, les nymphes généralement octopodes ; elles ont souvent des pièces buccales rudimentaires. Les passages de la forme larvaire à la forme nymphale et de la forme nymphale à la forme adulte s'effectuent par des stades de pupaison. Il est des Oribates qui conservent leurs mues sur le dos ; il s'y colle des particules terreuses qui les font ressembler à de petits agrégats doués d'une mystérieuse mobilité (cf. Figure 41).

Utilisant un marquage radioactif, BERTHET (1964) a montré que certains Oribates étaient capables de se mouvoir de quelques dizaines de centimètres par jour. Ce déplacement journalier varie d'ailleurs considérablement avec la saison et l'humidité. De nombreux Acariens de la litière et du sol peuvent creuser des galeries ou agrandir celles déjà existantes (KRIVOLUTSKII, 1965).

La plupart des Oribates présentent une génération annuelle et de nombreuses espèces ont effectivement vécu un an en laboratoire. BECK (1972) a observé que les Oribates survivent dans les forêts inondées d'Amazonie par adaptation de leur cycle de développement au rythme saisonnier de l'inondation.

Variations saisonnières

Les variations saisonnières dépendent pour les Acariens, non seulement des espèces, mais aussi de la protection des sols, de leur microclimat et du cycle des végétaux présents.

Par exemple, d'après USHER (1971), *Pergamasus lapponicus* et *Veigaia transisalae* sont des espèces d'automne, *Eugamasus* est une espèce d'hiver, *Arctoseius magnanalis* et *Rhodacarus roseus* sont des espèces d'été.

En été, les Acariens, et principalement les Oribates, supportent mieux la sécheresse que les Collembolés. En hiver, les Oribates immatures deviennent proportionnellement plus nombreux, car les adultes s'enfoncent dans le sol ou meurent, alors que les jeunes résistent mieux au froid que les adultes. USHER (1971) a aussi observé que les communautés de Mésostigmates fluctuent moins durant l'année que les Collembolés.

Étudiant la distribution des Acariens dans des sols forestiers anglais, WALLWORD (1959) a constaté que durant l'été plus de 50 % des Acariens se trouvaient dans la litière ; ils étaient quatre fois plus nombreux que les Collembolés au sein des profils et une majorité d'adultes existait alors parmi eux. En hiver, les Acariens diminuaient dans la litière, mais, par rapport à leur densité d'été, doubleraient dans l'horizon humifère ; les formes jeunes apparaissent alors les plus nombreuses. Certaines espèces s'enfoncent dans l'horizon humifère quand la litière gèle, d'autres survivent à la fois dans la litière et l'horizon humifère, et il en est chez qui seules les formes adultes tendent à disparaître.

Concernant l'influence du couvert végétal sur les populations d'Acariens, EITMINAVICIUTE (1958) a trouvé en Russie que le nombre d'Oribates est, sous forêt, maximum en avril et en octobre et, sous pâturage, maximum en mai et en septembre. Le couvert forestier protège en effet mieux le sol des derniers froids du printemps et des premiers froids de l'automne. Dans les deux cas, les Oribates sont plus nombreux en automne mais plus diversifiés au printemps.

Aux États-Unis, GASDORF et GOODNIGHT (1963) ont aussi trouvé, dans un sol sous forêt de chênes et de noyers d'Amérique, deux pointes dans le peuplement des Acariens : l'une en mars-avril et l'autre en octobre. Les araignées y présentaient par contre un déclin de printemps et d'hiver.

REEVES (1969), dans une station expérimentale située près de New-York, a trouvé une activité maximale des Oribates de juin à août, pour autant que l'humidité du sol y demeurât suffisante.

ALICATA, ARCIDIACONO, CARUSO et MARCELLINO (1973) ont observé, dans le sol d'un bois de chênes verts de l'Etna, que les Oribates, aussi bien dans le sol que dans la litière, avaient une distribution en agrégats ; la plupart des espèces offraient un maximum de densité en hiver et un minimum en été, encore que pour un Oribate donné, ce fut l'inverse. Il semble que dans cette région de l'Etna, les variations verticales des Oribates soient en étroite relation avec l'humidité et donc la pluviosité ; en période humide, les Oribates remontent dans la litière et, en période de grande sécheresse, ils s'enfoncent au contraire dans le sol. Il est à rappeler que VANNIER (1973b) a observé un phénomène inverse pour divers Microarthropodes, vraisemblablement mycophages, dans un sol de la région parisienne (cf. Chapitre 1, humidité du sol).

Nutrition

Chez les **Mésostigmates**, les Gamasina sont principalement carnivores se nourrissant d'insectes, d'autres Acariens, de Nématodes ou parfois d'Enchytréides. Les études de DAELE et HEUNGENS (1974) ont montré que chaque fumier ou litière possède sa propre communauté de Gamasina avec une espèce dominante bien distincte. Les Gamasina libres dépendent largement dans le sol de certaines proies associées à un type de matière organique ou à des plantes hôtes. Les Uropodina, moins mobiles que les Gamasina, ont une nutrition plus variée ; on en connaît de carnivores, mais aussi de détritivores, de coprophages, de nécrophages, de phytophages, de mycétophages... Une augmentation des Uropodina correspond généralement à une plus forte activité bactérienne.

Les **Trombidiformes** sont souvent prédateurs de petites proies : œufs, insectes, Collembolés ou larves ; mais il en est (Tarsonemidae, Pyemotidae, Tydeidae) qui se nourrissent de filaments mycéliens ou sucent le mucus des bactéries et des Protozoaires. Certains semblent capables de se nourrir de débris de feuilles ou même d'aiguilles de conifères.

Les **Acaridides** adultes se nourrissent surtout de matières végétales ou animales en décomposition, ainsi que de mycéliums. Les Acaridides apparaissent souvent liés aux processus anaérobies de putréfaction dont ils peuvent parfois être les vecteurs (BACHELIER, 1970). Quand les Acaridides deviennent abondants dans un sol, la fertilité de celui-ci généralement décroît (KARG, 1963).

Les **Oribates** macrophytophages s'attaquent presque tous aux débris végétaux ou aux végétaux inférieurs en décomposition, mais ils ne participent pas au mélange direct des matières organiques avec

les matières minérales du sol. Les Oribates microphytophages se nourrissent principalement de pollen, d'algues, de lichens et de mycéliums, ainsi que des litières et des racines en décomposition.

Les algues ne seraient toutefois acceptées par les Oribates qu'en présence de microorganismes (bactéries et champignons), comme le prouvent les expériences de stérilisation (LITTLEWOOD, 1969). WOODRING et COOK (1962) ont de même observé que les larves de *Ceratozetes cisalpinus* (Oribate) ont besoin d'ingérer des moisissures dont elles utiliseraient les enzymes pour pouvoir se nourrir de débris végétaux. D'après divers auteurs, dont ZINKLER (1971), les Oribates seraient aussi dépourvus de cellulase, d'où pour ces Acariens une nutrition fongique s'effectuant plus sur les hyphes que sur les spores.

D'après SCHUSTER (1956), 20 % des Oribates se nourrissent de végétaux en décomposition, les bois morts étant plus particulièrement attaqués par les Phthiracaridae, 30 % des Oribates ingèrent des microorganismes et 40 % des Oribates ne sont pas spécialisés et se nourrissent aussi bien de végétaux en décomposition que de microorganismes.

Selon les espèces, selon les individus et selon leur stade de développement, les Acariens manifestent des préférences et ont un régime plus ou moins sélectif. *Steganacarus magnus* préfère ainsi le frêne au bouleau (MURPHY, 1957). DANIELS et ENGELMANN (1961) ont fait ressortir les préférences spécifiques de plusieurs Acariens vis-à-vis de quelques champignons. WALLWORK (1958) a montré que la taille des particules pour les stades nymphaux, la structure des chélicères plus forte chez les espèces xylophages, la nature du tube digestif, le stade de décomposition des aliments et l'humidité de ces derniers étaient des facteurs susceptibles d'affecter les préférences alimentaires des Acariens. Interdépendants, ces facteurs varient d'importance selon les espèces et leur stade de développement. Souvent encore, les Acariens aux premiers stades ne demeurent pas au même endroit que les adultes et n'ont pas la même nourriture qu'eux (KUHNELT, 1961).

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Concernant les relations des Acariens avec l'humidité, de nombreuses espèces supportent très bien les inondations temporaires du sol et, vis-à-vis de la sécheresse, les Acariens s'avèrent d'autant plus résistants qu'ils sont plus sclérifiés ; encore que LUXTON (1975) a montré que les Oribates de surface renferment tous peu d'eau, mais ne possèdent pas obligatoirement un exosquelette épais. Les espèces vraiment xérophiles sont d'ailleurs relativement rares.

D'une manière générale, les Oribates, aussi bien les formes immatures que les formes adultes fortement sclérifiées, paraissent mieux résister à la sécheresse que les Collembolés (ATALLA HOBART, 1964), mais les Acariens qui s'attaquent à la litière ne peuvent le faire, à quelques exceptions près, que si celle-ci est encore suffisamment humide. ATHIAS (1974) a cependant montré dans une savane de Côte d'Ivoire que c'était un sol sec (pF 4,2 à 4,7) et chaud (33°C à 42°C) qui abritait les plus fortes densités d'Acariens. Une humidité des sols supérieure à la capacité de rétention (pF 2,5) n'affectait pas les effectifs.

RIHA (1951), en utilisant des dessiccateurs à chlorure de calcium, a classé un certain nombre d'Acariens 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 qui peuvent y résister plus de 3 jours.

Les variations de température, comme celle d'humidité, déterminent des migrations verticales et des variations saisonnières de populations.

L'aération des sols demeure aussi un facteur abiotique important, et si une bonne aération du milieu favorise généralement les Oribates, par contre, les processus anaérobies des fermentations et des putréfactions entraînent un accroissement des Acaridides (KARG, 1963). Inversement, la diminution des Acaridides indique l'arrêt de l'évolution d'un fumier.

LES ACARIENS DANS LE SOL

Densité des Acariens dans les sols

Les Acariens demeurent aussi bien dans les mull des forêts de feuillus que dans les mor des forêts de conifères ou dans les sols de bruyères, leur nombre peut varier de 50 000 à 500 000 au mètre carré, plus de la moitié du peuplement étant généralement constituée par des Oribates. VAN DER DRIFT (1949) a ainsi trouvé dans une hêtraie hollandaise 265 000 Acariens au mètre carré, dont 85 % d'Oribates. Par contre, ATHIAS-HENRIOT et CANCELA DA FONSECA (1976) donnent pour une hêtraie de la forêt de Fontainebleau, au sud de Paris, une moyenne annuelle de seulement 50 500 Microarthropodes au mètre carré : 17 500 Collembolés et 33 000 Acariens, dont la moitié d'Oribates.

D'après EITMINAVICIUTE (1960), le nombre des Oribates dans les sols sous conifères décroît dans cet ordre : sols sous pins avec strate sous-jacente de mousses, sols sous sapins, sols sous pins avec strate herbacée clairsemée ou sols sous sapins sans strate herbacée et sols sous pins avec strate de lichens.

Dans les sols de prairie et les sols cultivés, les Acariens (et notamment les Oribates) sont souvent moins nombreux que dans les sols forestiers. Dans les sols cultivés, les Acariens peuvent ne pas dépasser 20 000 à 30 000 au mètre carré, les Collembolés paraissant moins affectés que les Acariens par le travail des sols. Le pâturage et le parage diminuent la diversité des Oribates (ZYROMSKA-RUDZKA, 1974).

EITMINAVICIUTE (1968) a montré que dans les sols sableux hydromorphes du nord de la Baltique les associations dominantes d'Oribates variaient selon que la nappe phréatique était située à moins d'un mètre ou plus d'un mètre de profondeur.

Dans les sols plus ou moins érodés qui recouvrent les pentes des collines, les Oribates, sauf entraînement par les boues, sont, à la différence des vers de terre, souvent plus nombreux dans la partie supérieure des pentes (EITMINAVICIUTE, 1965).

KRIVOLUTSKY (1969, 1975) a trouvé dans les divers sols zonaux de Russie une bonne concordance entre le nombre d'Oribates et le coefficient d'environnement A (cf. Figure 42).

$$A = \frac{F + L}{L} - KR$$

F = herbes annuelles et chute de feuilles
(poids sec en g/m²)

L = litière (poids sec en g/m²)

K = $\frac{Q}{V}$ précipitations (en mm)
évaporation (en mm)
(coefficient d'humidité)

R = radiation solaire (en Kcal/m²)

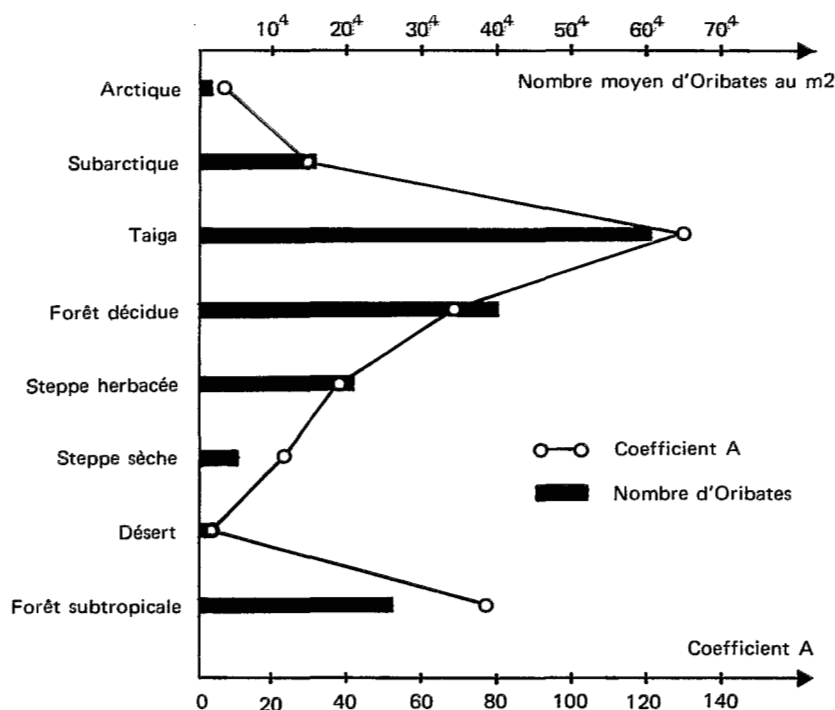


Figure 42 — Corrélation entre le coefficient d'environnement A et le nombre d'Oribates dans les différentes zones de sols d'URSS (d'après KRIVOLUTSKY, 1969).

En ce qui concerne les sols des régions intertropicales, MALDAGUE (1961b) a trouvé dans les sols du Zaïre une mésofaune souvent plus faible que dans les sols de régions tempérées mais active toute l'année. Les Trombidiformes et les Acaridides y sont très peu abondants et représentent généralement chacun moins de 1 % des Acariens. Les Mésostigmates sont plus abondants en forêt que dans les autres biotopes (cultures améliorantes, peuplements arborescents artificiels et sols plus ou moins dénudés) ; leur pourcentage au sein des Acariens varie cependant peu. Les Oribates dominent dans les biotopes forestiers et demeurent le groupe le plus important dans les autres biotopes, bien qu'ils y soient généralement moins diversifiés ; ils représentent le plus souvent entre 60 et 80 % des Acariens.

ATHIAS (1973) dans une savane préforestière de Côte d'Ivoire (Station écologique de Lamto) a trouvé un peuplement de Microarthropodes particulièrement faible comparé à celui habituellement présent dans les milieux herbacés des régions tempérées : 23 000 Acariens, 2 900 Collemboles et 5 000 autres Microarthropodes au mètre carré en savane non brûlée, et approximativement moitié moins d'Acariens et de Collemboles en savane brûlée ; les autres Microarthropodes, dont les Symphiles (Myriapodes), y varient peu, car étant plus édaphiques. La distribution horizontale de la faune y est hétérogène et calquée sur celle des souches de graminées. La conjonction du climat, du feu de brousse et des termites, en agissant sur le microclimat du sol et le cycle de la matière organique, confère, directement ou indirectement, des caractères spécifiques au peuplement microarthropodien des sols de savane. ATHIAS, JOSENS et LAVELLE (1975a) ont comparé d'une manière plus générale la faune du sol de cette savane de Lamto à celle des milieux herbacés des régions tempérées. La mésofaune y est pauvre, particulièrement en Enchytréides et, comme nous venons de le voir, en Acariens et en Collemboles, mais en revanche les Protoures, les Diploures (Insectes aptérygotes), les Symphiles (Myriapodes) et les Cochenilles y sont

relativement abondants. La macrofaune y est dominée par la biomasse des vers de terre. Les termites et les fourmis y sont peu abondants, mais très diversifiés. L'action du feu de brousse y est fort importante mais a déjà été analysée dans le premier chapitre.

Dans les régions plus tempérées de l'hémisphère sud, se retrouvent des biocénoses à structure voisine de celles des régions tempérées de l'hémisphère nord.

OLIVIER et RYKE (1965), RYKE et LOOTS (1967) estiment ainsi qu'en Afrique du Sud, les Oribates dominent en général dans les sols de forêt mais que, par contre, les Trombidiformes deviennent prépondérants dans les autres sols, et notamment les sols de steppe et de savane, ce qui concorde avec les résultats de CASTRI (1963) au Chili. Mesostigmates et Acaridides y seraient aussi nombreux que dans les sols d'Europe. Chez les Mesostigmates toutefois dominent les Rhodacaridae, et non, comme en Europe, les Parasitidae, les Veigaiidae ou les Laelaptidae.

Le poids des populations d'Acariens est toujours difficile à estimer, car de grosses différences existent selon les espèces et la proportion des adultes. On peut grossièrement estimer que, dans un peuplement diversifié, 100 000 Acariens pèsent environ 1 g, un peu moins en hiver et un peu plus en été, les Oribates pesant un peu plus que les autres.

Ces 100 000 Acariens consommeraient environ 0,5 à 1 mg d'oxygène par m² et par heure à 15°C. Divers auteurs, et notamment BERTHET (1963) ont cependant constaté, avec l'aide de respiromètres à ludion, que la respiration des Acariens, et notamment celle des Oribates, était plus faible qu'on ne le pensait anciennement (BORNEBUSCH, 1930). Une population de 100 000 Oribates pesant approximativement 1 à 2 g, ne consommerait alors guère plus de 0,2 à 0,3 mg d'oxygène par heure, et les Oribates auraient par suite un degré de métabolisme qui, sous forêt, ne leur permettrait pas d'utiliser au maximum plus du dixième des litières.

Action des Acariens dans la destruction des débris végétaux

Les Acariens qui s'attaquent aux litières végétales, c'est-à-dire essentiellement les Oribates, ingèrent proportionnellement moins de litière que les Collembolles, même en tenant compte qu'ils sont souvent plus nombreux. Il semble en effet que, d'une manière générale, les Collembolles aient une activité plus importante que les Oribates, produisent plus d'œufs et aient une vitesse de croissance plus rapide.

Les Microarthropodes (essentiellement Acariens et Collembolles), en ingérant les débris végétaux, en multiplient très sensiblement les surfaces et, d'après l'examen des déjections, il semblerait qu'en moyenne les Acariens réduisent plus les débris végétaux que les Collembolles. SCHUSTER (1956) estime que dans les excréments d'Acariens les fragments végétaux de quelques dizaines de microns sont exceptionnels. Les excréments de *Nothrus silvestris* mesurent 20 sur 12 microns (BAL, 1968, cité dans HARDING et STUTTARD, 1974), RUSEK (1975) trouve qu'en moyenne les excréments des Oribates mesurent de 30 à 50 microns, alors que ceux des Collembolles mesurent de 30 à 90 microns et parfois plus. ZACHARIAE (1962), selon les espèces, donne pour les excréments de Collembolles des dimensions de l'ordre de 20 à 250 microns. DUNGER (1956) a constaté que dans les excréments du Collembolle *Folsomia* les particules végétales les plus grandes ont environ 60 microns et, dans les excréments du Collembolle *Tomocerus flavescens*, approximativement 150 sur 30 microns.

Les Acariens ne mélangent pas les débris végétaux aux éléments minéraux du sol, comme le font la plupart des vers annelés, mais l'entraînement en profondeur de leurs excréments aide dans les sols poreux à l'humification des horizons supérieurs. Les Phthiracaridae (Oribates) contribuent pour leur part à favoriser l'humification des matériaux ligneux.

Action des Acariens sur les caractéristiques abiotiques et l'équilibre biologique des sols

Les Acariens du sol tendent, comme les Collembolés, à agrandir et à aménager localement les cavités naturelles du sol et donc à en entretenir la porosité, tout en y créant des centres de peuplement déterminés par la reproduction.

Étant donné la petite taille des Acariens et de leurs déjections, on n'a encore que très peu de renseignements sur les modifications chimiques qu'ils font subir à leurs aliments et, à plus forte raison, sur les conséquences que ces modifications peuvent avoir sur le milieu.

Dans un peuplement d'Acariens, existe habituellement une dominance d'Oribates qui s'attaquent aux divers débris végétaux (feuilles, algues ou champignons), et se nourrissent aussi des microorganismes qui y vivent. Les autres Acariens, dont nous avons déjà vu plus haut la diversité de nutrition, sont principalement carnivores, nécrophages ou coprophages.

LOOTS et RYKE (1967) ont mis en évidence dans des sols d'Afrique du Sud une corrélation hautement significative entre le rapport Oribates/Trombidiformes et le pourcentage de matières organiques : Les Oribates dominent dans les sols riches en matières organiques et les Trombidiformes dans les sols qui en sont moins bien pourvus.

Les relations qui existent entre les Acariens et les Collembolés sont très variées et fort complexes. MALDAGUE (1961b) a montré que dans certains sols du Zaïre le rapport Acariens/Collembolés est en relation directe avec la complexité et la stabilité des écosystèmes pédologiques. En fait, ce rapport est beaucoup trop grossier et il est nécessaire de ne comparer entre eux que certains groupes d'Acariens et de Collembolés à écologie bien définie. Nous y reviendrons en traitant du rôle des Collembolés dans l'équilibre biologique des sols.

Enfin, de nombreux Oribates, et notamment des Galumnidae, favorisent la transmission de Cestodes (Plathelminthes) aux animaux supérieurs. GRUVEL et GRABER (1970) ont ainsi étudié au Tchad l'écologie d'Oribates susceptibles de transmettre des Cestodes au bétail.

Certains Acariens, en pénétrant dans les végétaux, contribuent à y introduire des agents pathogènes : par exemple, dans la pourriture des cosses d'arachides, les Acaridides disséminent *Aspergillus flavus* (BEUTE, 1974), dans la pourriture de la bourre des cotonniers, *Siteroptes reniformis* Krantz (Tarsonemida) sert de vecteur à *Nigrospora oryzae* (LAEMMLEN et HALL, 1973), et dans la pourriture des bourgeons d'œillet, *Siteroptes cerealium* Kirchner est vecteur de *Fusarium poae* (COOPER, 1940).

L'action des pesticides et des pratiques agricoles sur les Microarthropodes sera traitée avec les Collembolés. Les techniques d'étude des Microarthropodes feront l'objet du chapitre 10.

Chapitre 9

LES COLLEMBOLES
ET AUTRES INSECTES APTÉRYGOTES

SYSTÉMATIQUE DES INSECTES APTÉRYGOTES

1 – LES COLLEMBOLES

MORPHOLOGIE

SYSTÉMATIQUE

BIOLOGIE

Reproduction et développement

Variations saisonnières

Physiologie

Nutrition

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les Collembolles et l'humidité

Les Collembolles et la température

Les Collembolles et la lumière

LES COLLEMBOLLES DANS LE SOL

Densité des Collembolles dans les sols

Action des Collembolles dans la destruction des débris végétaux

Action des Collembolles sur la physique et la chimie des sols

Les Collembolles dans l'équilibre biologique des sols

(Rapport Acariens/Collembolles ; Pullulements ; Indicateurs de fertilité)

INFLUENCE DES PESTICIDES ET DES PRATIQUES AGRICOLES SUR LES MICROARTHROPODES
(ACARIENS ET COLLEMBOLÉS)

2 – LES AUTRES INSECTES APTÉRYGOTES

LES PROTOURES

LES DIPLOURES

LES THYSANOURES

LES COLLEMBOLES ET AUTRES INSECTES APTÉRYGOTES

SYSTÉMATIQUE DES INSECTES APTÉRYGOTES

SOUS-CLASSE DES APTÉRYGOTES (cf. Figure 43)

Formes primitives n'ayant pas développé d'ailes.

Mues sans métamorphose ou à métamorphoses rudimentaires.

Super-ordre des Entotrophes

Pièces buccales situées au fond d'un vestibule, donc presque entièrement cachées dans la tête.

— Pas d'antennes. 8 segments abdominaux pendant la vie larvaire, 12 à l'état adulte ; les 8 premiers à peu près égaux, les suivants plus courts et rétractiles. Rudiments de pattes sur les premiers segments abdominaux. Forme allongée, corps décoloré, téguments très minces.

ORDRE DES PROTOURES

— Antennes de 2 à 6 articles ou de 5 articles avec les deux derniers densément annelés.

Abdomen de 6 segments avec le plus souvent un appareil saltatoire.

Type primitif n'ayant encore que peu de segments : 6 céphaliques, 3 thoraciques et 6 abdominaux.

ORDRE DES COLLEMBOLES

— Antennes multiarticulées. Abdomen de 12 segments dès les premiers stades embryonnaires.

Des cerques sur le 11e segment abdominal pouvant être en forme de pince ou multiarticulés.

Pas de filament médian ou paracerque.

ORDRE DES DIPLOURES

Super-ordre des Ectotrophes

Pièces buccales libres et visibles.

— Antennes multiarticulées. Abdomen de 12 segments dès les premiers stades embryonnaires (épimorphe).

Des cerques sur le 11e segment abdominal, et paracerque impair sur le dernier segment abdominal.

Yeux composés.

ORDRE DES THYSANOURES

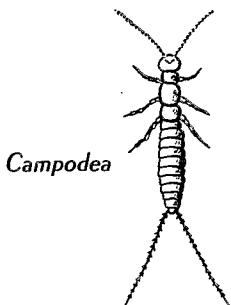


PROTOURE

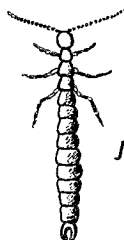


Lepisma

THYSANOURE

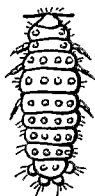


Campodea



Japyx

DIPLOURES



Achorutes

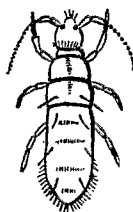
Hypogastruridae

Poduromorphe



Isotoma

Isotomidae



Tomocerus

Tomoceridae



Orchesella

Entomobryidae

Entomobryomorphe



Sminthurus

Sminthuridae

Arthropléones

Symphyléones

COLLEMBOLÉS

Fig. 43 – Insectes aptérygotes.

I - LES COLLEMBOLLES

MORPHOLOGIE

Les quelques schémas qui suivent (cf. Figure 44) résument l'essentiel de la morphologie des Collembolles utile à la compréhension de leur systématique.

Nous y voyons la morphologie d'un Entomobryidae avec son appareil saltatoire. La partie mobile de la furca (manubrium, dents et mucron), en se repliant, vient s'accrocher sur la face ventrale du Collembolle à un bouton-pression dit rétinacle. Tous les Collembolles ne possèdent pas un appareil saltatoire ; les Collembolles euédaphiques l'ont régressé ou en sont dépourvus.

Le tube ventral, visible entre la deuxième et la troisième paire de pattes, serait pour certains en relation avec le sens de la tension superficielle ou la connaissance de l'état hygrométrique du milieu ; pour d'autres, il serait au contraire un organe adhésif ou un organe d'absorption.

Les pattes des Collembolles se terminent par une griffe opposée à un appendice empodial dont le nombre d'ailes est caractéristique. Sur le trochanter de la troisième patte de certains Collembolles existe une petite brosse dite «organe trochantérien de la P3». Cet organe utilisé dans la systématique des Entomobryomorphes est malheureusement difficile à voir.

Les pseudocelles sont des pores bien individualisés et à cadre chitineux qui, sous fortes excitations, libèrent un liquide ; celui-ci est vraisemblablement du sang et possède un rôle répugnatoire pour les autres animaux.

Les organes postantennaires qui existent chez certains Collembolles ont un rôle peut-être olfactif. Les organes antennaires III, c'est-à-dire situés sur le troisième article des antennes, auraient aussi un rôle olfactif.

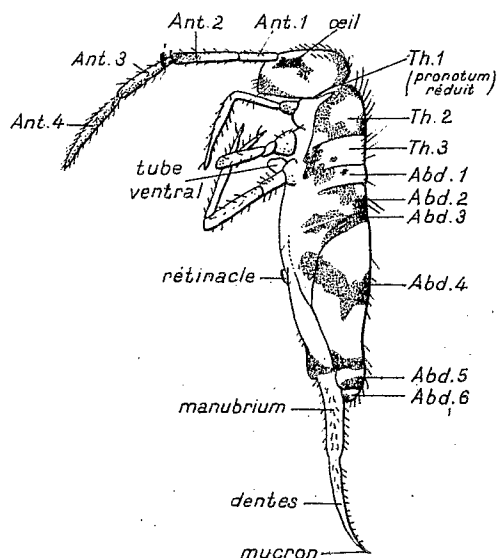
Le microscope électronique à balayage a été d'un grand secours pour préciser la morphologie très fine et souvent artistique de ces divers organes sensoriels (HALE, 1969 ; DALLAI, 1971).

Les Collembolles de surface ou de litière possèdent le plus souvent un appareil saltatoire bien développé, des pattes allongées, de longues antennes, des ocelles, et un corps assez gros, fortement pigmenté, poilu et plus ou moins couvert d'écailles. Au contraire, les Collembolles euédaphiques ont un appareil saltatoire régressé ou supprimé. Leurs pattes et leurs antennes sont courtes, leurs ocelles réduits et ils sont dépigmentés ; par contre, ils possèdent généralement des organes sensoriels antennaires et postantennaires bien développés.

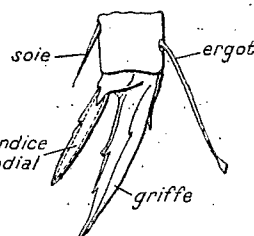
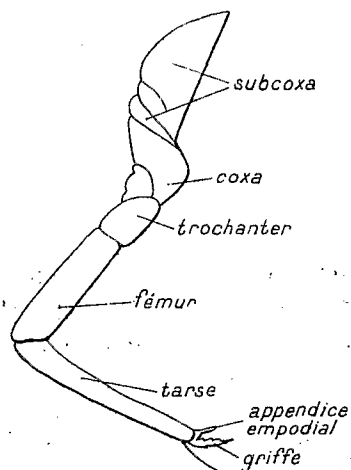
Les Collembolles troglomorphes vivant dans les grottes et les caves ne possèdent pas non plus d'ocelles et de pigmentation, mais leurs antennes sont longues et leurs griffes modifiées comme celles des Collembolles hydrophiles. Les Collembolles qui vivent dans les nids de fourmis ou de termites sont de même aveugles et dépigmentés, mais ils offrent une modification de leurs pièces buccales, leur furca et leurs pattes sont bien développées et ils possèdent des écailles et des soies inusuelles (KENNETH, 1964).

Concernant la pigmentation des Collembolles, divers facteurs climatiques dont notamment la température doivent aussi être en cause, puisque RAPOPORT (1969) a trouvé une corrélation positive entre le pourcentage de formes sombres et la latitude, c'est-à-dire le contraire de ce qu'il en est avec les homéothermes.

Il est intéressant enfin de signaler chez certains Collembolles la présence de sécrétions cireuses qui, chez les Symphypléones Dicyrtomidae et les Neelidae, donnent naissance à de longues baguettes



Morphologie d'*Entomobrya pulchella*
(d'après HANDSCHIN)



Patte postérieure d'*Orchesella*
(d'après BÖRNER)

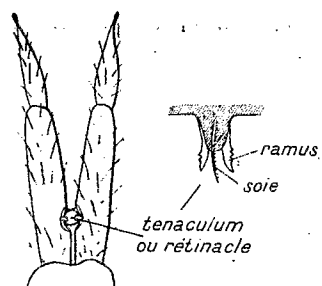
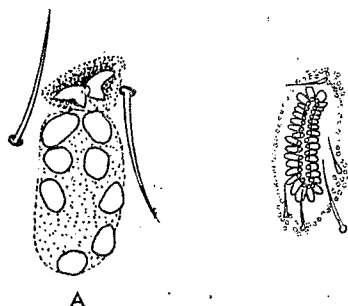


Schéma de l'appareil saltatoire d'un *Entomobrya*
(d'après DENIS)

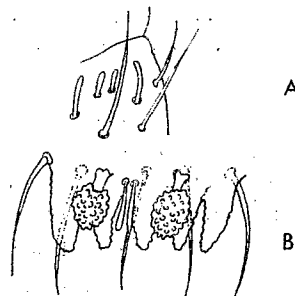


Pseudocelle d'*Onychiurus*



A - Plaque oculaire et organe postantennaire d'un *Hypogastrura*

B - Organe postantennaire d'un *Onychiurus*



Organes antennaires III

A - de *Proisotoma*

B - d'*Onychiurus*

(d'après DENIS)

Fig. 44 - Schémas sur la morphologie des Collemboles.

cireuses bien localisées. Ces baguettes sont difficiles à observer car, très fragiles, elles sont détruites par les moindres perturbations mécaniques ou physiques, mais elles peuvent rapidement se reconstituer en quelques minutes ou quelques heures selon les espèces (MASSOUD et VANNIER, 1965 ; VANNIER et MASSOUD, 1967 ; JUBERTHIE et MASSOUD, 1977). (cf. Planche III).

SYSTÉMATIQUE

ORDRE DES COLLEMBOLS

2 sous-ordres :

1 – SOUS-ORDRE DES ARTHROPLEONES

Forme allongée à segmentation nette et bien visible.

Section des Poduromorphes (= Poduroidea)

Pronotum développé, sclérifications peu nettes, tube ventral court, manubrium dépourvu de soies ventrales et furca (si présente) non déplacée.

△ Tête hypognathe. Ocelles sur le vertex. Dentes annelés vers l'extrémité. Furca dépassant le tube ventral. Pas de pseudocelles. Pas de papilles protectrices à l'organe antennaire III.

PODURIDAE

△ Tête prognathe ou presque. Ocelles facultatifs sur le vertex. Dentes non annelés. Furca souvent réduite. 2 ou 3 verticilles de poils sur les tibiotarses.

- Sans pseudocelles. Avec ou sans ocelles. Organe antennaire III normal. Antenne IV avec massue apicale.

HYPOGASTRURIDAE

+ mandibules à plaque molaire ou sans mandibules.

Sous-famille des Hypogastrurinae

+ pas de plaque molaire à la mandibule ; autres pièces buccales plus ou moins réduites par rapport à celles du type hypogastrurien.

Sous-famille des Achorutinae (= Neanurinae)

- dernier tergite abdominal simple *Tribu des Pseudachorutini*
- dernier tergite abdominal bilobé *Tribu des Achorutini* (= Neanurini)

- Avec pseudocelles. Avec des papilles protectrices, parfois réduites, sur l'organe antennaire III. Organe postantennaire complexe. Avec ou sans furca.

ONYCHIURIDAE

Note : Genre *Paleotullbergia* tropical sans pseudocelles et sans papilles protectrices sur l'organe antennaire III.

Dans le travail de STACH :

Hypogastrurinae = Neogastruridae
Pseudachorutini = Brachystomellidae + Anuridae + Pseudachorutidae
Achorutini = Bilobidae

Section des Entomobryomorphes (= Entomobryoidea, Mydonioidea)

Pronotum régressé. La sclérification est généralement plus nette que chez les Poduromorphes. Le tube ventral tend à s'allonger. Le manubrium a souvent des soies ventrales et la furca, quand elle existe, tend en apparence à être refoulée sous le 5e segment abdominal. Parfois, plus de 4 articles antennaires. Plus de 3 verticilles de poils sur le tibiotarse.

△ Abdomen 3 > abdomen 4

TOMOCERIDAE

△ Abdomen 3 ≠ abdomen 4

- Écailles absentes .

- + Organe postantennaire en général présent et ovale.
Crête ventrale de la griffe simple.
Appendice empodial à 3 ailes au plus.
Organe trochantérien de la P3 absent.

ISOTOMIDAE

- + Organe postantennaire absent.
Crête ventrale de la griffe généralement fendue à la base.
Appendice empodial à 4 ailes ou du type 4 .
Organe trochantérien à la P3.

ENTOMOBRYIDAE

- + Espèce littorale avec renforcement particulier du segment furcifère

ACTALETIDAE

- Écailles présentes.

- + Organe postantennaire présent .

ONCOPODURIDAE

- + Organe postantennaire absent.

ENTOMOBRYIDAE

△ Abdomen 3 < abdomen 4

- Abdomen 4 fusionné aux 2 tergites suivants .

ISOTOMIDAE

- Abdomen 4 bien distinct.

- + Antennes longues avec articles terminaux densément annelés ; article 3 > article 4 .

TOMOCERIDAE

- + Antennes à moins de 4 articles.

ONCOPODURIDAE

- + Antennes à 5 ou 6 articles.

ENTOMOBRYIDAE

Tribu des Orchesellini

- + Antennes à 4 articles simples.

Dentes avec longues soies écailleuses qui dépassent le mucron.

ONCOPODURIDAE

Dentes grêles, souples et annelés dorsalement.

ENTOMOBRYIDAE

Tribu des Entomobryini

A ces 5 familles s'ajoutent 3 autres familles souvent considérées comme des sous-familles des Entomobryidae. Ce sont :

- | | |
|---------------------|---|
| les TROGLOPEDETIDAE | <i>cavernicoles</i>
dentes épais et non annelés avec épines
mucrons allongés à plusieurs dents. |
| les CYPHODERIDAE | <i>termitophiles et myrmécophiles</i>
dentes épais et non annelés avec écailles
mucrons typiquement allongés à plusieurs dents et non pileux. |
| les PARONELLIDAE | <i>formes exotiques</i>
dentes non annelés et sans écailles dorsales mais poilus
mucrons épais ou allongés, sauf quelques cas de réduction. |

2 – SOUS-ORDRE DES SYMPHYPLEONES

Formes globuleuses à segments mal individualisés, les deux derniers étant nettement plus petits que les autres.

- △ Thorax beaucoup plus grand que l'abdomen. Antennes courtes, insérées en avant du milieu de la tête. Des fossettes sensorielles caractéristiques sur le tronc. Très petite taille (0,5 mm). Rétinacle sans soie. Subcoxae longues. Humicoles et cavernicoles.

NEELIDAE

- △ Thorax nettement plus petit que l'abdomen. Antennes souvent longues, insérées au-dessus du milieu de la tête. Pas de fossettes sensorielles du type Neelidae.

Dernier article antennaire plus long que l'avant-dernier.

SMINTHURIDAE

- + Corps du rétinacle avec un appendice latéral à la base du ramus ; vésicules du tube ventral à paroi pratiquement lisse.

Sous-famille des Sminthuridinae

- + Corps du rétinacle sans appendice ; vésicules du tube ventral verruqueuses.

Sous-famille des Sminthurinae

Dernier article des antennes plus court que l'avant-dernier ; antennes coudées entre le 2e et 3e article ; segment furcal avec une paire de papilles dorsales.

DICYRTOMIDAE

Pour la systématique des Collemboles, sont à consulter le livre de GISIN (1960) et une partie de l'œuvre de STACH (1947 à 1963), dont la bibliographie complète a été publiée dans la Revue d'Écologie et de Biologie du sol (T. 13, fasc. 2, 1976, 255-260). Un essai de synthèse sur la phylogénie des Collemboles a été aussi publié par MASSOUD (1976b).

BIOLOGIE

Reproduction et développement

Les Collemboles offrent un potentiel de reproduction supérieur à celui des Acariens.

Ils ne possèdent pas d'organe copulateur et leurs caractères sexuels primaires sont très limités. L'ouverture génitale de la femelle est transversale, alors que celle du mâle est longitudinale. Les caractères sexuels secondaires sont de même généralement peu accusés et on ne connaît que quelques espèces de Collemboles présentant un dimorphisme sexuel affirmé. Ce dimorphisme sexuel ne paraît pas caractéristique d'un groupe particulier et il porte le plus souvent sur une complication secondaire de la morphologie des mâles. Remarquables sont, par exemple, les modifications d'antennes de certains Sminthurides, liées à des accrochages avec les femelles, d'un type particulier (MASSOUD et BETSCH, 1970).

Les Collemboles ne s'accouplent pas. Le plus souvent, les mâles déposent des spermatophores pédicellés auxquels les femelles se fécondent en frottant le sol de leur abdomen. Le spermatophore de *Tomocerus minor* haut de 265 microns est constitué d'une gouttelette de sperme de 55 microns de diamètre perchée en haut d'un fin pédicelle, le spermatophore de *Dicyrtoma minuta* haut de 696 microns se termine par une gouttelette de sperme de 96 microns de diamètre. Souvent les mâles guident les femelles vers les spermatophores ou ne pondent ceux-ci que quand ils rencontrent une femelle réceptive (BETSCH-PINOT, 1977). Chez plusieurs Sminthurides, les mâles transportent les femelles par les antennes et les frottent eux-mêmes sur les spermatophores (SCHALLER, 1953), mais chez *Sphaeridia pumilis* (Sminthuride), le mâle dépose directement une goutte de sperme sur le pore génital de la femelle avant de se fixer sur son segment ano-génital à l'aide du tube ventral (BLANCQUAERT et MERTENS, 1977).

Les Poduridae et les Onychiuridae ne produisent pas de spermatophores ; il y aurait chez eux transmission directe du sperme, peut-être à l'aide du tube ventral. Il en serait de même chez certains Sminthuridae (HALE, 1965a, 1965b).

Divers cas de parthénogenèse ont été aussi observés chez les Collemboles, en particulier chez les Isotomides et notamment chez *Folsomia candida* (Willem) et *Folsomia cavicola* (Cassagnau et Delamare Deboutteville), PETERSEN (1971) a aussi constaté des cas de parthénogenèse chez *Tullbergia krausbaueri* (Börner) et *Isotoma notabilis* (Schäffer).

Les Collemboles, selon les espèces et la température, pondent de 100 à 600 œufs au cours de leur vie qui dure souvent moins d'un an. NIJIMA (1973) a observé qu'une femelle de *Sinella curviseta* a pondu 580 œufs à 20-25°C, et seulement 370 œufs à 15-30°C.

Les œufs, chez les Arthropléones, sont déposés sans protection apparente, soit isolément, soit en paquets plus ou moins étalés et renfermant de 2 à 35 œufs (HALE, 1965a ; BUTCHER, SNIDER, SNIDER, 1971). Chez les Symphypléones, les œufs sont parfois déposés sur le substrat après enrobement avec un fluide anal ou des excréments jouant un rôle protecteur. Un tel comportement a été décrit chez *Sminthurus viridis*, diverses espèces de *Dicyrtoma* et plusieurs *Arrhopalites* (MASSOUD, 1971 ; MASSOUD et PINOT, 1973).

Les œufs des Collemboles sont sphériques et apparemment lisses ; leur diamètre varie de 0,10 à 0,30 mm. Ils deviennent plus foncés au cours de leur développement et leur taille croît avec l'augmentation de l'humidité du milieu.

Chez *Pseudosinella petterseni* et *P. alba*, les œufs sont pondus d'une manière dispersée. Ils sont tout d'abord unis et de couleur blanche, mais après quelques jours se recouvrent d'une enveloppe poilue. La durée d'incubation des œufs varie selon les espèces et les conditions de milieu. Les œufs d'*Isotoma notabilis* prennent pour éclore à 17°C une moyenne de 7,4 jours, et à 4°C une moyenne de 53,6 jours. Les œufs de *Folsomia similis* prennent pour éclore à 23°C une moyenne de 9 à 10 jours, et à 4°C une

moyenne de 72 à 80 jours (SHARMA et KEVAN, 1963a, 1963b). HALE (1965a) a aussi trouvé une relation linéaire entre la température et l'inverse du temps de développement des œufs chez cinq autres espèces de Collembolés.

Les œufs résistent mieux que les adultes à la sécheresse et ils aident probablement certaines espèces à survivre pendant les périodes défavorables, comme cela a été observé en Australie pendant l'été avec *Sminthurus viridis* (WALLACE, 1968).

Étudiant la fécondité et la croissance de *Sinella curviseta* (Entomobryidae), NIJIMA (1973) a aussi constaté l'existence d'une relation linéaire très étroite entre la rapidité de développement de ce Collembolite et la température.

Température	Durée du stade œuf	Durée du stade larvaire
15°C	16,4 jours	53 jours
20°C	7,8	34
25°C	5,4	31
30°C	4,2	26

Ce même auteur (NIJIMA, 1975) a observé que pour *Folsomia octoculata*, la croissance était de 0,07 mm par mois à 13°C et de 0,15-0,23 mm à 15-18°C, puis redevenait moins importante à partir de 20°C. Pour *Tomocerus varius*, la croissance était de 0,10-0,17 mm par mois à 7-8°C et de 0,16-0,21 mm par mois à 13-15°C.

Tomocerus vulgaris atteint sa maturité en six mois mais peut vivre 1 an et demi (STREBEL, 1938). Le cycle complet de vie de *Pseudosinella petterseni* est en moyenne de 35 jours à 24°C et de 134 jours à 11°C. Celui de *P. alba* est en moyenne de 46 jours à 24°C et de 120 jours à 11°C (SHARMA et KEVAN, 1963c). La taille des Collembolés semble aussi décroître quand la température s'élève (NIJIMA, 1973).

Tous ces exemples montrent la très forte influence de la température sur la biologie des Collembolés.

Comme tous les Arthropodes, les Collembolés sont obligés de muer pour grandir, mais leur morphologie générale est définie dès la naissance. Ceci, à la différence des insectes hémimétaboles chez lesquels l'acquisition des caractères adultes ne se fait que progressivement au cours des mues. De plus - fait remarquable - les dernières mues ou «mues imaginales» n'apportent généralement pas de modification dans la taille des individus. Ces caractères distinguent nettement les Collembolés des autres insectes et les font apparaître comme un groupe très ancien, vraisemblablement d'origine antédévonnienne.

Le nombre des mues varie selon les espèces (HALE, 1965b ; BETSCH, 1975) :

<i>Tullbergia krausbaueri</i> (Entomobryidae)	4 mues
<i>Hypogastrura purpurascens</i> (Hypogastruridae)	5
<i>Hypogastrura denticulata</i> (Hypogastruridae)	6
<i>Pseudosinella Höfti</i> (Entomobryidae)	6
<i>Onychiurus procampatus</i> (Onychiuridae)	6
<i>Onychiurus tricampatus</i> (Onychiuridae)	6
<i>Arrhopalites pygmaeus</i> (Sminthuridae)	6
<i>Sminthurus viridis</i> (Sminthuridae)	7
<i>Onychiurus latus</i> (Onychiuridae)	7
<i>Onychiurus furcifer</i> (Onychiuridae)	7
<i>Hypogastrura sahlbergi</i> (Hypogastruridae)	7
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Isotomidae)	8

La durée des mues varie selon les espèces, l'âge des individus, leur longévité, les conditions de milieu et principalement la température.

De la naissance à la mort, les Collemboles présentent rarement d'importants remaniements, mais leur allure juvénile, due à des lignes moins affirmées et à des articles plus globuleux, disparaît progressivement au cours des mues ; des différences de proportions se manifestent (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1948). Toutefois, dans certaines familles ou chez certains genres, des différences plus affirmées se remarquent au cours des mues, notamment dans la morphologie des antennes. Chez les *Orchesella* (Entomobryidae) deux articles surnuméraires apparaissent à la première ou deuxième mue en formant des antennes de 6 articles au lieu de 4, comme chez les autres Collemboles. Chez les Tomoceridae, dès la première mue, les troisième et quatrième articles antennaires se subdivisent et forment de longues antennes apparemment multiarticulées. De même, chez de nombreuses femelles de Symphyléones, apparaît après la première mue une subdivision secondaire du quatrième article antennaire. De petites différences s'observent aussi chez certaines espèces dans les griffes des pattes, le rétinaire et la furca, l'organe postantennaire, les poils sensoriels, la granulation chitineuse et le dimorphisme sexuel.

Variations saisonnières

Les Collemboles offrent d'importantes variations saisonnières. Dans les régions tempérées, ils sont surtout actifs au printemps et en automne. En été, de très nombreuses formes fuient la sécheresse en cherchant à s'enfoncer. En hiver, les formes jeunes sont souvent nombreuses, surtout en profondeur.

NIJIMA (1971) a observé, dans des sols japonais et sous forêt, un pic des Collemboles en été, conjointement à une diminution importante des Acariens, l'humidité des sols étant restée satisfaisante.

USHER (1970), étudiant en Écosse les Arthropodes des sols d'une forêt de pins a noté que : *Folsomia quadrioculata* et *Isotoma sensibilis* y étaient plus fréquents au printemps, époque à laquelle ces Collemboles offrent un maximum de formes juvéniles ; *Isotomiella minor* et *Lepidocyrtus curvicolis* y étaient des espèces d'été ; *Friesea mirabilis*, *Onychiurus absoloni* et *Tullbergia callipygos* y atteignaient un maximum de population en automne.

Les espèces habituellement abondantes en hiver, comme *Sminthurides pumilis*, *Neanura muscorum*, *Dicyrtoma ornata* ou *Tomocerus minor* étaient peu abondantes dans les sols étudiés. *Onychiurus latus*, *Anurophorus binoculatus* et *Isotomurus palustris* offraient à la fois un maximum d'automne et un maximum d'hiver.

Physiologie

Les Collemboles ont une mauvaise vue et ils devinent sans doute les obstacles au toucher. L'odorat résiderait probablement sur les antennes dont les photographies prises au microscope électronique à balayage ont montré la remarquable complexité et parfois aussi la beauté des apex. (cf Planche II).

Nous avons déjà signalé le rôle répugnatoire des pseudocelles à propos duquel DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1951) écrit :

«L'autohémorrhée se rencontre dans un certain nombre de familles de Collemboles. Sous sa forme la moins spécialisée, elle se produit par des zones de chitine mince et particulièrement fragile. On aura alors une réaction hémorragique de grande amplitude pouvant aller jusqu'au suicide réflexe. C'est ce que l'on observe chez les *Arlesiella* qui sont hémédaphiques. Chez les formes euédaphiques, l'autohémorrhée se produit par des pores bien individualisés, à cadre chitineux, que l'on appelle les pseudocelles (*Onychiurus*, *Tullbergia*...)». Le liquide répugnatoire ainsi émis est actif contre certaines fourmis, mais inefficace sur la plupart des Acariens Mésostigmates, prédateurs de Collemboles.

Les écomorphoses correspondent à une série de phénomènes particuliers propres aux Collemboles. CASSAGNAU (1961) les décrit comme «un affolement du cycle évolutif lié à une perturbation des conditions ambiantes ; elles se traduisent, chez des espèces d'hiver ou de milieux froids soumises à une élévation sensible de la température, par l'apparition de caractères anatomiques et morphologiques aberrants dont les plus importants affectent le tube digestif, les appendices, les organes des sens, les téguments. Seuls les individus immatures sont touchés dans de fortes proportions. Le phénomène est réversible et non obligatoire». Les écomorphoses apparaissent comme un phénomène bien distinct lié au phylum des Collemboles ; ce ne sont pas des formes de résistance, elles sont beaucoup plus complexes que les diapauses et elles ne font pas progresser l'individu comme les métamorphoses (CASSAGNAU, 1961).

POINSOT (1966) a constaté sur *Subisotoma variabilis* et *Isotomurus sp.* que le phénomène d'écomorphose se produit chez ces Collemboles après le déclenchement du comportement constructeur qui représente une étape obligatoire avant le passage à la vie latente, déterminée par la diminution de la teneur en eau dans le milieu. D'après cet auteur, l'écomorphose affecterait chez certaines espèces tous les individus d'un même élevage, quel que soit leur stade de développement.

CASSAGNAU (1971) décrit différents types d'écomorphose chez les Collemboles Isotomidae, mais les formes écomorphiques offrant les plus fortes modifications morphologiques ont été principalement observées chez les Hypogastruridae.

Nutrition

Les Collemboles, en se diversifiant au cours des temps, se sont adaptés à des milieux très variés et possèdent maintenant quantité de régimes alimentaires souvent éclectiques mais parfois aussi étroitement spécifiques.

D'après CHRISTIANSEN (1964), cité par MASSOUD (1971), les Collemboles se nourrissent par ordre de fréquence décroissante :

- a. d'hyphes de champignons, de bactéries, et de matières végétales décomposées ou fraîches (*Folsomia*, *Isotoma*, *Onychiurus* et *Hypogastrura*).
- b. de grains de pollen, d'algues unicellulaires et de spores (*Entomobryidae* pigmentés).
- c. de grains de pollen, de spores et de matériel végétal vivant (*Sminthuridae*).
- d. de plantes vivantes ou décomposées (nombreuses formes dont les *Tomoceridae*).
- e. de bactéries et de plantes décomposées (nombreux *Hypogastruridae*).
- f. de bactéries (classe théorique ; peut-être *Neelidae* et *Oncopodura*).
- g. d'hyphes de champignon et de bactéries
- h. d'animaux vivants (*Friesa*).
- i. d'animaux morts.
- j. de jus de champignons (*Neanuridae*).

Les Collemboles qui se nourrissent des feuilles de la litière le font préférentiellement d'après les qualités physico-chimiques de celles-ci. *Sminthurus viridis* L. s'attaque ainsi aux variétés glabres de trèfle ou de luzerne et délaisse les variétés à feuilles poilues.

Une action bactérienne préalable favorise souvent l'attaque directe des feuilles, mais elle n'est pas toujours indispensable (DUNGER, 1956). VON TORNE (1967) a cependant montré que la dynamique des populations de plusieurs espèces de Collemboles était liée à la colonisation microbienne plus ou moins importante de leur matériel alimentaire. Des cultures pures d'Actinomycetes sur agar ont ainsi eu une influence spécifique sur la dynamique des populations de plusieurs espèces.

Les Collemboles ne digèrent pas les celluloses, les hémicelluloses et surtout la lignine, comme le montre l'examen de leurs contenus digestifs. Par contre, les mycéliums de champignon fréquemment

ingérés forment une transition entre les tissus végétaux et les tissus animaux (BODVARSSON, 1970). Une relation existe souvent dans les sols entre l'importance des champignons et l'abondance des Collembolés (NAGLITSCH et GRABERT, 1968).

Il est à rappeler que de très nombreux Collembolés trouvent les débris végétaux dont ils se nourrissent, broyés et plus ou moins décomposés, dans les excréments des herbivores de la méso et de la macrofaune.

Nombreux sont les Collembolés à régime éclectique et GILMORE et RAFFENSPERGER (1970) ont montré que les différences alimentaires sont parfois dues, plus à la diversité des habitats qu'aux espèces. Mais, inversement, il est des Collembolés à régime alimentaire très spécifique. CASSAGNAU (1952) a ainsi trouvé dans une même touffe de mousse à côté de *Friesea* (Brachystomellidae) renfermant des mastax de rotifères, des *Coloburella vandeli* Cass. Del. (Isotomidae) bourrés de Diatomées, absentes chez les *Friesea*, ce qui implique ici un choix très net de la nourriture.

Il est aussi des Collembolés du sol connus comme exclusivement carnivores. *Isotoma macnamarai* chasserait d'autres Collembolés et *Friesea claviseta* est même accusé de cannibalisme (DENIS, 1949). On a signalé des Collembolés mangeant des œufs de tiques. D'autres Collembolés pourraient, conjointement à de nombreux Acariens, aider à la destruction des œufs d'*Ascaris* dans les sols contaminés (LYSEK, 1963). GILMORE (1970) a aussi montré que de très nombreux Collembolés se nourrissent de Nématodes et sont en fait omnivores, ce qui rappelle une fois de plus le danger que présentent les pesticides de détruire les animaux prédateurs des parasites de culture.

Enfin, chez les Cyphoderidae termitophiles, plusieurs Collembolés se nourrissent sur les meules à champignons des Termites champignonnistes. *Calobatinus Grassei* et *Calobatinus occidentalis*, situés à cheval sur la tête des soldats de *Bellicositermes*, attraperaient quelques gorgées de nourriture au moment où les ouvriers donnent la becquée aux soldats (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1948).

Pour conclure, on peut considérer que les Collembolés sont en majorité phyto-saprophages, la plupart étant polyphages et s'attaquant de préférence aux litières végétales en voie de décomposition, et donc déjà colonisées par les champignons et les bactéries.

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les Collembolés et l'humidité

Les Collembolés sont généralement très hygrophiles, surtout ceux qui vivent dans le sol, mais il en est qui grimpent aux plantes, qui vivent dans les habitations (*Lepidocyrtinus domesticus*), ou même que l'on rencontre sur des rochers très secs (*Entomobrya pulchella*). Chaque espèce de Collembolée a son humidité préférentielle (KUHNELT, 1961).

Les Collembolés se déplacent en marchant sur la pointe des griffes. Ils sont difficilement mouillables et la plupart des espèces ne craignent pas les phénomènes de tension superficielle. On peut facilement observer à la loupe binoculaire des Sminthuridae se déplaçant sur l'eau sans en crever la surface et, autre exemple, les *Actaletes* du littoral marin vivent couramment au contact de l'eau de mer. Il est vraisemblable que le soin que les Collembolés mettent à faire leur toilette est en rapport avec cette non-mouillabilité. Les Sminthuridae, trop globuleux pour se lécher, se frottent avec une goutte de salive tenue entre la griffe et l'appendice empodial des pattes.

Le tube ventral des Collemboles serait pour certains en relation avec le sens de la tension superficielle ou la connaissance de l'état hygrométrique du milieu, mais, pour d'autres, il serait au contraire un organe adhésif ou un organe d'absorption d'eau, voire un organe servant à la transmission du sperme (HALE, 1965a, 1965b).

La non-mouillabilité de la plupart des Collemboles hémiedaphiques et euédaphiques contribue à en favoriser la dispersion par les eaux de ruissellement et leur permet, quand le sol vient à être inondé, de s'entourer d'un manchon d'air maintenu en place par leur pilosité. Cet air ainsi retenu leur permet de respirer en attendant le drainage naturel du sol. Tous les Collemboles n'offrent d'ailleurs pas la même résistance à la submersion, et nombreux sont ceux qui, en cas de fortes pluies, grimpent sur les troncs des arbres, parfois même jusqu'à 5 mètres de hauteur (BOWDEN, HAINES et MERCER, 1976).

La réponse des Collemboles à la dessiccation semble se situer entre pF 4,2 (point de flétrissement permanent) et pF 5 (eau d'hygroscopicité), même chez des Collemboles cavernicoles Hypogastruridae qui ne rencontrent jamais un tel degré de siccité (VANNIER et THIBAUD, 1968).

Des cas d'anhydrobiose suivie de réhumidification et «regonflement» ont été observés chez *Folsomides variabilis* Gisin (Isotomidae) (POINSOT, 1968) et *Brachystomella parvula* (Schaeffer) (Poduridae) (POINSOT, 1974). Ce mode de résistance permettrait à ce dernier Collemboule de supporter la sécheresse de l'été en Provence.

VANNIER (1974) a aussi montré que la résistance cuticulaire de *Tetrodontophora bielanensis* (Waga) augmentait avec le déficit de saturation de l'air ambiant, mais lorsque ces animaux se roulent en boule, leur vitesse d'évaporation augmente dans le rapport de 1 à 3, et même 5 (VANNIER, 1975).

Les Collemboles et la température

Les Collemboles supportent d'autant plus mal les fortes températures qu'ils sont soumis à un climat sec qui les déshydrate, encore qu'il existe des formes supportant 40° ou même 50°C (MASSOUD, 1971).

Pour les basses températures, la limite de résistance des Collemboles varie beaucoup avec les espèces. La plupart ne bougent plus ou meurent en dessous de zéro degré, ne survivant que sous forme d'œufs ; d'autres s'enfoncent dans la profondeur du sol. La résistance des Collemboles au froid paraît en général inférieure à celle des Acariens, et notamment à celle des formes juvéniles des Acariens fortement sclérifiés. Il est toutefois des espèces de Collemboles adaptées au froid, tel *Isotoma saltans*, la puce des glaciers, tel aussi *Anurophorus subpolaris* trouvé par -50°C au pôle sud (WISE, 1965).

La température la plus favorable se situe pour de nombreuses espèces entre 10° et 30°C.

Les Collemboles et la lumière

Les Collemboles du sol manifestent généralement un phototropisme négatif léger qui gêne parfois l'étude de leur comportement, mais il est des Collemboles indifférents à la lumière et d'autres, parmi ceux de surface, qui semblent au contraire la rechercher (DENIS, 1949).

Aucune réaction à la lumière, à la température et aux gradients d'humidité n'ont pu être observées chez *Onychiurus cavernicolus* et *O. vornatscheri*, espèces vivant dans les horizons profonds des sols ou les caves (MAIS, 1969).

LES COLLEMBOLLES DANS LE SOL

Densité des Collembolles dans les sols

Les Collembolles sont certainement, après les Acariens, les Arthropodes les plus nombreux du sol. On peut en trouver de 10 000 à 200 000 et plus au mètre carré, compte tenu qu'il existe de très grosses variations saisonnières et que la distribution de ces insectes n'obéit que rarement au hasard. De nombreuses espèces vivent en effet groupées en colonies : *Onychiurus armatus* formerait ainsi des groupements d'environ 8 cm de diamètre et *Tullbergia krausbaueri* des groupements d'environ 30 cm de diamètre (KÜHNELT, 1961). La situation de ces colonies correspondrait à des conditions uniformes d'humidité.

CASSAGNAU (1961), considérant à la fois la densité et la fréquence des espèces, a essayé d'en exprimer la distribution dans le tableau suivant :

coefficient de fréquence (1)	espèces abondantes dans au moins 25 % des échantillons plus de 50 individus dans 500 cm ³	espèces rares dans moins de 25 % des échantillons plus de 50 individus dans 500 cm ³
plus de 15	espèce expansive	espèce diffuse
de 15 à 5	espèce localisée	espèce dispersée
moins de 5	espèce très localisée	espèce rare

(1) $Cf = \frac{Pa}{P} \times 100$	Pa = nombre de prélèvements où l'espèce A est présente P = nombre total de prélèvements
------------------------------------	--

Sous nos climats tempérés, un sol à mull de forêt feuillue renferme en moyenne 200 000 Collembolles au mètre carré, soit une masse vivante de 2 g et une consommation de 0,5 à 2 mg d'oxygène à l'heure et à 18°C d'après les études respirométriques de ZINKLER (1966). Pour DUNGER (1968b) : 2 g de gros Collembolles consomment approximativement 1 mg d'oxygène à l'heure et à 18°C, et 2 g de petits Collembolles 3,5 mg d'oxygène. HEALEY (1970) pour 200 000 Collembolles estime aussi que la consommation d'oxygène se situe entre 0,56 et 2,8 mg à l'heure.

Les sols sous forêts de conifères renferment généralement moins de Collembolles que les sols sous feuillus. POOLE (1961) a ainsi trouvé dans un sol sous forêt de sapins dans le nord du Pays de Galles 46 700 Collembolles au m² ; parmi les espèces les plus communes, 3 étaient fonction de l'humidité de l'horizon organique et 3 en relation avec son épaisseur.

Chaque petit Arthropode (Collembole ou Acarien) disposerait dans les quatre premiers centimètres d'un sol brun sous forêt d'environ 100 mm² de surface de microgaleries (HAARLOV, 1955).

Dans les formations naturelles plurispécifiques, la grande diversité des débris végétaux détermine un nombre élevé d'espèces. MALDAGUE (1961b) a ainsi trouvé au Zaïre, dans une forêt plurispécifique, 50 espèces d'Acariens avec 17 à 18 % de formes immatures et, dans une forêt monospécifique, 30 espèces différentes avec 30 % de formes immatures.

STEBAEVA (1963), dans les forêts de feuillus mixtes et les forêts de peupliers de la République de Tuva (U.R.S.S.), a dénombré respectivement 45 et 36 espèces de Collembolles qui presque toutes disparaissent progressivement en descendant dans les steppes de plaine où vivent 13 nouvelles espèces, de caractère plus édaphique et à répartition moins régulière.

Les sols agricoles sont parfois riches en Collemboles, certains de ceux-ci pouvant éventuellement servir d'indicateurs de fertilité. Le travail des sols tend plus à diminuer les populations d'Acariens, et notamment d'Oribates, que les populations de Collemboles.

Les sols de pâturages sont souvent pauvres en Microarthropodes, mais d'autant moins que ces sols sont plus fortement enrichis en fumier.

Dans les sols tropicaux de savane, le climat, la végétation, le feu de brousse et les termites contribuent pour l'essentiel à déterminer le peuplement microarthropodien. Acariens et Collemboles y sont souvent peu nombreux et d'autant moins diversifiés que l'équilibre naturel a été plus modifié. Seuls les Microarthropodes euédaphiques, tels les Symphytes (Myriapodes) sont peu affectés par le feu de brousse, dont les conséquences ont déjà été analysées dans le premier chapitre.

Dans les sols des régions intertropicales non soumis aux feux de brousse, et plus précisément dans la région de Yangambi au Zaïre, MALDAGUE (1961b) a aussi constaté qu'en s'éloignant du climax, et donc en passant de la grande forêt à des forêts dégradées puis à des cultures de *Brachiaria* ou de *Stylosanthes*, à des parasoleraies, à des prairies, à la jachère à *Lilanda* et à la culture à *Lilanda*, MALDAGUE a constaté que non seulement la diversité des Microarthropodes diminue, mais aussi leur nombre. Toutefois, au cours de cette diminution des Microarthropodes, le pourcentage des Acariens s'abaisse, alors que celui des Collemboles augmente, d'où une diminution régulière du rapport Acariens/Collemboles, au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la végétation climacique vers des équilibres végétaux plus simples. Comme nous l'avons déjà écrit pour les Acariens, le rapport Acariens/Collemboles est un rapport beaucoup trop global et beaucoup trop grossier, qui demande à être nuancé et analysé au cours des saisons.

Action des Collemboles dans la destruction des débris végétaux

Les Collemboles, dans leur grande majorité, s'attaquent d'autant plus facilement aux litières végétales que celles-ci disparaissent plus rapidement dans les conditions naturelles. Ils reprennent aussi souvent les gros débris végétaux subsistant dans les déjections des vers, des Isopodes ou des Diplopodes.

Dans les sols sableux sous mousses des anciennes dunes de Hollande, les Isotomidae sont les principaux agents de la destruction des débris végétaux, les autres Collemboles saprophages apparaissant de préférence dans les sols de lande ou les sols sous végétation herbacée (VAN DER DRIFT, 1964).

D'après SCHALLER (1950), une population de 100 000 Collemboles au m² pourrait produire chaque année 183 cm³ d'excréments.

En dépit de leur nombre, les Collemboles et les Acariens Oribates paraissent détruire moins de débris végétaux que certaines larves de Diptères. Toutefois, l'action réductrice des Collemboles et des Acariens sur la litière végétale est une action faible et lente, mais continue, alors que l'action réductrice des larves de Diptères est une action très importante et rapide, mais limitée dans le temps, car liée aux pullulements tout provisoires de ces larves.

Dans les déjections des Collemboles (comme dans celles des Oribates), les microorganismes sélectionnés se trouvent intimement mélangés aux débris végétaux dans des conditions physico-chimiques qui leur sont en principe favorables : bonne humidité, richesse en azote et pH généralement supérieur à 7. La présence d'éléments minéraux fins s'observe aussi très souvent dans ces excréments, à la différence de ce qu'il en est chez les Oribates (BODVARSSON, 1970 ; RUSEK, 1975).

Les Collemboles et les Acariens, par leur activité, accroissent l'activité biologique des sols et peuvent favoriser aussi bien les processus d'humification que ceux de déshumification selon les équilibres pédologiques. NAGLITSCH (1965) a ainsi constaté une action déshumifiante ou neutre de *Folsomia fimetaria* vis-à-vis de certaines feuilles de la litière (cf. Chapitre 2).

Action des Collemboles sur la physique et la chimie des sols

L'action des Collemboles sur la porosité des sols semble assez faible, la plupart des Collemboles empruntant les cavités et galeries préexistantes. Cependant, un comportement constructeur a été observé chez les Isotomidae : *Subisotoma variabilis* et *Isotomurus* (POINSOT, 1966), ainsi que chez des Onychiuridae (MASSOUD, POINSOT et POIVRE, 1968). Ce comportement constructeur aurait un caractère facultatif ; il serait nécessaire avant le passage des animaux à la vie ralentie et correspondrait peut-être à un besoin en aliments minéraux ou organiques indispensables à la survie de l'animal pendant sa phase de repos (POINSOT, 1971). La teneur en eau du milieu joue aussi un rôle dans le déclenchement de ce comportement constructeur (MASSOUD, 1971).

On observe une corrélation entre la structure du sol et la distribution des Collemboles mais, pour des espèces de mêmes dimensions, il existe des variations en fonction des besoins écologiques (HAARLOV, 1955) et des adaptations morphologiques (POOLE, 1957).

L'action des Collemboles sur la physique et la chimie des sols découle essentiellement de l'action que ces insectes ont sur la destruction des débris végétaux, leur humification et l'activité biologique globale du sol. Les conséquences directes et indirectes possibles de cette action ont déjà été analysées avec les vers annelés. Rappelons que les Collemboles peuvent avoir un rôle très limité dans le transport des minéraux du sol (BODVARSSON, 1970).

Les Collemboles dans l'équilibre biologique des sols

Les Collemboles sont habituellement les insectes les plus nombreux du sol et, étant donné leur pouvoir de multiplication élevé et leur rapidité de croissance, ils forment une source importante de nourriture pour de nombreux prédateurs : araignées (MANLEY, BUTCHER et ZABIK, 1976), Acariens Mésostigmates, Japygidae, Staphylins, Carabes, Pseudoscorpions, certains Chilopodes et aussi diverses fourmis (VANNIER, 1971c). Les araignées, très abondantes dans les vieilles prairies, y exercent en surface une pression prédatrice très forte.

Les Collemboles constituent avec les Acariens l'essentiel de la mésofaune (ou méiofaune) et ils marquent un stade dans la dégradation des débris végétaux.

Le rapport Acariens/Collemboles a été utilisé pour essayer de caractériser le degré d'évolution des écosystèmes par rapport au climax. On a vu que dans les sols ferrallitiques du Zaïre, MALDAGUE (1961b) avait observé une évolution inverse des pourcentages d'Acariens et de Collemboles, dans des écosystèmes de plus en plus éloignés du milieu forestier climacique. En comparant le rapport Acariens/Collemboles aux indices de diversité des biocénoses, MALDAGUE avait constaté que ce rapport diminuait avec la simplification des écosystèmes et leur stabilité décroissante. « 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 ».

BYZOVA (1963) a confirmé ce fait dans les sols de prairie de la Taïga d'Europe Centrale, par ailleurs très pauvres en Acariens, à l'exception d'*Oppia nova* qui, avec le Collembole *Folsomia quadrioculata* offrent des populations abondantes et caractéristiques de ces sols de prairie. KIPENVARLIC (1963) a aussi observé que le rapport Acariens/Collemboles diminue dans les sols acides sur lehm quand ces sols viennent à être cultivés.

Le rapport Acariens/Collemboles demande en fait à être explicité en fonction des variations saisonnières des diverses populations d'Acariens et de Collemboles, et en fonction des divers horizons pédologiques. Ainsi, MILNE (1962) en Angleterre a montré dans un sol sous fougères que les populations

de Collembolles y passent par un maximum en hiver et en début d'été, la poussée des populations variant selon les espèces ; les individus les plus jeunes des différentes espèces y sont aussi plus abondants dans les horizons profonds.

CASSAGNAU et ROUQUET (1962), dans les sols du jardin botanique de Toulouse, ont mis en évidence deux peuplements de Collembolles : l'un de saison froide et humide et l'autre de saison chaude et sèche. La saison froide, loin de correspondre à un appauvrissement de la faune du sol, représente en fait pour bien des espèces la période d'expansion maximale, surtout en raison de la forte humidité des divers milieux.

BOGOJEVIC (1967) a pu aussi observer, dans un sol situé près de Belgrade, une inversion saisonnière dans la dominance des Acariens et des Collembolles. Les Acariens dominent en été et en automne, les Collembolles en hiver et au printemps.

Aux Indes, enfin, SINGH et PILLAI (1975) ont trouvé une corrélation positive entre les Collembolles et les Oribates et une corrélation négative entre les Collembolles et les Prostigmatés (= Trombidiformes). Les Collembolles et les Oribates dominaient dans les sols riches en matières organiques et les Prostigmatés dans les sols pauvres en matières organiques.

Des pullulements importants de Collembolles se rencontrent parfois dans les litières végétales ou les pots de fleur (poux de terre) à milieu particulièrement favorable, mais il est aussi des pullulements spectaculaires dont le déterminisme nous échappe, tels certains pullulements d'*Hypogastrura* à la surface des sols ou encore les pullulements d'*Isotoma saltans* sur la glace (d'où le surnom de « puce des glaciers » donné à ce Collembolle).

Une brutale poussée de la microflore ou une faille dans le mécanisme prédateur doit souvent être à l'origine de ces pullulements.

Les Collembolles, indicateurs de fertilité.

On a parfois recherché dans les peuplements de Collembolles des espèces ou des associations qui soient caractéristiques du degré de fertilité des sols. GISIN (1955) a ainsi suggéré qu'en Suisse *Tullbergia krausbaueri* dominerait dans les sols de vigne de haute qualité, alors que d'autres genres ou espèces, comme *Onychiurus*, *Pseudosinella* et *Folsomia multiseta* demeureraient de préférence dans les sols vinicoles moins fertiles. NOSEK et AMBROZ (1964) ont toutefois montré que les associations de Collembolles dépendent avant tout du microhabitat. Pour des sols de même type ou des communautés végétales identiques, ces associations peuvent être très différentes, d'autant plus que les conditions biogéographiques et historiques ont beaucoup d'importance.

Quelques rares Collembolles sont par contre prédateurs de cultures. Ainsi, *Onychiurus armatus* (Tulb.) et *O. fimetarius* (L.) s'attaqueraient en Angleterre aux racines de betteraves sucrières (BAKER et DUNNING, 1975).

INFLUENCE DES PESTICIDES ET DES PRATIQUES AGRICOLES SUR LES MICRO-ARTHROPODES (ACARIENS ET COLLEMBOLLES)

Les pesticides

Nous n'avons encore que peu d'indications en ce qui concerne l'action des insecticides d'origine non organique ou d'origine végétale (Nicotine, Pyrèthre, Roténone), car c'est surtout l'action des insecticides organiques de synthèse (insecticides chlorés, insecticides phosphorés, carbamates et dérivés nitrés) qui a principalement fait l'objet des recherches. MASSOUD (1976a) en a esquissé une brève synthèse.

Nous n'envisagerons, à titre d'exemple, que l'effet de quelques insecticides.

D'après les observations de nombreux auteurs (HOFFMAN et autres, 1949 ; BAUDISSION, 1952 ; GRIGOR'EVA, 1952 ; HITCHCOCK, 1953 ; RICHTER, 1953 ; SHEALS, 1955, 1956 ; FOX, 1967 ; EDWARDS, DENNIS et EMPSON, 1967, etc.), le HCH (hexachlorocyclohexane) en poudre ou en émulsion, et à raison de 1 à 1,5 g de HCH gamma (lindane) par m², réduit pour plusieurs mois les populations de Microarthropodes, même si dans les premières semaines se manifeste d'abord une augmentation passagère de certaines espèces.

A plus faible concentration, le HCH peut, selon les sols et les circonstances, soit réduire les populations, celles-ci redevenant normales après 1 à 2 mois, soit au contraire déterminer dans l'immédiat une augmentation passagère de ces populations, et notamment des Collembolles de surface et des Acariens Trombidiformes.

Le D.D.T. (Dichlorodiphényltrichloroéthane) aurait tout au moins vis-à-vis des Microarthropodes du sol, des effets moins néfastes que le H.C.H. Il favorise le plus souvent les populations de Collembolles, d'Oribates et d'Acaridides et ne serait toxique pour elles qu'à de très fortes concentrations, bien supérieures à celles normalement utilisées (VAN DE BUND, 1965). Le D.D.T. accroît ces populations de Microarthropodes jusqu'à un maximum qui se situe, par exemple, neuf mois après le traitement ; après quoi, ces populations retombent généralement à un niveau légèrement supérieur à celui des parcelles non traitées. Cette augmentation des Collembolles doit correspondre à une diminution des prédateurs : araignées, larves de Coléoptères (EDWARDS et DENNIS, 1960), Carabes, et Acariens Mésostigmates (SHEALS, 1956 ; EDWARDS, 1964 ; EDWARDS, DENNIS et EMPSON, 1967).

Nous avons là une illustration de la loi de perturbation des moyennes de VOLTERA qui veut que «si une action uniforme et proportionnée est entreprise pour détruire les individus de deux espèces dont l'une est prédatrice de l'autre, la moyenne du nombre des individus de l'espèce prédatrice diminue, alors que la moyenne du nombre des individus qui servent de proie augmente». On peut par suite craindre que là où l'emploi des insecticides devient pratique courante, la suppression des prédateurs ne favorise dangereusement l'augmentation des espèces phytophages et qu'il n'apparaisse alors davantage de parasites des cultures ; peu de cas de ce genre ont cependant jusqu'ici été signalés.

De nombreux Microarthropodes peuvent contribuer à la dégradation du D.D.T. (KLEE, 1971 ; KLEE, BUTCHER et ZABIK, 1973), mais ils semblent incapables de poursuivre cette dégradation au-delà du D.D.E. (Dichlorodiphényléthane), ce qui expliquerait les concentrations élevées de D.D.E. présentes en début de chaînes alimentaires (MANLEY, BUTCHER et ZABIK, 1976).

AUCAMP et BUTCHER (1971) ont montré que l'Oribate *Caloglyphus krameri* était capable de convertir rapidement en D.D.E. le D.D.T. ingéré avec la nourriture contaminée, alors que l'Oribate *Rhizoglyphus robini*, collecté dans le même habitat, s'avérait mal adapté à cette fonction et ne renfermait que de très petites quantités de D.D.E. Le Collembolle *Folsomia candida* dégrade de même le D.D.T. en D.D.E., composé non moins toxique que le D.D.T.

L'Aldrine est un insecticide organochloré qui diminue généralement les Microarthropodes du sol (EDWARDS et DENNIS, 1960) et notamment les Collembolles Entomobryidae et Isotomidae (EDWARDS, DENNIS et EMPSON, 1967). Cet insecticide ne paraît pas affecter les Acariens prédateurs (EDWARDS, 1964).

Parmi les insecticides qui sont des dérivés nitrés, le Dinitroorthocresol (DNOC) a été utilisé comme ovicide contre le pou de San José dans les vergers, comme nématicide, comme acaricide en viticulture, comme herbicide dans des cultures de céréales (maïs, lin,...) et même comme agent défoliant

pour la pomme de terre. Il semble cependant avoir une très nette action stimulante sur la vie du sol. Les Collembolés et les Acariens peuvent augmenter de 30 % après les traitements légers au DNOC, et comme suite à une augmentation des bactéries, des champignons et des Nématodes dont ils se nourrissent. Une augmentation de rendement accompagne généralement l'augmentation d'activité biologique (KARG, 1964).

Concernant les herbicides, le 2,4-D et les herbicides MCPA (acide 2-méthyl, 4-chlorophénoxyacétique) ne paraissent pas affecter de manière appréciable le peuplement microarthropodien des sols (RAPOPORT et GRACIELA CANGIOLI, 1963).

Les pratiques agricoles : cultures et fumures

La mise en culture d'un sol se traduit habituellement par une réduction brutale de la faune, qui persiste même après le retour à la jachère.

Un labour superficiel avec fumure peut cependant accroître le nombre de Collembolés, alors qu'un labour profond le diminue généralement fortement ; la recolonisation s'effectue plus vite par les Collembolés que par les Acariens Oribates et Mésostigmates (SHEALS, 1956).

Le mulching augmente par contre le nombre de Collembolés. HOLLER-LAND (1958) a constaté que le nombre moyen annuel de Collembolés, dans un sol sous prairie fauchée et sur 35 cm de profondeur, est passé de 44 000 à 76 000 au m² quand l'herbe a été laissée en surface comme un mulch, alors qu'il est tombé à 26 000 quand le sol a été conservé dénudé. Les espèces saprophages ont été favorisées par le mulch herbacé.

Les fumures organiques d'origine animale accroissent fortement les populations de Collembolés, et notamment certains Isotomidae et les Poduromorphes qui constituent un groupe typiquement coprophile ; ceux-ci colonisent les bouses et les crottins après les Diptères et les Coléoptères (THOME et DESIERE, 1975). Trois ans après un apport de fumier, certains Collembolés peuvent encore présenter une population plus importante (HOLLER-LAND, 1962). Les Sminthuridae, au contraire, sont très nombreux dans les prairies mais fuient l'emplacement des excréments ; leur absence dans un échantillon de sol constitue, de ce fait, l'indication du dépôt parfois ancien d'un de ces excréments (THOME et DESIERE, 1975).

Dans le cas de deux tas de feuilles compostés différemment, GISIN (1956b) a observé un changement net dans la composition du peuplement des Collembolés, et il ne put ensemer, après l'évolution des composts en terreaux, l'un de ces terreaux avec les Collembolés de l'autre terreau, bien que tous deux soient d'aspect rigoureusement identique.

Ce même auteur (GISIN, 1956a) a aussi constaté des changements de faune, et plus particulièrement des populations de Collembolés, dans des sols amendés pendant deux ans au krillium.

Concernant les éléments minéraux, WAKERLEY (1963) a noté l'action favorable des apports de calcaire et de phosphates sur la production d'un tapis herbacé et sur le développement de ses populations de Collembolés, maximum dans les sols amendés à pH 6,5.

HOLLER (1962) et HOLLER-LAND (1962) ont constaté que les carences en potasse et en phosphore pouvaient déterminer une diminution des Collembolés et des Acariens. L'azote ne leur serait profitable qu'à concentration bien définie : tout excès leur serait nuisible, un appauvrissement des espèces pouvant apparaître après plusieurs années de luzerne.

Les changements dans les populations de Microarthropodes (Acariens et Collembolés) traduisent l'influence des cultures sur la biologie et la physique des sols, et notamment sur la porosité.

II – LES AUTRES INSECTES APTÉRYGOTES

LES PROTOURES

On en connaît dans le monde environ 150 espèces réparties en 16 genres (TUXEN, 1964).

Ces petits animaux décolorés et à téguments très minces passent facilement inaperçus dans les faunes récoltées. Ils sont cependant abondants dans les milieux humides riches en matières organiques en voie de décomposition, tels que les litières et les horizons humiques des sols forestiers, les mousses, les bois en décomposition, les tas de compost et les nids souterrains des petits mammifères (NOSEK, 1975). Ils seraient peut-être plus rares dans les lieux où les champignons poussent (KUHNELT, 1955), encore que *Acerentomon doderoi* préfère les sols faiblement acides voisins de pH 6,5 et se nourrit préférentiellement des mycorhizes poussant sous les chênes et les charmes (STURM, 1959).

D'après RAW (1956), qui les a étudiés dans des prairies anglaises, les Protoures ne sont pas distribués au hasard, mais tendent à apparaître groupés ; ils seraient aussi plus nombreux dans les prairies calcaires.

Dans des sols sous hêtraie, VAN DER DRIFT (1951) n'a pas trouvé de Protoures, alors que dans le sol d'une chênaie voisine, ce même auteur en a compté quelques centaines au mètre carré. FRANZ (1950, 1960) en a dénombré 300 à 450 au mètre carré dans un sol sous forêt de pins.

Les Protoures sont des microphages réducteurs de la matière organique, essentiellement détritivores et plus rarement mycétophages. Ils stimulent la vie microbienne du sol en y accélérant la transformation des matières organiques. NOSEK (1975) suggère qu'ils pourraient peut-être servir d'indicateurs de l'état du sol, et que leur rôle possible en tant que vecteurs d'espèces phytopathogènes serait aussi à considérer.

On distingue deux sous-ordres de Protoures :

- les EOSENTOMONIDEA qui possèdent des stigmates et des trachées sur le mésothorax et le métathorax ;
- les ACERENTOMONIDEA qui sont dépourvus de stigmates et de trachées.

LES DIPLOURES

On en connaît dans les sols environ 150 espèces.

On distingue facilement deux familles de Diploures :

- les JAPYGIDAE qui, à l'extrémité de leur abdomen, ont des cerques en forme de pince. On distingue parmi eux les *Projapygidae*, dont les cerques multiarticulés et courts logent un canal glandulaire ; certains auteurs en font une troisième famille.
- les CAMPODEIDAE qui possèdent de longs cerques multiarticulés sans canal glandulaire.

Les Diploures vivent dans les milieux humides : terre, mousse, humus, abris pierreux, grottes, etc. D'après BORNEMISSZA (1957), qui les a étudiés dans les sols de l'ouest de l'Australie, les Diploures préfèrent les sols à fine texture et à forte teneur en argile. Leur répartition serait assez régulière mais ils apparaissent toujours peu nombreux. VAN DER DRIFT (1950), dans des sols sous hêtraie, en a trouvé 200 au mètre carré. Personnellement, nous en avons toujours trouvé au début de l'hiver dans des terrains en friche de la région parisienne.

Du point de vue nutrition, les Campodeidae ont généralement un régime détritiphage et mycétophage, mais pour KUHNELT (1955) ils se nourriraient aussi de petites larves d'insectes, principalement de larves de Diptères. Les Japygidae, eux, sont carnivores et se nourrissent de Collembolles, d'Acariens (même à forte carapace) et, si l'occasion s'en présente, de Campodeidae (FOX, 1957).

Certaines espèces de *Parajapyx* du sol sont prédateurs de la canne à sucre à Porto-Rico. ...

LES THYSANOURES

On en connaît environ 42 genres et 350 espèces.

Il existe plusieurs classifications des Thysanoures. Nous distinguerons seulement ici deux sous-ordres :

- le sous-ordre des ARCHAEOGNATHA, dont les représentants ont des yeux composés, contigus sur le vertex, et dont les antennes sont rapprochées à leur base famille des MACHILIDAE
- le sous-ordre des ZYGENTOMA, dont les représentants ont des yeux composés, réduits et très écartés, et dont les antennes sont normalement placées famille des LEPISMIDAE

Machilis et Lépismes sont peu fréquents dans les sols.

Les Machilis vivent dans les broussailles, près des pierres et des rochers, et dans les endroits peu humides. Ils courent rapidement et peuvent sauter en contractant brusquement le thorax et l'abdomen. Ils semblent se nourrir d'algues microscopiques, de lichens, ou de petits débris végétaux (CHOPARD, 1947). *Petrobius maritimus* vit sur les rochers exposés aux embruns marins.

Les Lépismes courent rapidement, mais ne sautent pas comme les Machilis. Ils recherchent la chaleur et on en trouve même dans les sols sableux des régions arides. On en rencontre aussi dans les maisons (*Lepisma saccharina*, dit «poisson d'argent»). Plusieurs espèces vivent dans les fourmilières. Les Lépismes se nourrissent de débris végétaux et animaux, de pollen, de spores de champignons, de cellulose, de coton, de farine, etc. (CHOPART, 1947).

Chapitre 10

***TECHNIQUES D'ÉTUDE
DES MICROARTHROPODES***

CAPTURE DES MICROARTHROPODES ET PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS

EXTRACTION DES MICROARTHROPODES

Extraction par voie sèche

Extraction par lavage et flottation

Extraction par film graisseux

COMPTAGE ET TRI DES MICROARTHROPODES

PRÉPARATION DES MICROARTHROPODES

Fixation

Coloration

Éclaircissement

Montage et conservation

ÉLEVAGE DES MICROARTHROPODES

ANALYSE DES CONTENUS DIGESTIFS

TECHNIQUES D'ÉTUDE DES MICROARTHROPODES

CAPTURE DES MICROARTHROPODES ET PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS

En cassant des moites de terre ou en soulevant des litières, on voit facilement à la loupe se déplacer des Acariens ou sauter de gros Collembolés, vulgairement dénommés «poux de terre». Ces Microarthropodes, avec un peu d'adresse, peuvent être capturés à l'aide d'un petit pinceau mouillé ou d'un microaspirateur d'Entomologiste. Mais, pour des études de Pédobiologie, il est nécessaire de prélever de nombreux échantillons bien représentatifs (sol, mousses, lichens, excréments, etc.) et de ramener ces échantillons au laboratoire en vue d'une extraction massive des Microarthropodes par des techniques appropriées.

Certaines de ces techniques nécessitent que la faune soit conservée vivante, aussi est-il nécessaire de veiller à un transport correct et à une bonne conservation des échantillons. Le transport s'effectuera dans des récipients de nature variée mais non toxique : les échantillons seront par exemple placés dans des sacs en polyéthylène que l'on calera dans des boîtes rigides. L'humidité des échantillons devra être maintenue et toute élévation anormale de température évitée. Un stockage des échantillons à 5°C pendant une semaine ne paraît pas en modifier le peuplement (EDWARDS et FLETCHER, 1971).

Pour le prélèvement des échantillons de sol, VANNIER et VIDAL (1965) ont mis au point une sonde pédologique aidant à l'enfoncement de cylindres, faciles ensuite à récupérer et à ouvrir pour libérer l'échantillon. Une sonde cylindrique à sécateur et une sonde rectangulaire à éjecteur ont été aussi proposées par VANNIER et ALPERN (1968). La sonde cylindrique à sécateur permet de fractionner horizontalement le cylindre de terre en plusieurs échantillons, et donc d'étudier une répartition verticale. La sonde rectangulaire à éjecteur prélève un parallélépipède rectangle de faible épaisseur, éventuellement découpé en petites surfaces, et permet donc d'étudier une répartition horizontale.

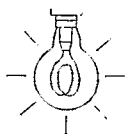
EXTRACTION DES MICROARTHROPODES

L'extraction des Microarthropodes à partir des échantillons rapportés peut être faite par voie sèche, par lavage et flottation, ou plus rarement par la technique du film graisseux.

VANNIER (1971b) a refait l'historique des diverses méthodes d'extraction des Microarthropodes et a donné le schéma des principaux appareils qui en jalonnent l'évolution. Celle-ci est fort instructive, mais

nous pensons qu'il est bon de nous limiter ici aux techniques simples mais suffisamment valables que l'on utilise actuellement.

Extraction par voie sèche



L'extraction par voie sèche s'effectue selon la technique de TULLGREN (1918), citée par MURPHY (1962), sur un entonnoir et avec une technique plus ou moins voisine de celle représentée sur la Figure 45.

Dans un entonnoir en plastique d'environ 25 cm d'ouverture, on place une cuvette en toile métallique à maille de 1 à 4 mm, sur laquelle on dispose l'échantillon de sol ou de litière. Un tube de récolte renfermant de l'alcool éthylique à 70° ferme la base de l'entonnoir.

L'échantillon est desséché progressivement au moyen d'une lampe à filament de carbone située à au moins 25 cm au dessus. Les Microarthropodes, fuyant la sécheresse, descendent à travers l'échantillon et finissent par tomber dans l'entonnoir et le tube de récolte.

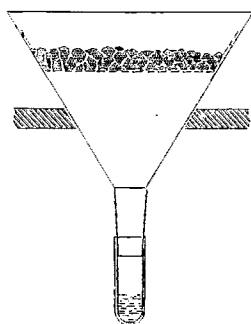


Figure 45 – Entonnoir d'extraction des Microarthropodes .

NEF (1971) a montré que lorsque le substrat est suffisamment humide, les Oribates sont géonégatifs et remontent donc vers la surface. Par contre, lorsque le substrat se dessèche, les Oribates deviennent géopositifs et se déplacent vers le bas, que l'atmosphère y soit plus sèche ou plus humide. Ce qui a pu très simplement être démontré par NEF à l'aide d'un dispositif expérimental à gradient de dessiccation progressant, non pas du haut vers le bas, mais du bas vers le haut. Seul compte pour l'extraction le pF atteint par l'échantillon dans lequel les Microarthropodes existent. Au fur et à mesure du dessèchement de l'échantillon, les différents groupes fauniques « décrochent » (VANNIER, 1970).

VANNIER et THIBAUD (1968) ont ainsi montré que la réponse des Collemboles à la dessiccation semble se situer entre pF 4,2 (point de flétrissement permanent) et pF 5 (eau d'hygroscopicité), même pour les Collemboles cavernicoles et alors qu'un tel degré de siccité demeure inconnu dans les grottes. Les Oribates (Acariens très sclérifiés) décrochent souvent après les Collemboles ou les autres Microarthropodes faiblement sclérifiés (VANNIER, 1967a, 1967b). Les Myriapodes très sclérifiés (Iules et Polydesmides) décrochent généralement les derniers. VANNIER (1971a) a recherché la signification de la persistance de la pédofaune après le point de flétrissement permanent.

Pour autant que la structure de l'échantillon le permet, la taille des mailles du tamis a avantage à être assez large. RECA et RAPOPORT (1975) ont ainsi constaté que le nombre total de Microarthropodes extrait s'accroît avec la taille des mailles, et ils estiment que seulement 50 % de la faune totale sont capturés avec un tamis à maille de 1,3 mm, 70 % avec un tamis à maille de 2,3 mm et 90% avec un tamis à maille de 4,5 mm. La nature de l'échantillon doit déterminer le choix de la maille du tamis.

Pour obtenir un meilleur rendement dans l'extraction, divers auteurs ont conseillé de prélever les échantillons de sol dans des récipients rigides et, si possible, mauvais conducteurs de la chaleur. La structure de la terre est ainsi mieux conservée et les animaux peuvent alors descendre plus aisément. Il y aurait aussi avantage à opérer sur des échantillons pas trop volumineux et de faible épaisseur (MURPHY, 1955 ; MOREAU, 1965), VANNIER (1966) conseille d'utiliser dans ce but des cuvettes

carrées en tôle d'acier dur dont le fond est garni d'une toile de tamis en laiton et dont un des côtés est mobile permettant une ouverture latérale à trois bords tranchants. Cette technique permet d'obtenir des plaques de sol de surface et de volume variables selon la taille des cuvettes : 400, 200, 100 et 50 cm² avec 2,5 et 5 cm d'épaisseur. Les petits prélèvements sont pratiques, mais les prélèvements de 100 cm² sur 2,5 cm d'épaisseur sont les plus efficaces : le nombre d'individus extraits est suffisamment élevé, la densité des individus maximale et le nombre d'espèces optimal (CANCELA DA FONSECA et VANNIER, 1969).

En fait, dans de nombreux sols, il est très difficile de prélever des échantillons de sol en cylindre sans en modifier la structure et, dans de nombreux cas, le plus simple pour le Pédobiologiste sera encore d'émietter délicatement son échantillon sur la toile métallique, au-dessus d'une feuille de papier ; celle-ci récoltera la terre passée à travers le tamis et permettra de la redisperser ensuite sur le dessus de l'échantillon. EDWARDS et FLETCHER (1971) ont cependant montré que mieux valait disposer l'échantillon intact en le retournant sur la toile métallique.

L'épaisseur de l'échantillon qui, pour un sol, ne doit pas dépasser 3 à 4 cm, peut-être toutefois plus importante pour un échantillon grossièrement structuré ou une litière végétale.

Il est absolument nécessaire, surtout pour les petits Microarthropodes très peu sclérifiés (Acaridides et petits Collembolles eudaphiques) que l'échantillon ne soit desséché que très progressivement et sur plusieurs jours, l'extraction devant être achevée après une semaine. Pour cela, la lampe à filament de carbone sera située d'autant plus loin de l'échantillon que celui-ci sera déjà sec au départ, ou que l'atmosphère sera plus desséchante. A la limite, la lampe, en début d'extraction, pourrait même, si nécessaire, être supprimée ou éteinte. De toute manière, cette lampe ne doit jamais être disposée à moins de 25 cm de l'échantillon, sauf éventuellement après une semaine pour vérifier la complète extraction des Microarthropodes.

Il est enfin parfois bon de disposer une mousseline au-dessus de l'entonnoir pour empêcher les petits Diptères attirés par la lumière de tomber dans l'appareil d'extraction, et, selon qu'on désire récolter une faune vivante ou morte, on placera dans le tube de récolte, soit une simple bandelette de papier filtre imbibée d'eau, soit un liquide fixateur ou de l'alcool à 70°.

Souvent de la terre et des débris tombent avec les animaux dans les tubes de récolte et en empêchent la reconnaissance et le comptage. Une séparation de la faune est alors nécessaire. La séparation par densité, avec, par exemple, une solution de bromure de baryum de densité 1,35, permet de récupérer intacts les animaux fortement sclérifiés, mais, par suite des phénomènes d'osmose, déforme considérablement les animaux peu sclérifiés.

C'est la raison pour laquelle nous avons adopté la technique suivante :

a - Décantation à l'eau

- Décanter doucement le tube de récolte au-dessus d'un petit bécquet et récupérer ainsi les animaux qui flottent en surface ainsi que ceux qui demeurent au-dessus du culot de terre et se laissent facilement entraîner avec le liquide. On peut s'aider éventuellement d'un petit pinceau très fin pour cette opération.
- Reprendre le culot de terre par de l'eau distillée, laisser reposer et redécanter le tube de récolte.
- Répéter encore une fois cette opération.

b - Séparations par densité

- Après ces trois décantations, tous les animaux fragiles sont pratiquement récupérés et les animaux qui restent sont fortement sclérifiés. Reprendre alors le culot de terre par une solution de bromure de baryum de densité 1,35 et récupérer les animaux flottant par décantation dans un bécquet différent du précédent. On peut là encore s'aider d'un petit pinceau fin.
- Répéter deux fois cette opération.
- Récupérer les animaux de ce second bécquet dans un petit creuset filtrant de 3 à 4 cm de diamètre monté sur fiole à vide ; le verre filtré du creuset sera choisi de porosité moyenne (n° 2 ou 3) et recouvert d'une rondelle de papier filtre très fin.

- Effectuer un très bon lavage à l'eau des animaux qui ont été séparés par le bromure de baryum. Pour cela, le creuset, entre les filtrations, est bouché à sa base par un simple bouchon de caoutchouc et joue ainsi le rôle de récipient de lavage.

c - Récupération globale des animaux

- Dans ce même creuset filtrant, verser ensuite les animaux précédemment récoltés par décantation à l'eau.
- Rincer l'ensemble des animaux une dernière fois à l'eau distillée et aspirer tout le liquide demeurant dans le creuset.
- Transporter alors avec des pinces fines la rondelle de papier filtre du creuset dans de l'eau légèrement alcoolisée ou de l'alcool à 70° et, par agitation du papier filtre, en détacher les divers animaux récoltés. Vérifier sous loupe binoculaire qu'il ne reste plus d'animaux, tant dans le creuset que sur le filtre.

Divers perfectionnements ont été apportés à la technique d'extraction par voie sèche.

Plusieurs auteurs y ont adjoint l'effet d'un répulsif chimique qui, situé au-dessus de l'échantillon, contribue à en chasser la faune. LEWIS (1960) a ainsi utilisé la térébenthine pour l'extraction des Thysanoptères de graminées.

D'autres chercheurs ont cherché à avoir des gradients bien définis de température et d'humidité. KEMPSON, LLOYD et GHELARDI (1963) ont ainsi utilisé à la fois un chauffage à infra-rouge intermittent et une solution d'acide picrique ; celle-ci maintenue à température stable produit une forte humidité en dessous de l'échantillon.

Enfin et surtout, VANNIER (1964b) a mis au point un extracteur automatique qui dépasse très largement tous les perfectionnements apportés au classique appareil de Tullgren et qui permet l'analyse systématique de la fuite des animaux en fonction des conditions climatiques qui règnent autour de l'échantillon de terre ou de litière. Pour cela, l'unique tube collecteur, que l'on place habituellement sous l'entonnoir, est remplacé par une série de tubes qui viennent se placer à tour de rôle sous l'entonnoir suivant des périodes choisies à l'avance. Une modification de la partie supérieure de l'extracteur permet de suivre avec une très grande précision le dessèchement de l'échantillon ; celui-ci est en effet placé dans une nacelle en treillis métallique suspendue à une balance enregistreuse. Les divers résultats (courbe des temps, passage des tubes collecteurs, courbe de perte en eau et courbes de récolte des divers animaux) sont réunis sur un seul et même diagramme. Un thermomètre à contact et un hygromètre aident encore à la régulation et au contrôle de l'extraction (voir aussi VANNIER et CANCELA DA FONSECA, 1966).

Même en utilisant un extracteur aussi perfectionné que celui de VANNIER, par ailleurs plus adapté à l'étude du comportement des Microarthropodes qu'à leur extraction en série, les résultats acquis avec les entonnoirs d'extraction à sec sont très loin de donner une représentation fidèle des populations de Microarthropodes. TAMURA (1976), par la technique de l'entonnoir de Tullgren, n'a pu ainsi extraire que 16 % de la faune : 20 à 30 % pour *Hypogastrura denisana* et *Folsomia octoculata*, 18,8 % pour *Friesia japonica* et seulement 4,1 % pour *Onychiurus flavescens*. L'extraction par l'entonnoir de Tullgren apparaît surtout déficiente pour les individus de petite taille.

Extraction par lavage et flottation

Les méthodes d'extraction par lavage et flottation sont basées sur la dispersion des colloïdes de l'échantillon par du pyrophosphate ou de l'hexamétaphosphate, suivie de tamisages de plus en plus fins. Dans chaque fraction tamisée, les animaux sont ensuite séparés des éléments minéraux par densité ou légère centrifugation. Ces méthodes devraient théoriquement extraire toute la faune et donc pouvoir servir à étalonner les extractions par voie sèche, à obtenir certaines espèces peu mobiles, ou à étudier la proportion des différents stades d'une espèce à un moment donné.

La méthode d'extraction par lavage de D'AGUILAR, BENARD et BESSARD (1957) utilisait un bac de lavage muni d'un manchon vertical de toile métallique très fine permettant une élimination relativement facile des colloïdes dispersés. L'échantillon restant était entraîné sur des tamis de plus en plus

fins et les Microarthropodes, dans les différentes fractions tamisées, étaient ensuite récupérés à l'aide d'un liquide de densité élevée, en l'occurrence une solution de bromure de potassium de densité 1,35.

WILCOCKS et OLIVER (1971) ont mis au point une extraction des Microarthropodes par entraînement des colloïdes à travers une série de tamis tournant horizontalement, puis séparation densimétrique des éléments restants.

BEUTE (1974) a proposé, après immobilisation des animaux par 100 ml de malathion à 0,5 %, d'agiter 50 cm³ de sol dans 600 ml d'eau puis, après décantation de 1 à 2 mn, de filtrer la suspension sur des tamis de 351, 246 et 157 microns. Les refus de tamis sont repris séparément par 10 ml d'eau et 30 ml d'une solution de sucrose 1,5 M, puis centrifugés 1 mn à environ 450 g de force centrifuge. Le surnageant est ensuite filtré sur filtre Millipore. L'action d'un dispersant nous apparaît toutefois nécessaire pour tous les sols dont la structure ne s'écroule pas totalement à l'agitation dans l'eau.

Personnellement, nous avons utilisé pour l'extraction des Microarthropodes par lavage un très simple montage de laboratoire ayant l'avantage de nous éviter la construction d'un appareil coûteux et délicat. Nous en donnons ci-dessous la description pensant qu'il peut éventuellement aider à la construction d'autres montages de même nature.

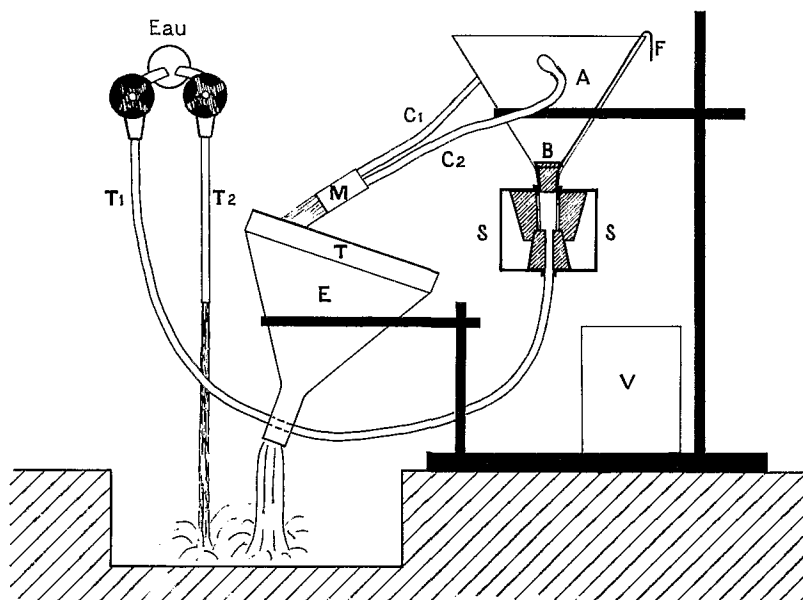


Figure 46 – Appareil d'extraction de la faune par lavage

Méthode d'extraction des Microarthropodes par lavage et flottation

On dispose dans une fiole conique d'un litre à large ouverture 200 centimètres cubes de terre (ou 250 à 300 grammes) ; on amène à un volume de 400 ml avec de l'eau distillée et on ajoute 100 ml d'une solution à 2,5 % d'hexamétaphosphate de sodium pour assurer la dispersion de l'échantillon. On laisse bouchée 24 heures la fiole conique, en l'agitant légèrement 2 ou 3 fois pendant ce laps de temps. Puis, on verse toute la boue et les eaux de rinçage dans l'entonnoir A de l'appareil d'extraction schématisée sur la Figure 46. Cet appareil a pour but de séparer rapidement la faune et les débris végétaux des éléments minéraux du sol.

En même temps qu'on débouche l'entonnoir A, en retirant le bouchon B relié au fil F, on ouvre lentement la circulation d'eau dans le tuyau T1. L'eau monte dans l'entonnoir A, et vient déborder par les conduits C1 et C2

sur le tamis T (tamis à maille de 40 microns). Un tourbillon se crée dans l'entonnoir A où les éléments lourds demeurent. Les éléments colloïdaux, un peu de sable fin, la faune et les débris végétaux sont progressivement entraînés par l'eau sur le tamis T. Seuls les éléments colloïdaux traversent ce tamis et s'écoulent directement dans l'évier, à moins que l'on ne désire les récupérer. Au bout de quelques minutes, le milieu devient plus clair dans l'entonnoir A et l'on peut alors accroître légèrement le débit d'eau qui, au début, doit être maintenu assez bas.

Le tamis T est volontairement incliné et, afin d'éviter qu'il ne s'obstrue, on dirige toujours les jets des conduits C1 et C2 sur la partie la plus haute de ce tamis ; au cas où cependant le tamis viendrait à s'engorger, il faudrait en dégager rapidement la partie surélevée à l'aide du jet d'eau T2 qui est spécialement prévu pour cela et qui normalement s'écoule dans l'évier. Une fois les eaux devenues claires, on inverse progressivement le sens d'inclinaison du tamis pour bien laver le dépôt qui s'est constitué dans sa partie inférieure.

Après 5 à 10 minutes de fonctionnement, les eaux dans l'entonnoir A sont devenues claires ; la faune et les débris végétaux sont entièrement retenus par le tamis. On arrête alors la circulation d'eau, et on entraîne tout le refus du tamis dans une fiole à décantation à l'aide d'une solution de bromure de potassium ou de baryum de densité 1,35. La faune et les débris végétaux y sont séparés du sable fin par densité. On récupère faune et débris végétaux et on les lave dans un creuset filtrant monté sur fiole à vide ; le verre fritté du creuset, choisi de porosité moyenne (n° 2 ou 3) est recouvert d'une rondelle de papier filtre à filtration lente.

Toujours dans le creuset filtrant (bouché alors à sa base), on peut, si on le désire, chercher à colorer différemment la faune et les débris végétaux. On laisse pour cela l'ensemble 10 minutes en contact avec du vert de méthyl à 0,5 % + 1 % d'acide acétique. On rince ensuite par de l'acide acétique à 1 %, puis on laisse en contact 30 minutes avec de la fuschine à 1 pour 500 + toujours 1 % d'acide acétique. Pour finir, on lave avec de l'eau distillée à 0,25 % d'acide acétique. Toutes ces colorations et ces lavages se font facilement dans le creuset filtrant. En fin d'opération, tous les débris végétaux sont colorés en bleu-vert très foncé et les animaux non sclérifiés, les pontes et les kystes, en rose.

Il arrive que les Collembolles non mouillables flottent en surface et ne veulent pas s'enfoncer dans le liquide. Il suffit généralement de deux gouttes d'éther acétique, déposées à la surface du liquide, pour briser les forces de tension, et déterminer l'enfoncement des Collembolles ; l'alcool, le benzène ou les mouillants comme le teepol demeurent inefficaces.

La faune et les débris végétaux étant colorés différemment, le comptage et éventuellement l'isolement des animaux s'en trouvent grandement facilités.

Appareil d'extraction :

- Entonnoirs A et E en polyéthylène, et de 25 cm d'ouverture.
- Tamis T à maille de 40 microns, et de 25 cm de diamètre.
- Tuyaux C1 et C2 de 10 mm d'ouverture.

Ces tuyaux pour se raccorder à l'entonnoir A ont été rentrés en force puis collés dans des trous légèrement plus petits, et percés 2,5 cm en dessous du rebord supérieur de l'entonnoir.

- Le manchon M, constitué par un morceau de chambre à air, ne sert qu'à grouper ensemble les tuyaux C1 et C2, et permet de les diriger plus facilement à la main sur la partie relevée du tamis T.
- Les fers S maintiennent le raccord du tuyau T1 et de l'entonnoir A pendant la marche de l'appareil. Une fois l'appareil arrêté, on peut récupérer les sables de l'entonnoir A dans le bécier V en enlevant les fers de sécurité S et en séparant le tube T1 de l'entonnoir A.

Fiole de décantation :

Les fioles à décantation de modèle courant nous sont apparues peu indiquées car ayant un écoulement trop faible, et étant, par suite de leur forme globuleuse, trop difficiles à rincer ; aussi a-t-on utilisé comme fiole à décanter une bouteille dont le fond est scié, qui se bouche (à la base) avec un gros bouchon de caoutchouc juste rentrant, et sur laquelle est adapté au sommet un robinet de verre à large conduit. Cette fiole à décantation est très facile à rincer et son écoulement suffisant pour ne pas être obstrué. Des fioles à décantation fortement coniques et de plusieurs capacités existent maintenant dans le commerce.

Pour les sols organiques où il est toujours très difficile de séparer les Microarthropodes des débris végétaux, HALE (1964) a proposé de faire bouillir, sous pression réduite et dans une solution de $MgSO_4$ ($d = 1,19$), le matériel végétal. Sous l'effet du bouillonnement, les Collembolles se détachent des débris végétaux et viennent flotter en surface, alors que les débris végétaux tendent à s'enfoncer. SINGH et PILLAI (1976) font de même barbotter 30 minutes les échantillons de sols dans une solution de $MgSO_4$ et, après repos, entraînent la mousse ainsi formée dans des boîtes de Pétri observables quelques heures après.

Pour les petits Collemboles dépigmentés, une coloration générale au vert sulfo aide parfois à mieux les voir tout en donnant parfois d'assez jolis résultats.

Éclaircissement

Afin de pouvoir en observer convenablement le détail, il est nécessaire d'éclaircir les Microarthropodes avant de les monter entre lame et lamelle, ou plus simplement de les conserver en tubes.

Les milieux éclaircissants seront d'autant plus puissants que les Microarthropodes seront plus sclérifiés.

- En ce qui concerne les Acariens, TRAVE (1965) conseille pour les Oribates de les dégraisser d'abord un mois à l'alcool ou quelques heures à l'acétate d'éthyle avant de les éclaircir. On peut éclaircir les Acariens au lactophénol, à l'acide lactique, à la potasse ou au Marc-André.

Dans le **lactophénol**, les Acariens suffisamment sclérifiés peuvent être laissés une semaine ou plus à la température de la pièce.

Composition du lactophénol

acide lactique	50 ml
phénol cristallisé	25 ml
eau distillée	25 ml

Avec l'**acide lactique** légèrement dilué, les Acariens seront éclaircis à chaud 10 minutes s'ils sont très sclérifiés, ou à froid dans une lame creuse si leur cuticule est épaisse mais claire, comme c'est le cas pour la plupart des Trombidiformes. Il se produit une légère osmose en passant de l'alcool dans l'acide lactique, mais ce phénomène n'est que passager.

Les animaux éclaircis au lactophénol ou à l'acide lactique ne doivent pas être remis dans de l'alcool, car l'on risque alors une cristallisation de l'acide lactique. Il est nécessaire de très bien laver ces animaux à l'eau avant de les monter.

La **potasse** est un éclaircissant très puissant qui n'est à employer qu'à 10 % au maximum. De bons lavages à l'eau et à l'alcool sont ensuite nécessaires pour en éliminer toutes traces. La potasse est peu employée en dehors de l'éclaircissement de certaines pièces particulièrement sclérifiées.

Le **Marc-André** est par contre un éclaircissant plus doux que les précédents. Il ne nécessite aucun lavage des animaux avant leur montage dans le liquide de Faure ou le PVA. C'est un éclaircissant très employé. Les Oribates peuvent y rester plusieurs jours sans inconvénient, mais les Acariens très peu sclérifiés ne doivent cependant y demeurer que quelques minutes.

Composition du Marc-André :

eau distillée	30 ml
hydrate de chloral fondu au bain-marie	40 ml
acide acétique cristallisé	30 ml

- Pour les Collemboles, on utilise aussi ces divers éclaircissants, mais les Collemboles sont d'une manière générale plus fragiles que les Acariens Oribates, et on emploie le plus souvent pour eux le liquide de Marc-André dans lequel on les plonge à la sortie de l'alcool ou du liquide fixateur. Le temps d'immersion des Collemboles dans ce liquide n'est pas strict et dépend des espèces. Mais, les Protoures et certaines formes juvéniles de Collemboles sont trop fragiles pour supporter même le Marc-André, qu'il est alors nécessaire de diluer. Le plus souvent, d'ailleurs, on n'éclaircit pas ces animaux que l'on monte directement.

Avec la potasse, peu recommandée, on a un rapide virage au rouge des différents pigments et, nous l'avons vu, de bons lavages à l'eau et à l'alcool sont ensuite nécessaires.

Montage et conservation

Après éclaircissement, et éventuels lavages nécessaires, les Microarthropodes sont montés dans une gomme au chloral, comme le liquide de Faure, ou un milieu plastique, comme l'alcool polyvinylique lacto-phénol (PVA).

Le montage dans le **liquide de Faure** s'effectue directement à la sortie du Marc-André.

Composition du liquide de Faure :

gomme arabique	30 g
hydrate de chloral	50 g
glycérine	20 ml
eau distillée	50 ml

Pour la préparation du liquide de Faure, faire dissoudre à froid le chloral dans de l'eau distillée, ajouter la glycérine, homogénéiser, et dans le liquide ainsi obtenu, suspendre la gomme arabique dans un sac de mousseline, laisser au moins 15 jours en contact.

Le **milieu de Hoyer**, quatre fois plus riche en hydrate de chloral, doit être réservé aux animaux très sclérifiés.

Les préparations montées à la gomme au chloral sont mises à sécher le plus longtemps possible à l'étuve à 50°C. Pour compenser les rétractions, il est nécessaire de déposer une goutte du milieu sur les bords de la lamelle.

Les Acariens et les Collembolés dépassent souvent le dixième de millimètre et il est nécessaire, pour éviter leur écrasement au séchage, de soutenir la lamelle par de petits cylindres de pâte à modeler que l'on dispose aux quatre angles et que l'on écrase ensuite à l'épaisseur voulue. Les plus gros Microarthropodes sont montés dans des lames à petits creux de 3 à 6 mm de diamètre.

Nous pensons utile de donner aussi la **technique de préparation des Collembolés préconisée par GISIN (1970)**. Cette technique est un peu longue et délicate, mais elle permet l'obtention de très belles préparations qui se conservent parfaitement.

1 - Réunir les Collembolés dans de petits tubes renfermant du liquide fixateur de Gisin, dont la composition est donnée plus haut (cf. Fixation des Microarthropodes). Après 3 jours, transférer les tubes bouchés au coton dans de l'alcool à 70°.

2 - Trier de préférence les Collembolés dans de la glycérine diluée.

3 - Les éclaircir dans la cavité d'une lame creuse à l'aide du milieu A suivant :

acide lactique	25 ml
formol à 40 %	1 ml
glycérine	5 ml

Pour du matériel ayant séjourné plusieurs années dans l'alcool, réduire le formol à 0,25 ml et la glycérine à 0,75 ml.

Chauffer de préférence sur plaque chauffante jusqu'à parfaite extension des animaux. Les observer dans la microcavité d'une lame creuse en les coinçant sous l'angle voulu à l'aide d'une lamelle partiellement recouvrante.

GISIN (1970) a aussi fait des essais d'éclaircissement des Collembolés au chlore.

4 - Monter les Collembolés dans des lames à petits creux avec un milieu A' composé de 8 ml du milieu A et 1 ml de glycérine saturée d'acide picrique (cristaux d'acide picrique en excès dans le flacon de glycérine).

Éviter la formation de bulles d'air en posant la lamelle par un côté et en la rabattant lentement. Doser le liquide de manière à ce qu'il ne déborde pas, sinon en absorber l'excès avec un morceau de buvard.

Luter la lamelle à la cire molle (paraffine + lanoline 1/1) sur des bords bien propres.

Les milieux plastiques donnent des montages très solides, recherchés pour les collections d'amateur et l'enseignement, mais souvent peu appréciés des systématiciens. L'alcool polyvinylique lacto-phénol (PVA) est un des meilleurs milieux plastiques ; nous en donnons ici une formule très concentrée qui se rétracte peu au séchage.

Composition de l'alcool polyvinylique lacto-phénol (PVA) (formule de DOWNS) :

alcool polyvinylique en solution aqueuse saturée	56 %
phénol neigeux	22 %
acide lactique pur	22 %

Ce PVA est soluble à l'eau et à l'alcool. Il doit être conservé à l'abri de la lumière en flacon coloré.

Une fois les préparations bien sèches, leurs lamelles sont à luter avec une peinture blanche à séchage rapide, ou tout simplement du rhodoïd dissous dans de l'acétone. Il ne reste plus alors qu'à étiqueter convenablement les préparations, en n'oubliant pas de les dater et de bien spécifier la préparation et le milieu de montage adoptés.

Toutefois, de nombreux systématiciens préfèrent conserver leur matériel en milieu liquide, ce qui permet par la suite d'en faire une étude plus aisée.

Ainsi, de nombreux Acariologues, tel TRAVE (1965), n'apprécient pas le montage des animaux et préfèrent les conserver, après éclaircissement à l'acide lactique, dans de petits tubes soigneusement numérotés (vitrification du numérotage sur les bouchons en verre rodé). Ces animaux sont conservés dans un mélange de 2 volumes d'acide lactique pour 1 volume d'eau distillée. Les tubes sont réunis dans des bocaux et recouverts du liquide conservateur. Si les animaux n'ont pas été éclaircis à l'acide lactique, on peut les conserver dans de l'alcool, la cristallisation de l'acide lactique n'étant pas alors à craindre.

Les animaux ainsi conservés seront observés, dans de bonnes conditions, et sous l'angle voulu, en les coinçant comme dans la technique de Gisin sous une lamelle ne recouvrant que partiellement la microcavité d'une lame creuse (TRAVE, 1965).

ELEVAGE DES MICROARTHROPODES

De nombreuses techniques et des récipients très variés ont été décrits pour l'élevage des Microarthropodes ; tous cherchent à assurer aux Microarthropodes une humidité constante sans risque d'inondation.

Dans ce but, un support en plâtre a souvent été utilisé. Relié à une source d'eau, il assure par sa porosité le maintien d'une humidité suffisante, il s'avère inoffensif pour les animaux, et il peut supporter un milieu gélosé, un aliment ou n'importe quel autre élément jugé utile. Dans l'élevage des Enchytréides, il a déjà été conseillé l'emploi de boîtes de Pétri à fond de plâtre. On réalise facilement ces boîtes en y coulant simplement du plâtre et en plantant dans ce dernier, avant sa prise, un anneau de verre que l'on évade ensuite soigneusement. Par cet anneau, on peut humidifier le milieu sans que celui-ci se trouve submergé.

Nous avons personnellement réalisé des boîtes d'élevage à fond de porcelaine poreuse dans lesquelles l'eau monte par capillarité. On peut aussi utiliser des creusets à fond de verre fritté de faible porosité. Là encore, il est toujours possible de disposer au-dessus un milieu gélosé, de la terre ou tout aliment désiré.

VON TORNE (1966) a conseillé des petits béciers à ouate de cellulose pour l'élevage massif des Collembolés.

L'alimentation des élevages est faite en fonction des connaissances qu'on a de la nutrition des espèces. Pour les Collembolés, du pain plus ou moins moisi, des tranches de pommes de terre avariées, de la levure, des algues vertes ont parfois été utilisés ; certains constituants du sol sont aussi souvent nécessaires.

ANALYSE DES CONTENUS DIGESTIFS

MASSOUD et NAJT (1976) ont rappelé les techniques utilisées pour l'étude du régime alimentaire des Collembolés ; observations directes de terrain ou de laboratoire, étude du contenu digestif des animaux, étude en laboratoire des aliments préférentiels, étude des excréments.

Par exemple, McMILLAN et HEALEY (1971), pour analyser le contenu digestif des Collembolés, congèlent ceux-ci dans de la neige carbonique avant d'en disséquer les intestins. Les parois intestinales sont ramollies à l'aide d'acide lactique et enlevées, les contenus intestinaux libérés sont colorés au bleu de méthylène et passés sur des filtres en acétate de cellulose «Millipore». Ces filtres sont ensuite montés au baume du Canada qui les rend transparents.

En donnant aux animaux élevés en laboratoire des nourritures issues du contenu digestif d'individus prélevés dans la nature, on peut, par comparaison des lots, séparer les microorganismes ingérés accidentellement par les Collembolés de ceux qui constituent leur nourriture normale.

Chapitre 11

LES TERMITES

MORPHOLOGIE DES TERMITES ET DE LEURS HABITATS

Les différentes castes

Les termitières

Diversité des termitières

Édification des termitières

Atmosphère des grosses termitières épigées

BIOLOGIE

Rapports des individus entre eux

Protozoaires, Bactéries et Champignons symbiotiques

DIVERSITÉ DES TERMITES

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les termites et l'eau

Autres besoins des termites : matériaux fins, température, végétation

GÉOGRAPHIE ET ABONDANCE DES TERMITES

ACTION DES TERMITES DANS LA DESTRUCTION DES DÉBRIS VÉGÉTAUX

ACTION DES TERMITES SUR LA MORPHOLOGIE DES SOLS

Remontées et recouvrements

Cuirasses termitiques

ACTION DES TERMITES SUR LA PHYSIQUE DES SOLS

ACTION DES TERMITES SUR LA CHIMIE DES SOLS

1 – TERMITIÈRES ÉPIGÉES

Action sur les matières organiques

Action sur les bases totales et échangeables

Action sur le calcaire et les sels solubles

Action sur le pH

Action sur la latéritisation, la ferrallitisation et la nature des argiles

2 – TERMITIÈRES SOUTERRAINES

ACTION DES TERMITES SUR LA BIOLOGIE DES SOLS

ACTION DES TERMITES SUR LA FERTILITÉ DES SOLS

VESTIGES D'UNE ANCIENNE PRÉSENCE DES TERMITES DANS LES SOLS

TECHNIQUES D'ÉTUDE

LES TERMITES

MORPHOLOGIE DES TERMITES ET DE LEURS HABITATS

Les différentes castes

Les termites et les fourmis, insectes ptérygotes, sont les deux grands groupes d'insectes sociaux du sol.

Les termites sont des Isoptères hétérométaboles à antennes simples et à thorax segmenté, alors que les fourmis sont des Hyménoptères holométaboles à antennes coudées et différenciées, à thorax simple et possédant typiquement un pétiole formé par les premiers segments abdominaux.

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 ; ils sont de type broyeur simple. Les soldats apparaissent plus pigmentés avec une tête de grande taille munie d'ordinaire de puissantes mandibules en cisailles. Chez les Nasuti, la tête s'allonge et se poursuit en avant par un rostre, d'où peut sortir un jet de liquide visqueux. Les termites *Anoplotermes* n'ont pas de soldats. Chez la plupart des termites supérieurs existent plusieurs catégories de soldats et d'ouvriers.

Les sexués adultes sont les seuls à posséder des ailes. 10 à 25 jours après le retour de la saison des pluies, par une fin d'après-midi orageuse, la nuit, ou le matin avant le lever du soleil, ces sexués adultes s'envolent en masse, perdent rapidement leurs ailes, s'accouplent et fondent de nouvelles colonies (NUTTING, 1969). 10 à 15 % de la biomasse des termites peut ainsi essaimer. Ces envols de termites joueraient un rôle important dans la nutrition des oiseaux, et notamment la nutrition des oiseaux migrants venus d'Europe (DE BONT, 1964).

Les larves sont blanchâtres et l'objet de grands soins. Il existe enfin des formes néoténiques qui sont des sexués de remplacement, c'est-à-dire des larves qui ont mûri rapidement leurs glandes sexuelles tout en conservant leur forme imparfaite. Ces formes néoténiques apparaissent quand le couple royal ou l'un des conjoints royaux vient à disparaître. Chez certaines espèces, tel *Reticulitermes lucifugus*, il arrive que, lors de l'extension de la colonie, un groupe d'individus s'installe dans un endroit favorable assez éloigné de la colonie-mère à laquelle il ne reste attaché que par un chemin étroit. Dans ces «comptoirs», les sexués néoténiques vont entrer en activité génésique et, même si le «cordon ombilical» se rompt, la nouvelle colonie peut mener une vie indépendante (BERNARD, 1964).

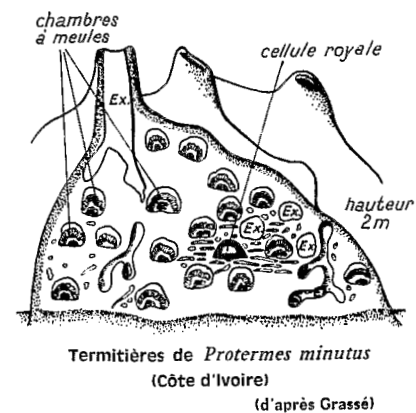
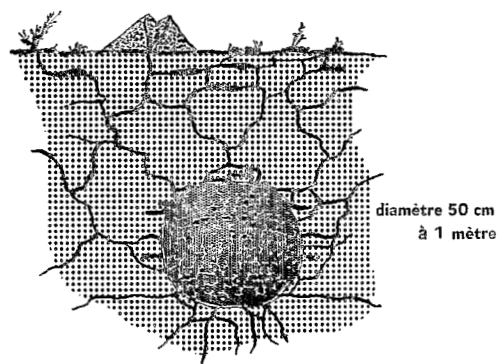
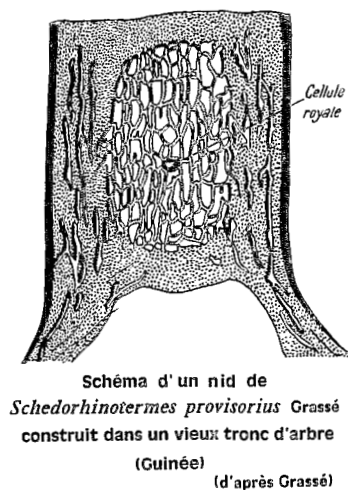
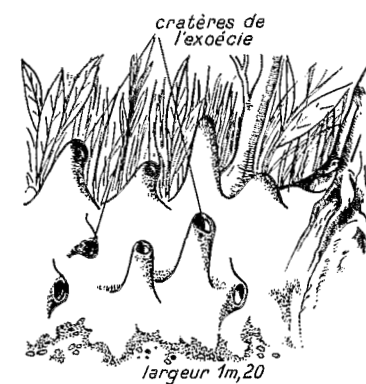
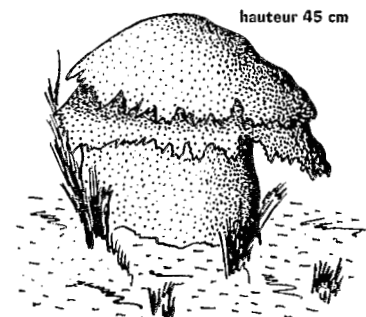
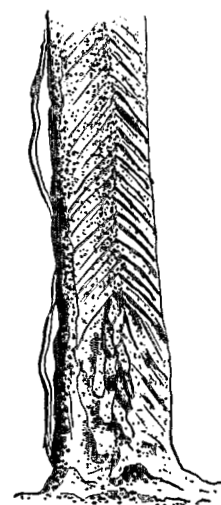
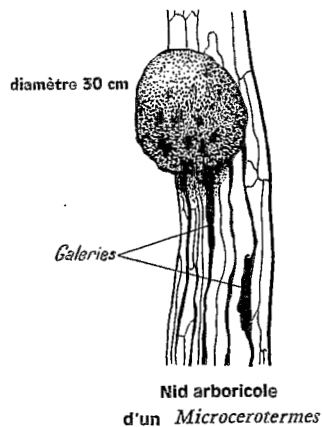
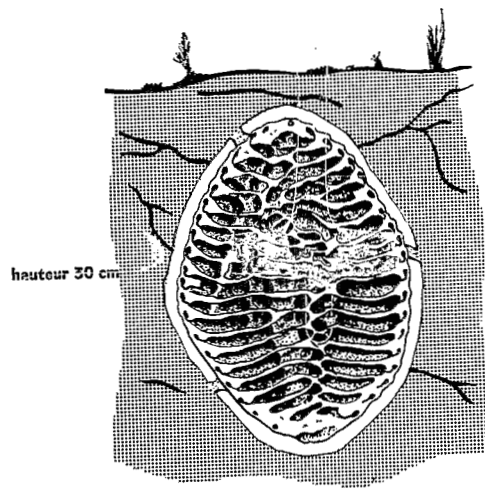


Fig. 47 — Diversité des nids de Termites.



Nid d' *Apicotermes arquieri*
(République Centrafricaine)

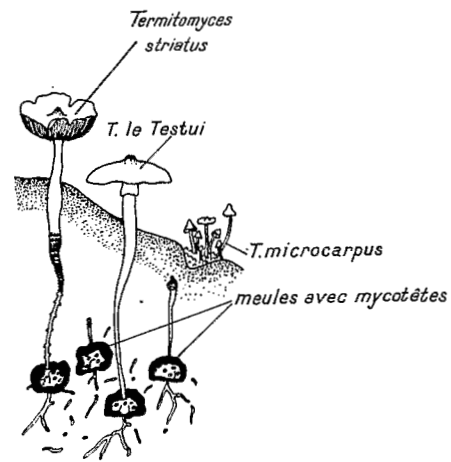
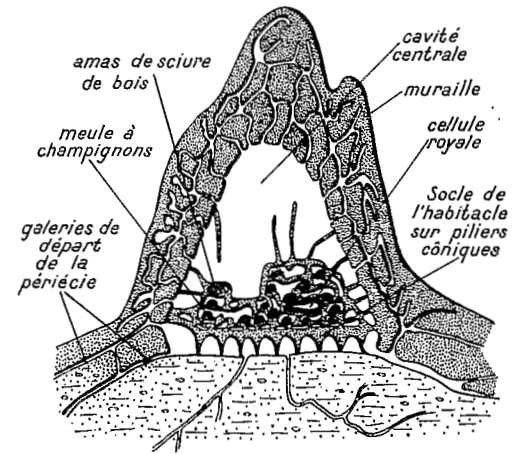


Schéma du développement
de trois espèces d'Agarics
termitophiles (d'après Heim)



Nid adulte de *Bellicositermes natalensis*
(d'après Grassé)



Nid d' *Amitermes meridionalis* (Termitières magnétiques-Australie)



Nid de *Bellicositermes rex* dans la savane africaine
(République centrafricaine)

Fig. 48 — Diversité des nids de Termites (suite).

Les termitières

Diversité des termitières

Les nids des termites apparaissent extrêmement variés :

Les termites de bois sec demeurent dans le bois dont ils se nourrissent avec l'assistance de nombreux protozoaires intestinaux. Ils excrètent des boulettes fécales de forme granuleuse caractéristique et ils s'attaquent à des bois beaucoup plus durs que ceux attaqués par les termites souterrains. Ils forment un petit groupe d'environ 250 espèces connues.

Les termites de bois humide demeurent dans des racines d'arbres ou des vieilles souches enfouies, s'attaquant de préférence à des bois déjà colonisés par les bactéries et les champignons.

Les termites arboricoles édifient des nids en argile ou en carton stercoral mais restent toujours en contact avec le sol pour leur alimentation en eau.

Les termites champignonnistes édifient des nids renfermant des chambres à débris végétaux ou à pulpe de bois, le plus souvent imbibés de salive et disposés en meules. Sur ces meules se développe un mycélium de champignon dont le rôle est analysé plus loin.

Les termites souterrains moissonneurs ont des nids hypogés et ne paraissent pas avoir d'autre source de nourriture que les herbes.

Certains termites des régions forestières sont humivores. Ils digéreraient les diverses substances organiques de l'horizon supérieur et construiraient leur nid avec le sol libre d'humus de leurs déjections.

Les dessins des Figures 47 et 48 montrent quelques types de nids caractéristiques.

Parmi les termites à grosses termitières épigées (mounds building termites), prédominant en Afrique les *Bellicositermes* et les *Macrotermes* avec des termitières en dôme, et en Australie les *Amitermes* et les *Nasutitermes* avec des termitières à parois abruptes. Alors qu'en Australie, les *Amitermes* construisent de grandes termitières, ces termites n'édifient en Afrique que de petits monticules, à part quelques espèces comme, par exemple, *A. evuncifer*.

Là où elles existent, les grosses termitières épigées représentent par elles-mêmes plusieurs dizaines de tonnes de matériaux à l'hectare.

Parmi les termitières australiennes à *Amitermes*, celles d'*A. meridionalis*, dites «termitières magnétiques» sont aplaties ou «en tranche» et toutes orientées nord-sud (cf. Figure 48). D'après GRIGG (1973), cette orientation permettrait un rapide échauffement matinal des termitières, leur éviterait un échauffement excessif vers midi et maintiendrait la chaleur du nid l'après-midi. Mais, ce même auteur a constaté plus récemment (GRIGG et UNDERWOOD, 1977) que l'orientation des termitières demeurerait aussi précise au milieu des arbres qu'en plaine découverte. Le gradient thermique lié à la radiation solaire ne serait pas l'unique facteur de cette orientation des termitières «magnétiques». La forme «en tranche» de ces nids y facilite aussi les échanges de gaz.

Les nids d'*Hodotermes*, termite moissonneur (cf. Figure 47), ne sont pas entourés d'un espace libre et peuvent avoir de 50 cm à 1 m de diamètre. Ils sont constitués d'une série de minces rayons horizontaux que supportent de nombreux piliers. Des plans inclinés relient les rayons entre eux. Une même colonie d'*Hodotermes* possède plusieurs de ces nids reliés entre eux par des galeries, des surfaces de stockage d'herbes et des surfaces de rejets de terre. Les galeries de surface sont pratiquement inexistantes (WEESNER, 1960).

Édification des termitières

Les Macrotermitinae (*Bellicositermes*, *Macrotermes*) construisent leurs termitières géantes en déposant des grains de sable (quartz, microconcrétions ferrugineuses ou même pseudosables) qu'ils cimentent avec un mortier constitué d'éléments argileux imbibés de salive. Les Macrotermitinae transportent les grains de sable dans leurs mandibules et le ciment argileux dans leur jabot.

L'importance des matériaux grossiers varie selon la partie du nid considérée : certaines zones de l'habitable (loge royale notamment) sont très argileuses, alors que les murailles ont une texture beaucoup plus sableuse. PULLAN (1970) indique que dans les termitières de *Macrotermes* (termitières d'Afrique orientale) le rapport sable sur argile varie de 1 à 18, la proportion d'argile étant la plus forte aux abords de la loge royale.

Les nids sont par ailleurs en fréquents réarrangements et des apports importants d'excreta peuvent y être faits.

LEE et WOOD (1971b) ont étudié en lames minces la structure de très nombreux nids et ils ont constaté que, parmi les termites à grosses termitières, ce sont les Macrotermitinae, représentés principalement en Afrique mais aussi dans le sud-est asiatique et en Indonésie, qui incorporent le moins d'excreta dans leurs matériaux de construction. Les autres termites, et notamment les termites australiens, en incorporent davantage et édifient donc des termitières plus organiques. Les termites australiens auraient également une alimentation moins spécialisée que les termites africains et deviendraient à certains moments facilement humivores.

LEE et WOOD (1971b) ont observé en Australie chez *Coptotermes lacteus*, *Nasutitermes exitiosus* et *N. triodiae* la construction, selon la même technique que celle des Macrotermitinae, de nids à structure spongieuse que ces termites rendent secondairement plus compacte par apport de particules fines et d'excreta. La dureté de ces termitières est souvent liée à la compacité de leur structure.

D'autres termites australiens utilisent directement leurs excreta plus ou moins fluides pour cimenter des éléments du sol. Un tel comportement constructeur existe chez *Amitermes laurensis*, *Microcerotermes nervosus*, *Tumulitermes pastinator* et plusieurs autres termites. L'importance des dépôts d'excreta varie beaucoup selon les différentes parties des termitières ; les excreta sont aussi disposés plus grossièrement dans les galeries que dans les murailles.

D'autres termites encore utilisent pour la construction de leurs nids essentiellement leurs excreta riches en débris végétaux non digérés, et ils n'y incorporent que très peu d'éléments pédologiques. Tel est le cas par exemple pour les termitières de *Mastotermes darwiniensis* et de *Porotermes adamsoni*, mais c'est aussi le cas pour la nurserie et le revêtement des galeries de *Nasutitermes exitiosus* cité plus haut.

Coptotermes acinaciformis (toujours d'après LEE et WOOD, 1971b) édifie des termitières en carton constitué de boulettes fécales de bois mâché, collées entre elles par des excreta. *C. lacteus*, autre termite australien, pour la nurserie de sa grosse termitière épigée, crée une structure lamellaire à partir d'excreta fluides riches en très petits fragments de bois. *Schedorhinotermes lamanianus* étudié par RENOUX (1972) au Zaïre édifie des nids en carton stercoral entièrement hypogés mais à péricie très étendue.

A quelques exceptions près, les galeries des termites sont tapissées d'excreta.

Une distinction importante a été faite par NOIROT (1969) entre les constructions résultant d'une addition continue de matériaux, comme c'est le cas pour les termitières de *Cubitermes* et les constructions résultant d'une réorganisation permanente des matériaux, comme c'est le cas pour les termitières de

Macrotermitinæ qui, d'abord souterraines, finissent par être épigées, en conservant le même plan d'organisation tout au long de leur développement. La taille des termitières demeure cependant très variable et dépend beaucoup du climat local. En Ouganda, les tourelles des termitières de *M. bellicosus* sont, par exemple, plus communes là où la température moyenne excède 28°C (POMEROY, 1977).

GOLDBERG (1974) a montré expérimentalement que chez le termite de Saintonge (*R. flavipes*) l'adaptation des constructions aux différents obstacles est de plus en plus précise d'une reconstruction à l'autre, les traces chimiques des galeries précédentes étant fréquemment délaissées si une possibilité meilleure se présente. Les termites pourraient donc acquérir par l'expérience une bonne perception de l'espace et finir par manifester ainsi une réponse adaptée aux informations reçues.

Selon les espèces, les grosses termitières épigées demeurent «en vie» de 10 à 100 ans, et même peut-être plus, comme cela aurait été le cas pour une termitière de *Nasutitermes triodiae* observée par LEE et WOOD dans la savane tropicale australienne. POMEROY (1976a) estime qu'en Ouganda, les termitières de *Pseudacanthotermes* demeurent «en vie» en moyenne 5 ans et les termitières de *Macrotermes bellicosus* environ 10 ans.

Le lecteur que le sujet intéresse trouvera entre autres une description des grands types de nids dans GRASSÉ (1949) et NOIROT (1969), une description des nids de *Macrotermes nigeriensis* dans NYE (1955), une étude de la genèse du tumulus géant de *Bellicositermes rex* dans GRASSÉ, NOIROT (1957) et NOIROT (1969), une étude de la structure et de l'accroissement des nids d'*Apicotermes* dans BOUILLON (1964b), une étude des nids de *Schedorhinotermes lamanianus* dans RENOUX (1972), une étude des diverses termitières australiennes dans LEE et WOOD (1971b) et des observations sur la croissance des termitières de *Macrotermes bellicosus* en Ouganda dans POMEROY (1976a).

Atmosphère des grosses termitières épigées

L'existence d'une circulation d'air continue a pu être mise en évidence dans le nid de *Macrotermes natalensis*. Elle est liée aussi bien à des courants de convection qu'à une perméabilité de la muraille du nid, variable au cours de l'année, et elle est généralement inférieure à 1 m/mn (LUSCHER, 1955 ; RUELLE, 1964 ; LOOS, 1964).

Les termites sont extrêmement sensibles aux moindres mouvements d'air ; cette sensibilité, qui se localise sur les antennes, explique que les termites du bois sachent conserver une épaisseur de bois égale à celle d'une feuille de papier entre eux et l'air libre (HOWSE, 1966).

La température des termitières vivantes est toujours plus élevée - parfois même d'une dizaine de degrés - que celle des dômes de terre voisins, et elle se trouve étroitement liée au métabolisme des termites. La présence des termites ailés accroît la température de la termitière de 5 à 7°C (HOLDAWAY et GRAY, 1948) ; la zone de la nurserie est aussi plus chaude.

La température de la termitière de *M. natalensis* présente des variations de 3°C et plus, selon les circonstances atmosphériques. Sa concentration en CO₂ dans l'habacle est en moyenne plus faible en saison sèche (0,6 %) qu'en saison des pluies (1 à 1,5 %), et elle évolue suivant un rythme nycthéméral parallèle à celui de la température extérieure, atteignant jusqu'à 3 % pendant la journée (RUELLE, 1964).

Enfin, en ce qui concerne l'humidité de l'atmosphère des termitières, les termites s'efforcent, comme nous le verrons, de maintenir celle-ci la plus élevée possible.

BIOLOGIE

Rapports des individus entre eux

Les spectaculaires et récents progrès de l'Écologie chimique (SONDHEIMER et SIMÉONE, 1970 ; BARBIER, 1976), en nous aidant à comprendre la nature des communications dans le monde des Insectes, nous ont permis de mieux saisir le mécanisme de l'organisation sociale des Termites et le fonctionnement de ces grosses termitières habitées par plus de 2 millions d'individus. Les termites ne peuvent, en effet, vivre isolés ; ils doivent obligatoirement rester en communication entre eux et leurs rapports pratiquement constants et fort diversifiés, assurent par la transmission des substances chimiques au sein des termitières le contrôle des sociétés.

Il existe un léchage mutuel des termites, ce léchage portant surtout sur les individus en train de muer, vraisemblablement par suite d'un attrait spécial du liquide exuvial. Il existe un ravitaillement des jeunes et des couples sexués reproducteurs, fait par les ouvriers qui régurgitent les aliments appropriés, et l'on observe aussi un échange répété de nourriture entre les ouvriers, soit d'aliments stomodéaux, soit d'aliments proctodéaux.

Les aliments stomodéaux correspondent à des aliments régurgités. La salive est la nourriture essentielle des sexués reproducteurs, et les aliments prédigérés enrichis de mycotètes de champignons la nourriture des larves de termites champignonnistes.

Les aliments proctodéaux correspondent aux aliments déféqués par l'anus ; ils sont différents des excréments. La panse rectale des termites inférieurs étant riche en flagellés indispensables à la digestion de la cellulose, les termites, en échangeant des aliments proctodéaux, se réenrichissent ainsi en ces êtres vivants. Une partie des protozoaires ingérés est d'ailleurs digérée et doit fournir un apport certainement appréciable d'aliments azotés. La disparition de l'alimentation proctodéale chez les Termitidae (ou Termites supérieurs) apparaît en relation avec le remplacement des flagellés par les bactéries dans les associations symbiotiques (NOIROT, NOIROT-TIMOTHÉE, 1969). Par l'anus, les termites rejettent évidemment aussi leurs excréments et, pour certains, un carton stercoral qui leur sert à bâtir.

Les termites communiquent entre eux par des composés chimiques appelés phéromones, que les ouvriers et le roi font circuler à travers la termitière. Aucune nouvelle reine ou nouveau roi ne peut ainsi se développer tant que ceux-ci émettent une phéromone qui bloque l'évolution des formes néoténiques. Quand les ouvriers se déplacent, ils sécrètent une phéromone d'une glande sise sous leur abdomen et laissent ainsi une piste pour leurs compagnons. Quand les termites sont inquiétés, ils sécrètent une autre phéromone qui excite les soldats.

La phéromone d'alarme des *Nasutitermes exitiosus* est composée d' α et β pinènes qui sont présents dans les huiles essentielles de nombreuses plantes et notamment des pins. Par suite, *N. exitiosus* disparaît quand, dans les forêts australiennes où il demeure, les eucalyptus sont remplacés par des pins. Par contre, *Coptotermes lacteus*, dont les phéromones ne renferment pas ces composés, attaque très facilement les pins (LEE et WOOD, 1971b).

Les associations entre termites d'espèces différentes sont fréquentes, mais les dynamiques de ces associations n'ont été encore que très peu étudiées (NOIROT, 1969).

Protozoaires, bactéries et champignons symbiotiques

Chez les Mastotermitidae, Kalotermitidae, Termopsidae, Hodotermitidae, Rhinotermitidae et Serritermitidae, existent dans une ample dilatation de l'intestin postérieur des protozoaires hyperflagellés très particuliers qui digèrent la cellulose (Polymonadines et Hypermastigines).

Chez les termites dits supérieurs (ou Termitidae), les auxiliaires de la digestion de la cellulose sont des bactéries demeurant dans l'intestin postérieur des insectes. LEE et WOOD (1971b) rapportent qu'HUNGATE (1946) a isolé de l'intestin d'*Amitermes minimus* à la fois un *Clostridium* et un Actinomycète, tous deux capables de décomposer la cellulose.

Ces deux mêmes auteurs jugent cette symbiose des termites avec les bactéries cellulolytiques plus simple que celle existant chez les ruminants où se produit secondairement une fermentation méthanique et où les bactéries semblent fournir par elles-mêmes un appoint alimentaire beaucoup plus important.

Dans les termitières des termites champignonnistes, ou Macrotermitinae, existent des meules composées de bois mâché ou de «confetti» de feuilles, et imbibées de salive. JOSENS (1971), par un marquage au noir de fumée de galettes de bois collé servant d'aliments à quatre espèces de Macrotermitinae, a vérifié l'hypothèse de la nature fécale des meules. Sur celles-ci, maintenues à humidité et à température constantes (28-30°), se développent des Basidiomycètes agaricinés appartenant aux genres *Termitomyces* ou *Xylaria*.

«Ordinairement, seul le champignon *Xylaria nigripes* pousse dans les meules à champignons des termitières d'*Odontotermes redemanni* ; les spores des autres champignons ne s'y multiplient pas. Un agent antimicrobien, contenant de l'acide caprilique, est présent dans la sécrétion de la reine. Cette substance active, qui n'est synthétisée que par la reine, empêche, *in vitro*, le développement de tous les micro-organismes autres que *X. nigripes*. Elle semble être distribuée aux autres régions de la termitière, où se trouvent les meules à champignons, par les ouvriers et les soldats qui, après avoir léché la sécrétion de la reine, cimentent les particules du sol. Ce pourrait être un des facteurs responsables du développement spécifique de *X. nigripes* dans les meules à champignons des termitières d'*O. redemanni*.» (SANNASI, 1969).

Ces meules paraissent être par elles-mêmes l'aliment le plus important, sinon le seul, dont les Macrotermitinae se nourrissent. L'enlèvement, selon les sous-familles, de la partie inférieure ou de la partie latérale de ces meules par les ouvriers est compensé par des apports au moins équivalents à la face supérieure ; la meule est en perpétuelle reconstruction: Le cas des meules d'*Acanthotermes* est compliqué du fait que ces meules sont d'abord attaquées par dedans et à certains moments entièrement mangées (GRASSÉ, 1969).

Cellulose et lignine sont les constituants quantitativement les plus importants de la meule, qui contient, en plus, des glucides variés (amidon, arabinose, etc.) et des composés pectiques. Des substances de croissance, des vitamines et des acides aminés indispensables y sont encore présents. La meule est un aliment complet utilisé en presque quasi-totalité par l'insecte, dont les excréments s'avèrent par suite très restreints.

Les *Termitomyces* des meules paraissent exercer une double action ; ils dégradent et digèrent la lignine et, du même coup, ils démasquent la cellulose. Celle-ci, plus ou moins modifiée, est alors attaquée par les bactéries cellulolytiques de l'intestin postérieur des termites ouvriers. Les Macrotermitinae recourent donc pour s'alimenter à une double symbiose : la première avec un champignon, la deuxième avec des bactéries (GRASSÉ, 1959) ; l'importance de cette double symbiose a cependant peut-être été surestimée et mériterait certainement de faire l'objet de nouvelles études.

Il a été montré qu'à côté de leur rôle nutritif, les champignons de termitières ont aussi une action dans le microclimat du nid en tant qu'agents de régulation de la température et de l'humidité (LUSCHER, 1951) ; cette production de chaleur serait aussi liée à l'activité des bactéries présentes. Toutefois, NOIROT (1969) estime que le métabolisme même des insectes joue le rôle essentiel dans l'élévation de température du nid.

DIVERSITÉ DES TERMITES

On distingue actuellement six familles de termites, rassemblant environ 190 genres et un peu moins de 2 000 espèces vivantes (KUMAR KRISHNA, 1969) :

- 1 - Les MASTOTERMITIDAE représentés par une seule espèce primitive d'Australie septentrionale : *Mastotermes darwiniensis*.
- 2 - Les KALOTERMITIDAE. Ce sont des termites primitifs peu différenciés en dehors du couple royal. Ils forment des colonies, renfermant au maximum 5 000 individus. Ces colonies se localisent dans le bois et s'avèrent d'étendue limitée. Leurs crottes moulées sont d'aspect très caractéristique.
Le genre *Cryptotermes* est commun dans toute l'Afrique occidentale, il affectionne les bois bien sains et secs ; ses soldats sont typiques.
Le genre *Néotermes* renferme de nombreuses espèces attaquant les parties sèches des arbres vivants, certains *Néotermes* sont parasites des cacaoyers, des théiers ou des tecks.
- 3 - Les HODOTERMITIDAE forment des colonies complètes avec ouvriers et soldats. Les espèces sont peu nombreuses dans cette famille. GRASSÉ (1949) la divise toutefois en deux, à savoir : les TERMOPSIDAE qui sont des termites demeurant dans le bois et les HODOTERMITIDAE *sensu stricto* qui sont des termites moissonneurs (genres *Hodotermes* (cf. Fig. 46) et *Anacanthotermes*, par exemple).
- 4 - Les RHINOTERMITIDAE. Cette famille ne renferme que 13 genres et 166 espèces, mais elle a une très grosse importance économique. On y trouve notamment les deux termites de France : *Reticulitermes lucifugus* et *Reticulitermes flavipes*.
Le genre *Coptotermes* est un genre pantropical très important, dont les soldats possèdent une glande frontale rejetant un liquide blanc et visqueux, d'où le surnom de «Termites à latex» donné à ces insectes. *Coptodermites sjöstedti* est un des termites les plus nuisibles d'Afrique (Basse Côte d'Ivoire, Guinée). Ses colonies, logées dans le bois, restent toujours en communication avec le sol pour l'humidité, ce qui n'empêche pas ces termites de s'attaquer à des bois très secs. Leurs nids sont des sortes d'éponges à trame serrée, construites en carton de bois d'origine stercorale.
Les *Psammotermes* vivent dans les déserts et savanes sèches d'Afrique construisant des nids hypogés de la taille d'un poing à celle d'une tête ; ils se nourrissent de bois et d'herbes.
- 5 - Les SERRITERMITIDAE du Brésil, ancienne sous-famille des Rhinotermitidae élevée au rang de famille par EMERSON (1965).
- 6 - Les TERMITIDAE (ou termites supérieurs). Cette dernière famille renferme les 3/4 des Isoptères décrits et plus des 9/10 des termites africains. Le mode de vie de ces termites varie d'un genre à l'autre ; la nidification y est notamment très variée, et des différences considérables peuvent se manifester à l'intérieur d'une même sous-famille.

On distingue dans les Termitidae quatre sous-familles, à savoir :

- Les *Macrotermitinae* (12 genres, 277 espèces), où l'on trouve :

Les *Bellicositermes* et les *Macrotermes*, termites champignonnistes de grande taille (cf. Fig. 47) formant des colonies de plusieurs millions d'individus avec possibilité de 2 à 3 termitières à l'hectare. Ces termites vont à des distances considérables du nid par un réseau de galeries souterraines ou couvertes, appelé périécie.

Les *Odontotermes*, à termitières modestes. Les *Protermes* qui construisent en Afrique des nids à cratères typiques et à exoécie très développée (cf. Fig. 46). L'exoécie, qui est l'ensemble des galeries reliées aux cratères, n'est pas en communication avec l'intérieur du nid, et donc non parcourue par les termites.

Citons aussi les *Microtermes*, termites de très petite taille dont certaines espèces installent leur nid dans la paroi ou au voisinage immédiat des grandes constructions précédentes.

- Les *Nasutitermitinae* (48 genres, 550 espèces) qui incluent :

Les *Trinervitermes*, termites moissonneurs s'attaquant aux feuilles des litières sèches et aux tiges de graminées.

Les *Nasutitermes*, dont certaines espèces font sur les arbres des demeures en carton brun foncé, formé de bois mâché. En Asie et en Mauritanie, de nombreuses espèces de *Nasutitermes* sont nuisibles aux boiseries des habitations. En Amérique, ils n'ont qu'une extension limitée. En Afrique, ils n'édifient le plus souvent que de petits édifices et ne s'intéressent pas aux bois morts, mais mangent des débris végétaux. En Australie, certains *Nasutitermes* (*N. triodiae* Frogg et *N. exitiosus* Hill) peuvent édifier des nids de plus de 4 mètres de hauteur.

- Les *Amitermitinae* (21 genres, 345 espèces) où se classent :

Les *Amitermites* qui édifient en Australie de grosses termitières parfois orientées (termitières magnétiques (cf. Fig. 48), mais en Afrique n'édifient le plus souvent que de petits monticules ; les nids d'*A. evuncifer* peuvent cependant en Guinée atteindre 4 mètres. *A. excellens* en Guyane est au contraire arboricole (cf. Fig. 47).

Les *Anoplotermes* qui édifient au Brésil d'étroites termitières de 2 mètres, mais en Afrique ne bâtissent pas au-dessus du sol.

Les *Microcerotermes* qui se nourrissent de bois en décomposition et édifient des nids en carton stercoral (cf. Fig. 47).

- Les *Termitinae* (56 genres, 345 espèces), dont la plupart sont humivores.

Parmi eux, les *Cubitermes* édifient des nids en forme de champignon à un ou plusieurs chapeaux (cf. Fig. 47), en forme de colonnes trapues plus ou moins coalescentes, ou encore en forme de monticules coniques.

Le genre *Procupitermes* (Afrique équatoriale) édifie des galeries en «larmiers» sur les troncs d'arbres (cf. Fig. 47).

Le genre *Apicotermes* (de la Guinée au Zaïre) possède des ouvriers humivores et édifie en mortier stercoral des nids souterrains à rampe intérieure hélicoïdale (cf. Fig. 48).

Les *Thoracotermes* présents dans l'ouest de l'Afrique tropicale et équatoriale édifient par contre des nids en colonnes de 60 à 70 cm de haut et 20 cm de diamètre.

Seul un spécialiste peut vraiment déterminer avec certitude les termites. Aussi le pédobiologiste devra-t-il toujours avoir recours à lui pour son matériel, en lui communiquant non seulement les différentes formes de termites, mais aussi la localisation et la description précise des nids.

Basée essentiellement sur la morphologie des soldats, une clé des familles et des genres de termites africains a été publiée en 1965 par BOUILLON et MATHOT. Cette clé, fort utile, donne aussi en annexe divers renseignements sur la récolte des termites.

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les Termites et l'eau

Très susceptibles à la dessiccation, les termites doivent vivre dans une atmosphère constamment humide et l'eau leur est nécessaire pour élaborer leur salive qui chez eux joue un grand rôle, tant dans l'alimentation que dans la construction des termitières et le maintien de l'humidité.

Les termites utilisent non seulement l'eau de leurs aliments et l'eau susceptible de s'accumuler en saison des pluies dans la partie d'affouillement de certaines termitières (BOYER, 1969, 1973) (1), mais aussi l'eau qu'ils descendent chercher si nécessaire à plusieurs mètres de profondeur, et éventuellement l'eau métabolique résultant de la décomposition des glucides.

Des termites, pour maintenir l'humidité de leur habitat, descendent chercher l'eau à 10 mètres, 30 mètres et même plus. KALSHOVEN (1941) avait trouvé en Tanzanie des termites qui descendent chercher l'eau à 4 mètres. MARAIS (1950) en Afrique du Sud en a signalé qui descendent la chercher à 12 mètres et même à 30 mètres une année de grande sécheresse. LEPAGE, MOREL et RESPLENDINO (1974), à l'occasion du forage d'un puits dans le nord du Sénégal, ont acquis la certitude que certains termites, dont vraisemblablement *Bellicositermes bellicosus* Smeath, ont des galeries qui descendent à 45-55 mètres, au voisinage de la nappe phréatique.

GOLDBERG (1971), avec des colorants marqueurs, a montré que le termite de Saintonge (*R. flavipes*), comme ses congénères africains plus évolués, transporte aussi de l'eau dans les zones trop sèches de son habitat.

Quant à l'eau d'origine métabolique, STRUTHERS (1970), cité par WATSON (1974), a montré sur un groupe de *Macrotermes falciger* ouvriers, qu'à 30°C une colonie d'un million de ces termites peut produire environ 4 litres d'eau en une semaine par oxydation du glucose dérivé des glucides supérieurs. Or, l'exportation d'eau dans une colonie de *M. natalensis* est de 5 à 6 litres par semaine. L'eau d'origine métabolique pourrait donc être pour les termites une ressource importante, mais seulement suppléante et très temporaire, en cas de grande sécheresse et d'épuisement momentané des nappes. LEE et WOOD (1971a) admettent la possibilité, pour certains termites, de disposer d'une eau d'origine métabolique qui pourrait même s'accumuler localement dans les parties les plus imperméables des termitières.

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 nettement humides, car les *Psammotermes* remontent de l'eau sur plusieurs mètres, ainsi que l'argile nécessaire à l'édification des nids (GRASSÉ et NOIROT, 1948). L'eau de métabolisme contribuerait aussi à maintenir l'humidité de ces nids.

Sous climat sahélo-soudanien, LEPRUN (1976) a observé dans des termitières (probablement de *Trinervitermes geminatus* et *Odontotermes* sp.) la présence de poches argileuses à forte capacité de rétention d'eau servant de réservoir. Ces poches argileuses qui possèdent des canaux adducteurs se localisent préférentiellement dans les zones d'altération sous cuirasse et s'imbibent à partir des infiltrations d'eau de pluie s'effectuant dans les diaclases des cuirasses.

(1) cf. plus loin « Action des termites sur la physique des sols ».

Les *Cubitermes* humivores et les *Trirervitermes* moissonneurs ont des besoins en eau limités. En Côte d'Ivoire, BODOT (1967) a trouvé 0,54 % d'eau dans la partie supérieure des termitières de *C. severus* et 10 à 15 % d'eau dans leur socle. Ces *Cubitermes*, comme ceux des savanes brûlées de Guinée et d'Afrique occidentale, trouvent refuge en période de sécheresse dans le socle alvéolaire des nids ou la profondeur des sols.

Les *Bellicositermes* champignonnistes ont des besoins en eau plus élevés. BODOT (1967) a trouvé dans leurs nids des humidités de 15 à 30 % (de l'échantillon sec), et il estime qu'une termitière de 2 m³ renferme environ 200 litres d'eau. Aussi, les termitières de ces espèces se localisent-elles près des fissures, des boqueteaux et des galeries forestières, au-dessus des nappes d'eau permanentes ou des nappes suspendues et temporaires. BOCQUIER (1973) a constaté au Tchad une corrélation étroite entre la localisation des termitières de *Macrotermes* et l'hydromorphie des sols, les hauteurs entourées de sols engorgés possédant toutes une ceinture de termitières.

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. *Cyclotermes magdalenae* de la région de Bongor au Tchad, en fin de saison sèche, arrose de gouttes hyalines de salive ou d'eau pure les parois des termitières sur lesquelles ils bâtissent, ainsi que les chemins suivis par les colonnes de travailleurs.

La diminution des précipitations qui s'est manifestée de 1969 à 1973 dans la zone sahélienne a entraîné au Sénégal de fortes modifications dans la répartition des espèces et les effectifs des populations (LEPAGE, 1974).

Autres besoins des termites : matériaux fins, température, végétation

En plus d'une atmosphère humide, les termites ont besoin de matériaux fins de type argileux pour l'édification de leurs termitières. Dans les sols sableux, les termites vont parfois chercher très loin ou très profondément ces minéraux argileux dont l'absence limite les populations. BOYER (1973) a cependant montré que des *Bellicositermes bellicosus rex* peuvent, par broyage et trituration salivaire, fabriquer des argiles de type illite à partir de micas.

A Yangambi (Zaire), MEYER (1960) a noté que sur des dépôts à 30 % d'argile existaient 4 à 7 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 1 200 à 1 500 m³ à l'hectare.

Cette préférence des termites pour les sols argileux n'est cependant pas générale et BOUILLON (1964a) a montré, par des élevages en laboratoire, que *Cubitermes exiguus* Mathot préférait le sable fin humide à l'argile, même si celle-ci était humifère.

D'une manière générale, il semble que les termites humivores, tel par exemple *C. severus* en Côte d'Ivoire, s'accommodent d'un sol à texture plus grossière que les termites champignonnistes et moissonneurs, pour autant que le rapport :

$$\frac{\text{argile} + \text{limon}}{\text{sables}} \times 100$$

soit supérieur à 10, aussi rencontre-t-on souvent ces termites sur les sols de pente (BODOT, 1967). Les *Cubitermes* utilisent cependant peu le sable grossier et concentrent le limon et l'argile dans leurs termitières ; le sable fin lui-même est généralement moins abondant dans les termitières que dans le sol (PULLAN, 1970).

Une température relativement constante et élevée pendant une grande partie de l'année est aussi nécessaire aux termites, car ils supportent mal les saisons froides. Au Texas (U.S.A.), le termite du désert

(*Gnathamitermes tubiformans*) est absent des 30 cm supérieurs du sol si la température des 15 premiers centimètres s'avère inférieure à 9°C (UECKERT, BODINE et SPEARS, 1976). En Ouganda, comme dans beaucoup d'autres régions d'Afrique, les termitières sont absentes des régions élevées ; la limite de température minima y est de 9°C pour *Macrotermes subhyalinus* et de 12°C pour *M. bellicosus* (POMEROY, 1977).

Le facteur température est plus particulièrement important les années à fortes précipitations, l'humidité du sol demeurant le facteur essentiel les années à pluviométrie anormalement basse.

Chaque espèce de termite a ses préférences. SMYTHE et WILLIAMS (1972) ont ainsi constaté qu'au-dessus de 20°C, *Coptotermes formosanus* mange plus et survit mieux que *Reticulitermes flavipes*. Or, au-dessus de 30°C, les Protozoaires intestinaux du premier résistent mieux que ceux du second. La plus forte température ayant permis une assez longue survie de ces termites a été de 33-35° pour *C. formosanus* et 31,5-33°C pour *R. flavipes*.

TSAI PANG-HWA et CHEN-NING SENG (1964) ont constaté qu'en Chine les principales espèces de termites sont étroitement dépendantes des facteurs climatiques, et notamment de la somme des températures moyennes journalières. Ainsi, la limite nord de *Reticulitermes approximately* coïncide-t-elle avec l'isotherme de température cumulée 3 500°C, celle d'*Odontotermes formosanus* avec le 35e degré de latitude nord, celle de *Coptotermes formosanus* avec l'isotherme de température cumulée 4 500°C et une pluviométrie d'un mètre ; celle des *Kalotermitidae* est proche de l'isotherme de température cumulée 6 000°C et de la limite nord de la région forestière subtropicale soumise aux pluies de mousson ; celle des termites à grosses termitières épigées correspond à la limite du climat tropical de mousson à deux saisons distinctes, une sèche et une des pluies.

D'après les variations de température en altitude, ces auteurs estiment qu'en Chine, sous le 25e degré de latitude nord, un kilomètre de distribution verticale correspond à 320-470 km de distribution horizontale. Les 18 espèces de termites trouvées entre 1 000 et 1 900 mètres dans la province du Yunnan peuvent ainsi être considérées comme des termites de la région à *Coptotermes formosanus*, située bien plus au nord.

Enfin, pour les colonies populeuses, une végétation suffisante aux besoins nutritifs doit nécessairement exister ; les populations de termites se modifient si les conditions du milieu, et notamment la végétation, viennent à changer.

Ainsi, en Côte d'Ivoire, par suite de l'extension des défrichements précédant les nouvelles cultures industrielles (palmier à huile, hévéa, etc.), les fourmis Dorylines ont joué un rôle de premier plan dans la régression des *Bellicositermes natalensis*. Par contre, seule la compétition interspécifique semble expliquer dans ce même pays l'expansion des *Amitermes evuncifer* au détriment des *Cubitermes severus*, dont les deux cinquièmes des termitières sont actuellement plus ou moins colonisés par les *Amitermes* (BODOT, 1967).

De même, au Nigéria, la mise en culture de savanes boisées a amené la disparition rapide des espèces édifcatrices de monticules épigés ainsi que celle plus lente des espèces lignivores. Par contre, *Amitermes evuncifer* et *Microtermes spp.* ont augmenté en nombre et sont devenus un fléau pour les récoltes (WOOD, JOHNSON et OHLAGU, 1977).

GÉOGRAPHIE ET ABONDANCE DES TERMITES

Les termites sont partout présents dans les régions intertropicales, et notamment en Afrique.

Dans la forêt équatoriale, les termites sont nombreux et leurs différentes espèces souvent en compétition. On y observe une grande abondance de termites cartonniers élevant des nids arboricoles ou

semi-arboricoles ; nombreux y sont aussi les termites à termitières souterraines qui pullulent dans la litière, mais relativement rares y sont les grosses termitières épigées.

Dans les savanes boisées, très nombreuses au contraire sont les grandes termitières épigées en forme de dôme massif ou les termitières en forme de champignon à un ou plusieurs chapeaux (*Cubitermes*).

GOFFINET (1975) a constaté qu'au Zaïre, en passant de la forêt dense à la forêt claire puis à la savane, s'observe une plus faible abondance des Microarthropodes (Acariens et Collembolés) et une diminution relative de la plupart des autres groupes fauniques, à l'exception toutefois des termites dont l'abondance et la biomasse augmentent considérablement. La transformation de la forêt dense sèche en forêt claire puis en savane s'accompagne d'une substitution progressive des termites lignivores à grandes termitières champignonnistes (*Macrotermes falciger*) par les termites humivores et les *Cubitermes* dont l'action dans la pédogenèse et la dynamique des latosols demeure beaucoup plus limitée (GOFFINET, 1976).

Dans les steppes, la densité de la végétation règle la fréquence des petites communautés (*Anacanthotermes*, *Psammotermes*).

En Afrique du Sud, dans l'état d'Orange et le nord de l'État du Cap, *Odontotermes latericius* dénude la prairie par taches (HARTWIG, 1966) : 39 % de la prairie sont libres de termites, 37 % supportent un nid par hectare, 16 % deux nids par hectare, 6 % trois nids par hectare et 2 % quatre nids par hectare. La prairie buissonnante ou arbustive ne paraît pas attaquée par les termites.

Les termites pénètrent même dans les zones désertiques et s'y nourrissent des herbes temporaires qui poussent à intervalles réguliers, et éventuellement des crottes de chameaux.

La faune des termites d'Afrique du Nord, du Maroc à l'Égypte, comprend quatorze espèces, dont douze sont propres à cette région et forment donc une faune endémique. Ces 14 espèces se répartissent en 4 familles et 8 genres (BERNARD, 1964).

Dans les régions méditerranéennes, les termites sont très peu abondants et se réduisent à quelques espèces souterraines ou lignicoles (*Reticulitermes*, *Calotermes*).

En France même existent *Reticulitermes flavipes* et *Reticulitermes lucifugus*. Les dégâts occasionnés par ces termites, notamment à Bordeaux et à Royan, ont maintes fois été signalés dans la grande presse. A Paris, avec l'accroissement de la ville, et surtout le réseau souterrain chaud et humide qu'elle offre, les termites tendent actuellement à prospérer. DE FEYTAUD (1968) a, dans un compte-rendu à l'Académie d'Agriculture, fait le point sur les termites parisiens, leur localisation et leurs dégâts.

Dans les régions marécageuses, même chaudes, les termites sont peu nombreux s'ils ne peuvent trouver des refuges surélevés pendant les périodes d'inondation.

En altitude, les termites sont limités par la température et ne dépassent guère 2 000 mètres. *Archotermopsis wroughtoni* demeure cependant dans les troncs de pin sur les pentes de l'Himalaya à 2 700 mètres d'altitude (HARRIS, 1955). Certains Rhinotermitidae résisteraient aussi mieux au froid que les autres termites.

Si certaines espèces de termites peuvent vivre en régions tempérées et même froides, les régions tropicales et intertropicales demeurent toutefois leur vrai domaine, c'est-à-dire celui où ces insectes sont les plus abondants et où leur action est la plus affirmée.

Les populations de termites à termitières souterraines sont difficiles à estimer, mais pour les grosses termitières qui peuplent les savanes, et dont les habitants orientent la dynamique des sols, on a par contre d'assez bonnes estimations. Une termitière de *Macrotermes bellicosus* en Afrique peut renfermer 2 millions d'individus, ce qui donne avec une densité de 2 à 3,5 termitières à l'hectare, une moyenne théorique de 400 à 700 *Macrotermes* au m² (HARRIS, 1955).

Dans une forêt ombrophile de la cuvette zaïroise, MALDAGUE (1964) a trouvé une densité de 1 000 termites au m² correspondant à une biomasse de 10 g (soit 100 kg/ha). Les termitières constituaient par elles-mêmes 22 tonnes de matériaux à l'hectare (ou 17,6 t à l'état sec).

On peut estimer que, dans le nord du Nigeria (SANDS, 1965) et en Côte d'Ivoire (BODOT, 1967), existe une moyenne de 1 000 à 10 000 termites au mètre carré, soit une biomasse approchée de 5 à 50 g (LEE et WOOD, 1971b).

JOSENS et CORVEAULE (1973), JOSENS (1974) jugent que dans les savanes de Lamto (Côte d'Ivoire) existent à l'hectare 1,6 million de termites fourrageurs (= 160/m²), 4,5 millions de termites humivores (= 450/m²) et 5 millions de termites champignonnistes (= 500/m²), consommant respectivement 40, 30, et 1 300 à 1 600 kg de matière végétale sèche à l'hectare (c'est-à-dire 4, 3, et 130 à 160 g au m²). Ces divers termites ne représentent cependant au mètre carré qu'une biomasse fraîche de 2,4 g et une biomasse sèche de 0,7 g.

Le peuplement des termitières de *Bellicositermes bellicosus* étudiées par LEPAGE (1972) dans une savane sahélienne du Ferlo septentrional (Sénégal), région plus sèche et à végétation plus pauvre, est nettement moins important :

- une termitière d' 1 m³ renfermait 194 500 individus et pas de sexués
- une termitière de 5 m³ renfermait 457 500 individus et 100 sexués
- une termitière de 10 m³ renfermait 857 000 individus et 8 500 sexués
- une termitière de 20 m³ renfermait 737 000 individus et peu de sexués
- une termitière de 30 m³ renfermait 334 500 individus et très peu de sexués.

Avec une demi-termitière de *B. bellicosus* à l'hectare (soit 20 à 25 m³ de terre pesant approximativement 25 à 30 tonnes), LEPAGE (1972) trouve une moyenne de 4,7 à 5 g de *B. bellicosus* au m², mais il est à noter qu'il existe conjointement dans cette savane sahélienne 0,75 à 9 g de *Trinervitermes trinervius* au mètre carré.

En Australie, une termitière de *Coptotermes lacteus*, haute de 90 cm et large à la base de 180 cm, a été trouvée par GAY et GREAVES (1940) renfermer 1 million d'individus manifestant leur activité sur 6 000 m². Toujours en Australie, une termitière de *Nasutitermes exitiosus*, haute de 45 cm et large à la base de 120 cm, a été trouvée par HOLDAWAY, GAY et GREAVES (1935) renfermer 700 000 à 1,8 million d'individus. LEE et WOOD (1971b) ont trouvé dans la forêt à Eucalyptus du sud de l'Australie 600 *Nasutitermes exitiosus* au mètre carré, soit une biomasse de 3 g au mètre carré, et de 6 g en comptant les 8 autres espèces de termites présents.

L'abondance des termitières dépend souvent, nous l'avons vu, de l'importance des débris végétaux, aussi NYE (1955) a-t-il trouvé dans la région déboisée d'Ibadan (Nigeria) une densité d'une demi-termitière de *Macrotermes nigeriensis* à l'hectare, alors que dans une forêt récemment défrichée la densité de ces mêmes termitières était de 6 à l'hectare.

BOUILLON et KIDIERI (1964), en République Centrafricaine, ont utilisé les photographies aériennes pour rechercher les corrélations susceptibles d'exister entre la densité des termitières de *Bellicositermes bellicosus rex* et la géologie ou la pédologie du lieu. Les termites sont, en effet, souvent en corrélation étroite avec la nature du lieu. GOODLAND (1965) a ainsi trouvé en Guyane britannique (nord de la savane Rupununi) que les termitières étaient limitées aux sols les plus pauvres ayant une somme Ca + K + Mg inférieure à la moitié de celle des sols dépourvus de termitières. La capacité de rétention d'eau et la couverture végétale y étaient aussi réduites de 5 %, la teneur en azote de 10 %. Le matériel des termitières était cependant plus riche en bases, azote et carbone que le sol lui-même.

ACTION DES TERMITES DANS LA DESTRUCTION DES DÉBRIS VÉGÉTAUX

Les termites consomment une grande part de la productivité végétale. Ordinairement, ils ingèrent les débris végétaux après les avoir recouverts de terre, car ils évitent de s'exposer à l'air libre, à l'exception de quelques espèces qui sortent en colonnes la nuit ou par temps couvert. De très nombreuses espèces de termites s'attaquent aux diverses cultures tropicales (HARRIS, 1971).

MALDAGUE (1964) estime que, dans la forêt de la cuvette centrale zairoise, les termites consomment approximativement six à sept tonnes de matières organiques par an et par hectare, soit environ 50 % de la matière végétale tombée au sol. Ils s'avèrent incontestablement les premiers responsables de la disparition rapide des litières.

LEE et WOOD (1971b) ramènent cette consommation de l'apport végétal à seulement 35 %. Ces mêmes auteurs estiment que dans la forêt sèche à Eucalyptus près d'Adélaïde (Australie) les populations de *Nasutitermes exitiosus* détruisent 16,6 % du bois mort, 9 % étant métabolisés et 7,6 % étant incorporés dans les termitières, mais huit autres espèces de termites représentant ensemble une biomasse à peu près identique sont simultanément présentes dans cette forêt.

LEPAGE (1972), dans une savane sahélienne du Ferlo septentrional (Sénégal) pense que *Bellicositermes bellicosus* consomme, à lui seul, 5,4 % de l'herbe produite et jusqu'à 49 % dans les dépressions plus humides. Mais, là encore, existent, à côté de *B. bellicosus*, une vingtaine d'autres espèces de termites herbivores, lignivores ou humivores.

Le métabolisme des termites dans les habitats tropicaux à fortes populations approche ou excède 100 Kcal/m²/an, c'est-à-dire qu'il est voisin du métabolisme des gros herbivores et de celui des principaux décomposeurs, qui sont dans ces mêmes habitats respectivement estimés à 57 et 129 Kcal/m²/an (LEE et WOOD, 1971b).

Le coefficient d'assimilabilité des termites est élevé et les matériaux végétaux ingérés se trouvent fortement dégradés. Certains auteurs, dont BOYER, pensent toutefois que les excréments des termites, peu après leur rejet, subissent une minéralisation rapide sous l'action de la microflore et que le coefficient d'assimilabilité des termites est généralement surestimé. Le résultat, quoi qu'il en soit, conduit à une forte minéralisation des matériaux végétaux ingérés par les termites.

Rappelons que les termites du bois (Kalotermitidae, Termopsidae) possèdent pour la digestion de la cellulose des protozoaires multiflagellés dans leur panse rectale. Les Termitidae, c'est-à-dire les 3/4 des Isoptères décrits et plus des 9/10 des termites africains, possèdent des bactéries cellulolytiques dans leur intestin postérieur. Certains de ces termites, dits «champignonnistes» utilisent des champignons pour dégrader la lignine et démasquer la cellulose ultérieurement utilisée par les bactéries cellulolytiques. Les termites assimilent surtout les produits de décomposition de la cellulose : hémicelluloses (hexosanes et pentosanes), amidon, sucre, tous corps plus abondants dans l'aubier et les bois morts déjà fortement colonisés par les bactéries et les champignons.

LEE et WOOD (1968) ont étudié dans le sud de l'Australie *Nasutitermes exitiosus* (Hill), termite qui se nourrit de bois mort, et ils ont noté que les fonctions digestives de ce termite font passer le rapport lignine sur cellulose de 0,5 dans la nourriture à 5 dans les termitières.

De nombreux termites ouvriers paraissent aussi détruire les substances humiques des horizons supérieurs des sols, excréant un sol libre d'humus ; tel serait le cas des *Cubitermes*, des *Apicotermes*, des *Thoracotermes* (Termitinae) et de certains *Cornitermes* (Nasutitermitinae) d'Amérique du Sud.

Les termites, en forêt comme en savane, participent activement à la disparition des litières végétales, contrecarrent le plus souvent les processus d'humification, et même pour certaines espèces,

contribuent à détruire les substances humiques déjà formées. Pour cette raison, la jachère, le mulching et le brûlis contrôlé ne peuvent améliorer le sol, comme ces pratiques le font dans les pays tempérés. D'autant plus que les termites agissent dans un contexte climatique, microbien et très souvent pédologique (pauvreté chimique des sols notamment) qui va dans le sens de la minéralisation des matières organiques et non de leur humification ; les acides fulviques prédominent ainsi généralement sur les acides humiques (BACHELIER, 1960a, 1963).

Cependant, là où les termites incorporent des matières stercorales, des excréments ou des matériaux végétaux plus ou moins évolués à leurs constructions, celles-ci peuvent être légèrement plus humiques que les sols voisins et, d'une manière générale, posséder des teneurs en carbone et en azote plus élevées, surtout dans les régions soumises aux feux de brousse.

L'action des termites sur les matières organiques du sol sera envisagée plus en détail en considérant l'action de ces insectes sur la chimie des sols.

ACTION DES TERMITES SUR LA MORPHOLOGIE DES SOLS

Remontées et recouvrements

L'action des termites sur la morphologie des sols est connue par les remontées spectaculaires de matériaux qu'effectuent certains de ces insectes, les enrichissements chimiques qui en découlent et les recouvrements auxquels ils ont pu donner lieu.

Tous les auteurs s'accordent en effet à reconnaître que les matériaux des grosses termitières épigées proviennent pour l'essentiel des horizons profonds du sol (HARRIS, 1954 ; HESSE, 1955 ; NYE, 1955 ; BOYER, 1958, 1975, etc.). Les différents termites qui les édifient, tout en fouissant profondément le sol sous leur nid, remontent les matériaux dont ils ont besoin et qu'ils sont susceptibles de transporter. La très grosse majorité des particules incluses dans ces termitières épigées est par suite inférieure à 2 mm. Pour les Macrotermitinae, une chute brutale des particules supérieures à 0,5 mm se manifeste dans l'habitable au profit d'un apport plus argileux, issu des horizons profonds du sol.

BOCQUIER (1973) a ainsi constaté dans des toposéquences de sols tchadiens que des *Bellicositermes* avaient édifié leurs termitières avec des matériaux remontés de 2,5 à 3 mètres de profondeur. Une termitière renfermait de la montmorillonite, alors que le sol sous-jacent ne renfermait jusqu'à 3 mètres que des argiles de type kaolinite, illite et interstratifiés.

Tout en confirmant par des études micromorphologiques l'origine profonde des matériaux de construction des termitières, STOOPS (1964, 1968) a observé dans les termitières de *Macrotermes natalensis* des plateaux Batéké (Zaïre) deux types de structure possédant des caractères chimiques distincts : la structure «granulaire» des parties extérieures de la muraille, édiflée avec un matériel issu du sous-sol et n'ayant pas subi de grands changements; et la structure «en calottes empilées» qui se rencontre dans les parties intérieures de la termitière et qui est édiflée avec un matériel de construction d'origine toujours profonde, mais bouleversé et enrichi en matières organiques. Ce même auteur a aussi noté dans les termitières de *Cubitermes* une très nette augmentation des teneurs en argile et matières organiques.

Dans ses études des termitières de *Bellicositermes bellicosus rex*, BOYER (1973) a très clairement montré que ces termites, par des prélèvements en profondeur, déterminent sous le nid une zone d'approfondissement très poreuse dans laquelle viennent s'incurver par effondrement les horizons voisins et s'y accumuler les eaux des nappes temporaires et du lessivage oblique. Au-dessus de cette zone d'approfondissement, se situe un niveau de comblement que surmontent l'habitable et les chambres

à meules, puis le cône d'accroissement. Tout autour de ce cône s'étalent en pente douce les déblais du tumulus sur lesquels a pu se former un horizon organique. Le niveau de remontée des eaux suit intérieurement l'incurvation de la termitière (cf. Figure 49).

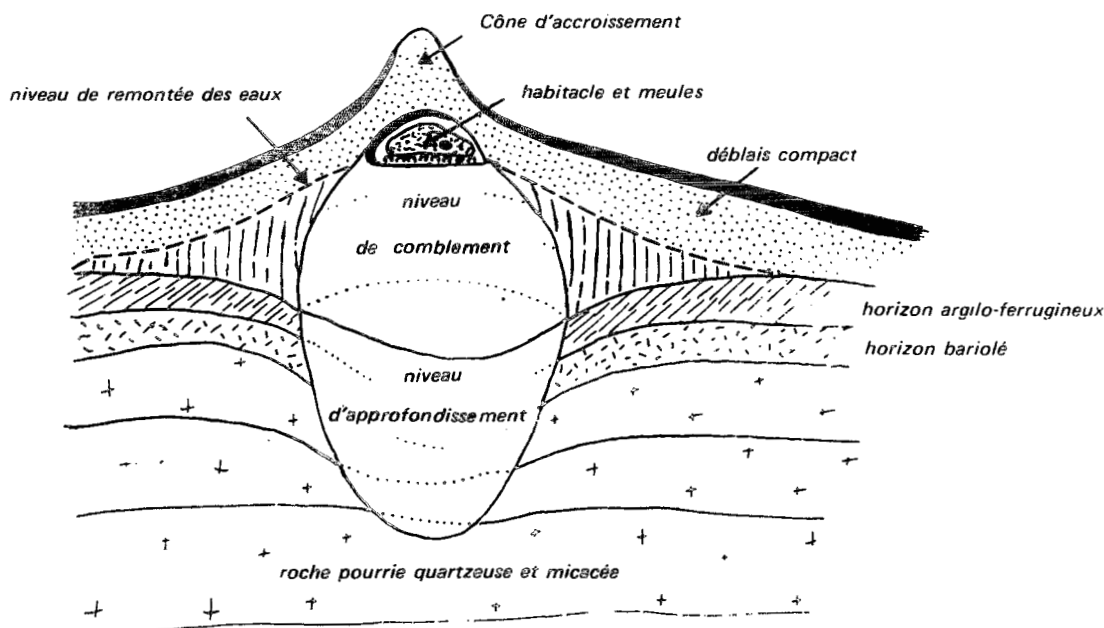


Figure 49 – Schéma d'une termitière de *Bellicositermes bellicosus rex*

NYE (1955) a observé l'édification d'une termitière de 60 cm de haut en un mois et l'édification d'une termitière d'un mètre cinquante en moins d'un an. POMEROY (1976a) estime qu'en Ouganda les termitières de *M. bellicosus* correspondent à une remontée minimum de 1 m³ par hectare et par an, abstraction faite de l'érosion qui peut localement être plus forte. Mais, ce même auteur (POMEROY, 1976b) note que dans les bas-fonds de vallées, aussi bien les termitières de *M. bellicosus* que celles de *M. subhyalinus* paraissent édifiées avec des matériaux issus des horizons supérieurs ; une hydromorphie temporaire trop proche de la surface en est peut-être la cause.

Quand la croissance de la termitière épigée s'arrête, la végétation herbacée tend à la recouvrir ; elle demeure en activité encore un certain temps, puis sa population se raréfie, et elle meurt. La termitière s'affaisse alors lentement, ses galeries se comblent, une chaîne de sols s'établit sur ses pentes, 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, qui reste le dernier vestige de l'ancienne termitière (GRASSÉ et NOIROT, 1957 ; ALONI, 1975).

Ces vieilles termitières abandonnées déterminent le relief typique des grandes zones de savane herbacée, qui succèdent au recul de la forêt ; elles peuvent aussi parfois influencer sur la végétation. AUBREVILLE (1959) a ainsi remarqué qu'au Ghana, les plaines côtières vues d'avion présentent des alignements de fourrés. La cause de ce morcellement dirigé doit être rapportée aux feux de brousse orientés par un vent qui, sur la côte du Ghana, souffle dans une direction constante SO-NE. Les feux de brousse sont guidés dans leur cheminement par l'obstacle des termitières, car les lambeaux de végétation effilochés qui demeurent sont en fait des alignements de termitières buissonnantes. La végétation ligneuse dans sa phase ultime ne se maintient partiellement ici qu'en coiffant les termitières.

Sur une assez longue période, les remontées d'éléments fins effectuées par les termites, la descente conjointe des éléments grossiers, l'érosion des termitières et l'étalement de leurs matériaux contribuent à déterminer une granulométrie caractéristique des profils pédologiques et peuvent éventuellement aboutir au recouvrement d'anciennes surfaces pierreuses ou gravillonnaires. Ceci, compte tenu du rôle protecteur plus ou moins important qu'a pu jouer la végétation dans le passé.

BOYER (1975a, 1975b) a ainsi observé en République Centrafricaine que, par le jeu de l'érosion, les matériaux arrachés aux termitières forment des déblais importants au pied des édifices, puis des nappes de recouvrement pauvres en sables grossiers et en éléments supérieurs à 2 mm.

LÈVÈQUE (1975), étudiant les sols formés sur le socle granitogneissique du Togo, a aussi constaté une nette dominance des sables moyens (60-80 à 300-400 microns) dans les horizons superficiels et une dominance des sables grossiers et très fins plus en profondeur, vers 50 cm à 2 mètres. D'après cet auteur, les sables fins constamment repris pour la construction des termitières sont apportés en surface, tandis que les sables grossiers se trouvent progressivement enterrés. De plus, l'exposition des termitières au ruissellement des pluies aboutirait à favoriser superficiellement l'érosion des fractions les plus ténues, si les remontées d'argiles effectuées par les termites ne compensaient cette éluviation superficielle.

ROOSE (1976) estime que les *Trinervitermes*, dans la savane du centre de la Haute-Volta, favorisent le développement d'un horizon superficiel appauvri en particules fines et lixivié en bases. Peut-être s'agirait-il plus là, à notre avis, de l'approfondissement d'un horizon supérieur homogénéisé, où remontées et entraînements s'équilibreraient.

Parfois, à l'horizon superficiel formé par les termites peut se superposer un horizon formé par les vers. NYE (1955) a décrit un tel profil observé sous forêt au Ghana.

De nombreuses surfaces pierreuses ou gravillonnaires résultant d'anciennes périodes d'érosion ou des nappes de gravats résultant d'apports colluviaux se sont trouvées en Afrique enterrées sous les remontées biologiques. Tous les lits de cailloux, communs dans les sols africains, ne sont évidemment pas le résultat d'un tel processus. De nombreuses autres hypothèses ont été avancées pour en expliquer le recouvrement (BACHELIER et LAPLANTE, 1954 ; SÉGALEN, 1969 ; COLLINET, 1969 ; LÈVÈQUE, 1969 ; RIQUIER, 1969 ; GRAS, 1970 ; etc.). Il est fort possible d'ailleurs que toutes ces hypothèses soient valables et ne dépendent que des circonstances, mais l'on ne peut nier pour autant l'importance des remontées biologiques effectuées essentiellement en Afrique par les termites et les fourmis ; les populations de vers de terre n'y sont que très localement dominantes. Le passage au Cameroun de la forêt à la savane herbacée puis arbustive est particulièrement instructif à ce sujet : 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. Rappelons que FOURNIER (1960) l'estime, pour le sud du Cameroun et sur sol nu, à plus de 1 000 tonnes par km² et par an.

Les horizons supérieurs des sols ferrallitiques sont rapidement entraînés par l'érosion ; des nappes de gravats correspondant aux dépôts résiduels se forment 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 arbustes qui s'implantent sur les vieilles termitières écroulées ou en bordure des termitières actives, favorisent aussi le démantèlement des cuirasses.

Avec le recouvrement des éléments grossiers de surface par des éléments fins prélevés en profondeur, des nappes de gravats ou des accumulations gravillonnaires de surface, résultant d'anciennes érosions ou d'apports, se trouvent enterrées et l'on a alors des profils pédologiques, où il faut bien se garder de consi-

dérer l'horizon gravillonnaire comme en place et résultant de processus physico-chimiques. TRICART (1957) a ainsi observé au Soudan le démantèlement de cuirasses ferrugineuses quaternaires ou pliocènes par les termites.

Les grosses termitières en dôme donnent une géomorphologie toute particulière aux savanes et en orientent la genèse des sols. Les termitières abandonnées s'effondrent rapidement, elles se recouvrent d'herbes (notamment d'*Imperata*), et petit à petit s'implantent à leur pourtour des arbustes nouveaux. 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.

BOYER (1969) estime que, dans les savanes de la République Centrafricaine, les termitières de *Bellicositermes bellicosus rex* (hauteur = 1,90 m, diamètre = 30 m et densité de 10 termitières/ha) peuvent déterminer un recouvrement de 37 à 40 cm en dix ans et les termitières de *Bellicositermes natalensis* (hauteur = 1,20 m, diamètre = 30 m et densité de 10 termitières/ha) un recouvrement de 8 à 9 cm en dix ans, compte tenu d'une érosion qui ne ferait qu'étaler les matériaux.

LEE et WOOD (1971a) ont calculé qu'en Australie l'érosion des diverses termitières, en négligeant les pertes par l'érosion de nappe et le vent, pourrait permettre la formation d'un horizon superficiel épais de 10 cm en 250 à 1 250 ans, selon les régions et les populations de termites.

Par contre, WATSON et GAY (1970) ont observé que les termites moissonneurs, en dénudant la surface des sols, en favorisent fortement l'érosion ; les termitières imperméables se trouvent alors mises en relief.

Au Zaïre, MALDAGUE (1961b) estime que la position des industries mésolithiques dans les sols s'accorde avec la vitesse de recouvrement liée à la densité des termitières. DE PLOEY (1964) pense que les dépôts de la couverture pourraient s'y élever à quelques 10 000 ans, date du début de la période humide actuelle succédant à une période subaride. DE PLOEY reconnaît cependant que dans certains cas, le dépôt final des couvertures argilo-sableuses sur les nappes de gravats peut être simplement le résultat du ruissellement ou du colluvionnement.

Cette origine profonde des matériaux constituant les termitières n'est valable que pour les grosses termitières épigées, car les termites construisant de petites termitières plus ou moins hypogées utilisent généralement les matériaux des horizons supérieurs des sols. Ainsi, ROBINSON (1958), étudiant au Kenya des sols à *Odontotermes badius*, a constaté que les matériaux utilisés par ces termites avaient une origine supérieure, or il s'agit là de termites à nids hypogés n'édifiant en surface que de petits monticules et des galeries couvertes. Il en est de même pour *Nasutitermes sp.* qui édifie des nids hémisphériques d'environ 30 cm de haut. Les constructeurs de petites termitières ne travaillent que dans les horizons supérieurs des sols.

Comme l'a écrit 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».

Cuirasses termitiques

L'origine termitique possible de certaines cuirasses ferrugineuses a été fort discutée ces quarante dernières années.

NAZAROFF (1931) a, le premier, pensé que les cuirasses ferrallitiques brunes et très vacuolaires que l'on trouve en Angola pouvaient être dues à la «ferruginisation des termitières» ; ces masses vont de 400 cm³ à plusieurs dizaines de m³.

ERHART (1951a, 1951b, 1953, 1956) a souvent défendu l'origine termitique de certaines cuirasses ferrugineuses très répandues dans la zone soudanaise d'Afrique, la vallée du Niari et le massif du Chaillu (Congo). D'après cet auteur, la structure vacuolaire de ces cuirasses serait identique à celle des termitières ; on retrouverait dans leurs canaux un enduit blanc rappelant le vernis stercoral des galeries de termitières et les blocs que forment ces cuirasses seraient bien délimités dans les sols. De plus, ces cuirasses étant formées à partir d'argiles latéritiques et ferrugineuses dépourvues de tout sel soluble, l'origine de leur structure vacuolaire ne pourrait être expliquée par des phénomènes de dissolution. Cette dernière raison ne nous paraît pas convaincante, car des phénomènes de dispersion et de complexation peuvent permettre l'entraînement des colloïdes et des hydroxydes. Ainsi, GRIFFITH (1953), se basant sur des profils observés à Trinidad, est d'avis que les prétendues cuirasses termitiques seraient dues à des durcissements d'horizons bariolés avec départ secondaire des noyaux clairs non indurés ; les divers termites présents dans ces profils (dont *Nasutitermes ephratae*) n'auraient pas contribué aux processus de cuirassement.

SAURIN et ROCH (1958), étudiant dans le sud du Viet-Nam des sols latéritiques formés sur des dépôts alluviaux riches en hydroxydes de fer, ont par contre estimé que la structure vésiculaire observée dans les cuirasses locales suggère une activité termitique.

GRASSÉ et NOIROT (1959) ont fait remarquer que le volume des cuirasses latéritiques dépasse habituellement de beaucoup celui des plus grosses termitières actuelles. Ces cuirasses sont disposées par bancs et elles ne possèdent pas l'architecture des termitières. De plus, nous avons vu qu'à la mort des termitières, celles-ci s'effondrent rapidement et leurs cavités se combleraient ou disparaissent.

Personnellement, nous pensons que certaines cuirasses jugées d'origine termitique seraient des cuirasses de type vermiculé, secondairement démembrées. Il nous paraît aussi possible que puissent localement se ferruginiser de vieilles termitières quand, par exemple, dans des fonds de vallée, les apports d'hydroxydes sont assez abondants et la dessiccation des hydroxydes assez rapide pour fossiliser les termitières avant leur effondrement. C'est à cette conclusion qu'était déjà arrivé TEISSIER en 1959 pour les termitières fossiles de la latérite du Cap Manuel à Dakar et à laquelle souscrivent maintenant de nombreux auteurs, dont YAKUSHEV (1968).

Toutefois, il est à noter que BOYER (1975b) a observé, dans les sols ferrallitiques des savanes oubanguiennes de la République Centrafricaine, le cas de termites remontant de l'argile bariolée qui ensuite se pectise et durcit dans les termitières en les indurant fortement.

ACTION DES TERMITES SUR LA PHYSIQUE DES SOLS

Il existe un travail constant des sols intertropicaux, effectué non seulement par les termites des termitières épigées dont la zone d'activité est plus ou moins grande, mais aussi par les termites souterrains qui n'édifient pas en surface. Un accroissement de la macroporosité en résulte généralement, mais la microporosité s'en trouve parfois réduite (SPEARS, UECKERT et WHIGHAM, 1975).

Les galeries des termites souterrains, comme celles des vers, facilitent la pénétration de l'eau et de l'air dans les sols, contribuent à freiner l'érosion et favorisent les processus oxydants. Par contre, les grosses termitières épigées des Macrotermitinae sont pratiquement imperméables et une forte érosion se manifeste souvent entre elles. Certains *Odontotermes* construisent aussi à fleur de terre de vastes placages beaucoup moins perméables que la surface lisse du sol (GRASSÉ et NOIROT, 1959). A l'opposé, les nids à excroissances en cratère (exoécie) de certains *Protermes* et autres *Odontotermes* favorisent l'évacuation en profondeur des eaux de pluie.

BOYER (1969, 1973, 1975a et 1975b) étudiant l'hydrologie des grosses termitières de *Bellicositermes bellicosus rex*, a constaté qu'en saison des pluies leur cuvette sous-termitique est remplie à la fois par les eaux d'infiltration, les eaux qui s'écoulent obliquement au-dessus des horizons les moins perméables (tel l'horizon d'accumulation des hydroxydes), et aussi les eaux des nappes qui, en charge sous les horizons imperméables, peuvent éventuellement remonter dans la cuvette sous-termitique de la zone d'affouillement. Vers la fin de la saison des pluies, les galeries de ces termitières se colmatent, le fond de la cuvette sous-termitique devient imperméable et emprisonne l'eau en créant dans la termitière une petite nappe d'engorgement hydrique, perchée et temporaire. Pendant la saison sèche, cette réserve d'eau s'évapore lentement au niveau d'une frange capillaire qui est très développée étant donnée la microporosité des matériaux ; les éléments tenus en dissolution précipitent alors sur place en enrichissant la termitière et le sol avoisinant.

BOYER a observé des mouvements hydriques identiques mais plus réduits sous la termitière de *Bellicositermes natalensis*. Rappelons aussi les observations déjà citées de LEPRUN (1976) faites en climat sahélo-soudanien sur des poches argileuses servant de réservoir d'eau dans certaines termitières (cf. Les termites et l'eau).

WATSON (1969) en Rhodésie, étudiant avec un traceur radioactif (Cr^{51}) le mouvement de l'eau dans deux termitières (*Odontotermes badius* et *Macrotermes bellicosus*), a constaté que ces termitières étaient soumises à un lessivage plus faible que le sol environnant. Cet auteur a calculé que, si le calcium et le magnésium des carbonates libres présents dans ces termitières provenaient uniquement de la nappe d'eau, le processus d'accumulation aurait demandé 5 000 ans, compte tenu de la teneur de l'eau en ces éléments ; or, les termitières en Afrique centrale ont moins de 700 ans. Il y a donc remise en solution d'éléments apportés par les remontées de sol et les matières organiques des meules et des excréments.

Grâce aux apports naturels d'eau et aux remontées effectuées par les termites, l'intérieur des termitières s'avère beaucoup plus humide que les sols environnants. 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 parce qu'il a généralement à sa disposition davantage d'aliments 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 variété d'eucalyptus, que nous avons vu dans le centre du Cameroun tirer bénéfice des termitières, nous l'avons vu dans l'ouest du Cameroun être irrévocablement attaquée par un autre termite, faute d'un tapis graminéen capable de répondre à ses besoins alimentaires.

Pour ce qui est de la stabilité structurale des matériaux de termitières, il semble bien exister une corrélation entre la proportion de matières organiques incluses dans ces matériaux et leur résistance à la dispersion.

GILLMAN, JEFFERIES et RICHARDS (1972) ont notamment mis en évidence dans une termitière de *Coptotermes acinaciformis* une glycoprotéine jouant un rôle adhésif et probablement issue d'une excrétion de l'insecte. Dans de nombreuses régions, les termitières broyées sont d'ailleurs utilisées comme matériau de pisé. BOYER (1975b) juge cependant que le mucus et les protéines peptisantes ne peuvent avoir qu'une action temporaire, par suite de leur rapide décomposition.

Effectivement, à leur mort, les grosses termitières épigées s'affaissent progressivement et toute trace de leur architecture interne disparaît, à moins que, selon l'hypothèse précédemment envisagée, elles n'aient été indurées par les hydroxydes de fer (cas des cuirasses termitiques).

BRUNEAU DE MIRE (1975) a émis l'hypothèse que, dans le nord du Cameroun, la formation des sols stériles, dits «hardé» (sols voisins des solonetz solodisés) résulterait, au moins dans certains cas, d'une cimentation due aux termites et aggravée par l'action anthropique. On peut se demander si ce n'est pas plutôt les termitières qui, par elles-mêmes, feraient «effet de mèche» pour les alcalins et les

carbonates de calcium et de magnésium, ce qui expliquerait aussi bien la position des termitières au centre des «hardé» ; sols qui forment au milieu de la brousse épineuse non seulement des taches stériles mais aussi des bandes longitudinales plus ou moins liées aux microreliefs.

ACTION DES TERMITES SUR LA CHIMIE DES SOLS

1 – TERMITIÈRES ÉPIGÉES

L'action des termites sur les caractéristiques chimiques des sols correspond essentiellement à l'enrichissement chimique des termitières, puis secondairement des horizons de surface, après l'érosion et l'étalement en nappe des nids.

Cet enrichissement chimique des termitières est non seulement la conséquence des remontées de matériaux fins, mais aussi la conséquence des divers apports hydriques et de l'incorporation des excréments. Le broyage et la trituration par les ouvriers de matériaux prélevés en profondeur et plus ou moins altérés, peut aussi contribuer à la libération de certains éléments et parfois, à partir des micas, à la synthèse d'illites.

Action sur les matières organiques

Nous avons précédemment constaté l'action très active des termites dans la destruction des débris végétaux et noté leur très fort coefficient d'assimilabilité, encore que ce dernier est peut-être surestimé, car les excréments de ces insectes subissent, dans le contexte pédoclimatique et microbien favorable où ils se trouvent, une rapide minéralisation.

De nombreux termites, avons-nous vu, détruisent aussi les substances humiques des sols, soit directement (termites humivores), soit indirectement en favorisant une activité microbienne déshumifiante.

Les termites poussent très loin la dégradation des matières organiques, mais les teneurs en carbone et en azote dans le matériel des termitières peuvent cependant être plus élevées que dans les sols voisins, surtout quand il s'agit de termites incorporant des excréta et des matériaux végétaux plus ou moins évolués à leurs constructions. BOYER (1971) a même constaté que la matière organique, en passant par le tube digestif des termites humivores, acquérait une certaine stabilité vis-à-vis des agents de dégradation de l'humus, ce qui contribuerait encore à rendre les abords des nids des termites humivores plus humiques que les sols voisins.

GRIFFITH (1938) a trouvé, en Ouganda, dans les termitières de *Macrotermes* moins de matières organiques que dans les sols.

JOACHIM et KANDIAH (1940), à Ceylan, ont fait la même constatation avec des termitières d'*Odontotermes redemanni* Wassm.

BOYER (1956a), étudiant en République Centrafricaine des termitières de *Bellicositermes* et de *Thoracotermes* (termite humivore), a trouvé moins de matières organiques dans ces termitières que dans les sols voisins. Toutefois, les teneurs en carbone et en azote demeurent plus fortes dans les termitières de *Thoracotermes* (humivores forestiers) que dans celles de *Bellicositermes* ; ceci paraissant dû au fait que les *Thoracotermes* incorporent des matières stercorales à leurs boulettes de construction.

Le rapport C/N dans toutes ces termitières est bas. BOYER a trouvé dans les termitières de *Bellicositermes* (*B. natalensis* en Côte d'Ivoire et *B. rex* en République Centrafricaine) un rapport C/N de 10 à 12 dans la périécie avec un pH peu différent de 7, un rapport C/N de 6,1 dans l'endoécie avec un pH de 6,5 et un rapport C/N de 2,7 dans la loge royale avec un pH légèrement supérieur à 7. Dans les termitières de *Thoracotermes brevinotus* (République Centrafricaine), ce même auteur a trouvé un rapport C/N de 5,8 dans la périphérie de la termitière et de 4,2 en son centre ; le pH y était peu différent de 7.

HESSE (1955) dans l'Est de l'Afrique n'a, par contre, pas trouvé de différence entre les teneurs en matières organiques des termitières de *Macrotermes goliath*, *M. bellicosus* et *M. natalensis* et les teneurs en matières organiques des sols voisins, mais NYE (1955) a parfois trouvé une teneur en carbone plus grande dans les termitières à *Macrotermes nigeriensis* que dans les sols environnants, ce qui est peut-être dû aux sécrétions utilisées par ce termite pour coller entre elles les boulettes de terre.

STOOPS (1964) note aussi une augmentation considérable de la matière organique dans les termitières de *Cubitermes sankurensis* et *C. species*, or les *Cubitermes* édifient principalement leurs termitières avec leurs excréments et très peu de salive (étude de NOIROT et NOIROT-TIMOTHÉE, 1962, sur *Cubitermes fungifaber*).

MALDAGUE (1970), au Zaïre, a observé que les sols des grandes constructions de Macrotermitinae (*Bellicositermes* et *Macrotermes*), tout en offrant une texture plus fine, avaient des taux de carbone et d'azote nettement inférieurs à ceux des sols voisins et présentaient un rapport C/N peu modifié. Par contre, ce même auteur a constaté un enrichissement en carbone et en azote dans les termitières d'*Amitermes evuncifer* (termitières mi-hypogées—mi-épigées construites en carton stercoral) ainsi que dans les termitières de *Nasutitermes ueleensis* et de *Cubitermes fungifaber* (termitières maçonnées à partir de matériaux fins malaxés avec des sucs salivaires).

LEE et WOOD (1968 et 1971a) ont étudié les diverses termitières d'Australie (Australie tropicale du Nord, Queensland, Nouvelles Galles du Sud et Australie du Sud) et, d'une manière générale, le carbone et l'azote leur sont apparus plus abondants dans les matériaux des termitières épigées que dans les sols voisins. Le rapport C/N y est aussi plus élevé. *Nasutitermes exitiosus* (Hill) est un termite qui, dans le sud de l'Australie, se nourrit de bois mort et incorpore ses excréments dans les termitières et les murs des galeries souterraines. Les termitières de cet insecte renferment plus de 50 kilos de matières organiques et possèdent un rapport C/N très élevé, d'environ 30 à 40. Les termitières de *Nasutitermes triodiae*, espèce largement distribuée en Australie, renferment en moyenne vingt fois plus de carbone et d'azote que les sols voisins ; le rapport C/N y est aussi très élevé et compris entre 10 et 30. D'une manière générale, d'après LEE et WOOD (1971a), les termites australiens se nourrissant d'herbes ont des termitières à rapport C/N de 0,8 à 2,0 fois plus élevé que celui des sols voisins, et les termites se nourrissant de bois, des termitières à rapport C/N de 1,2 à 2,7 fois plus élevé.

Cette nature plus organique des termitières australiennes épigées serait due à l'incorporation d'excreta très organiques au mortier des termitières. Le fait que ces termites australiens ne soient pas des termites champignonnistes nous suggère aussi que les excreta de ces insectes doivent renfermer des matériaux ligneux, en plus grande quantité et à un stade moins dégradé que ceux susceptibles d'exister dans les excreta des termites champignonnistes d'Afrique.

Il n'en demeure pas moins que les termites australiens, comme les autres, détournent à leur profit une très grande partie de l'énergie des litières et des apports végétaux, ce qui, tout au moins en savane, ne nuit pas forcément à l'humification des sols, étant donné que de toute manière la végétation herbacée y est généralement détruite chaque année par les feux de brousse.

Pour les nids en carton stercoral, LEE et WOOD (1971a) ont montré que ces nids renfermaient jusqu'à 16,5 % de composés polyphénoliques et une forte proportion de composés de nature humique ou préhumique. La lignine en demeure un constituant premier. Ces nids en carton sont très résistants à la décomposition microbienne et résistent généralement en laboratoire à l'attaque de l'eau oxygénée.

Il est enfin à noter qu'une partie de l'azote organique présent dans les termitières est régulièrement exportée par les termites ailés dont la grande majorité tombent aux environs et meurent ; mais, nous n'avons pas encore d'estimation précise sur l'importance de cet apport d'azote aux sols qui doit toutefois demeurer très limité. LEPAGE (1972) a en effet trouvé dans une savane sahélienne du Ferlo septentrional (Sénégal) 10 000 à 20 000 *Bellicositermes bellicosus* sexués à l'hectare et 15 000 *Trinervitermes*, soit respectivement un poids frais de termites de 2 800 g et 500 g à l'hectare (c'est-à-dire seulement 0,28 g et 0,05 g au mètre carré).

En nourrissant plusieurs espèces de termites avec du papier filtre et en utilisant la technique de réduction de l'acétylène, BREZNAK, BRILL, MERTINS et COPPEL (1973) ont par ailleurs mis en évidence une fixation d'azote par les bactéries présentes dans le tube digestif de ces insectes. Cette fixation d'azote est d'autant plus importante que la nutrition du termite est pauvre en azote. Toutes les castes de termites pourraient fixer de l'azote, mais les soldats posséderaient la plus faible activité fixatrice ; le fait est qu'ils se nourrissent essentiellement des aliments stomodéaux et proctodéaux de leurs compagnons. Les autres insectes étudiés par ces auteurs ne se sont pas avérés susceptibles de fixer de l'azote.

Action sur les bases totales et échangeables

Nombreux sont les travaux qui ont montré un enrichissement des grosses termitières épigées en bases totales, en bases échangeables et, dans certains cas, en calcaire et en sels solubles.

Il a été vu que cet enrichissement des grosses termitières épigées provient des remontées de matériaux de la zone d'altération de la roche-mère, des apports hydriques, de l'utilisation des excréta et de la solubilisation et la concentration secondaire de certains de leurs éléments.

BOYER (1956b) a ainsi trouvé en République Centrafricaine que dans les termitières de *Bellicositermes rex* les bases totales (Ca, Mg, K et Na) augmentent en passant du sol en place à la périécie (zone d'environnement de la termitière), puis à la muraille et à l'habitable. Les teneurs en sodium sont notamment très élevées dans l'habitable et paraissent liées aux apports de salive des termites. Les enveloppes successives de la muraille et la répartition souvent anarchique des éléments chimiques dans celle-ci sont dues au choix des matériaux et non à une stratification pédologique, d'autant plus que ces murailles subissent en permanence des remaniements. Les teneurs en bases des meules sont voisines de celles des matériaux végétaux qui les composent.

WATSON (1970) a observé que, dans les sables du Kalahari en Rhodésie, les termites remontent du zinc et, à un degré moindre, de l'argent, de l'or, du molybdène et du plomb d'un horizon d'accumulation minérale sis à 3 mètres de profondeur. En un endroit, les termites auraient même remonté de l'or de 23 mètres de profondeur ; les galeries des termites descendent en ce lieu jusqu'à la nappe aquifère sise à 27 mètres (WATSON, 1972).

STOOPS (1964), sur les plateaux Batéké au Zaïre, a noté une augmentation importante du calcium, du potassium et du fer libre dans les termitières de *Cubitermes sankurensis* et *C. species*. D'après cet auteur, les *Cubitermes* cités sembleraient avoir une action beaucoup plus marquée sur les matériaux de construction que les *Macrotermes natalensis* dont les termitières situées au voisinage sont de nature plus grossière.

En ce qui concerne les bases échangeables, il existe dans les matériaux des termitières épigées un accroissement de la capacité de fixation des cations (T) qui est lié à une plus grande teneur en éléments argileux, mais, comme l'accroissement de la somme des cations échangeables (S) y est habituellement supérieur à celui de la capacité de fixation, le rapport S/T s'y trouve normalement plus élevé que dans le sol.

Cette plus grande richesse des termitières épigées en bases échangeables a été constatée entre autres auteurs par SYS (1957) et STOOPS (1964) au Zaïre, par GOODLAND (1965) en Guyane britannique, par THORP (1967) en Thaïlande, par BOYER (1969) en République Centrafricaine, et par LEE et WOOD (1971b) en Australie.

SYS (1957) a ainsi trouvé dans de grosses termitières de *Macrotermitinae* de 8 m de haut et 450 m³ de volume un rapport S/T de 1, alors qu'il n'était que de 0,5 à 0,6 dans le sol voisin. Le calcium, le magnésium et le potassium échangeables étaient dix fois plus élevés dans les termitières.

THORP (1967) rapporte qu'en Thaïlande, sur des sols lessivés et appauvris ne supportant plus que la forêt, les termitières, avec un pH plus fort et une richesse plus grande en calcium, sont, après nivellement et légère fertilisation, utilisées pour les cultures vivrières.

LEE et WOOD (1971b) ont calculé que, dans la savane tropicale australienne près de Darwin, les grosses termitières à *Nasutitermes triodiae* ne représentent que 2 % du poids total de l'ensemble termitières plus horizon Al (0-8 cm), mais renferment jusqu'à 9,6 % du carbone total, 5,3 % de l'azote total, 5 % du phosphore total, 11,6 % du calcium total, 6,4 % du potassium total, 9,1 % du calcium échangeable, 13,1 % du potassium échangeable, 2,7 % du sodium échangeable et pas moins de 22 % du magnésium échangeable.

WATSON (1975) a montré l'importance de la pluviométrie locale dans les teneurs en calcium extractible des termitières de *Macrotermes spp.* sises sur roches basiques en Rhodésie. Les concentrations en cet élément au sein des termitières sont d'autant plus faibles que la pluviométrie est plus forte. WATSON suggère un lessivage plus prononcé du calcium, mais peut-être que des apports hydriques moins calciques et une évaporation plus faible sont aussi en cause. WATSON (1977) a aussi constaté en Rhodésie une concentration du calcium extractible, potassium extractible, phosphore assimilable et azote total au sein des termitières de *Macrotermes falciger*.

Cette concentration dans le paysage des éléments chimiques au sein des termitières semble bien être une règle générale.

Action sur le calcaire et les sels solubles

En ce qui concerne le calcaire, il a plusieurs fois été trouvé des horizons de nodules de carbonate de calcium dans la profondeur des grosses termitières épigées, et cela même dans le contexte de sols ferrallitiques acides et remarquablement peu calciques (GRIFFITH, 1938 ; PENDLETON, 1941 ; MILNE, 1947 ; HESSE, 1955 ; NYE, 1955 ; SYS, 1957 ; BOYER, 1959...).

NYE (1955) a constaté l'existence de concrétions calcaires à la base des termitières dans la partie sud du Ghana, sous une pluviométrie d'environ 75 cm ; mais il n'en a pas trouvé dans les termitières à *Macrotermes nigeriensis* de la région beaucoup plus humide d'Ibadan au Nigéria. SYS (1957) a signalé dans la région de Lubumbashi (Zaïre) la présence de concrétions calcaires dans des grosses termitières. BOYER (1959) a trouvé des concrétions calcaires dans les termitières à *Bellicositermes rex* du sud du Cameroun, en plein sol ferrallitique dépourvu de tout calcaire.

Comme l'a montré BOYER (1959, 1973, 1975a, 1975b), il apparaît que les nodules calcaires éventuellement présents dans la profondeur des grosses termitières doivent résulter de l'évaporation en saison sèche de l'engorgement saisonnier des horizons de la cuvette sous-termitique, compte tenu des dissolutions qui ont pu s'y produire ; c'est-à-dire que le calcium des nodules peut provenir des divers apports d'eau, mais aussi de dissolutions à partir des matériaux de remontée, des apports végétaux, et des excréments.

En régions plus sèches, il a aussi souvent été trouvé dans les termitières des accumulations de sels solubles, qui les font parfois même lécher par le bétail.

HESSE (1955), dans les grandes termitières de l'Est-Africain à *Macrotermes goliath*, *M. bellicosus* et *M. natalensis*, a constaté que certaines de ces termitières possèdent des concrétions calcaires ou renferment des accumulations de sels solubles appréciées du bétail. Les accumulations de sels solubles se rencontrent surtout dans les termitières abandonnées, d'où l'hypothèse de HESSE d'une évaporation favorisée des eaux du sol dans des termitières qui se localisent le plus souvent dans des sols de dépression saisonnièrement engorgés ou possédant un horizon profond imperméable.

WATSON (1962) a trouvé sous une grosse termitière épigée dans le sud de la Rhodésie un cône de sol blanchi sur approximativement 6 mètres de profondeur et renfermant environ 2 % de carbonates dans sa partie intérieure et 4 % dans sa partie périphérique. L'intérieur de ce cône renfermait aussi des sels de sodium, lui donnant un pH très élevé, de l'ordre de 9 vers 3 mètres de profondeur. Une évaporation favorisée des solutions du sol, du temps où cette termitière possédait encore son réseau de galeries, apparaît l'explication la plus plausible de ces accumulations ; encore que par eux-mêmes les termites aient tendance à déterminer dans l'habitable des termitières de fortes teneurs en sodium.

Concernant les sels de sodium solubles à l'eau, ROONWAL (1975) a aussi constaté que les termitières du termite moissonneur *Anacanthotermes macrocephalus* (Deoneux) (Hodotermitidae) des déserts indiens en renferment un bien plus fort pourcentage que les sols environnants.

KOSLOVA (1951) a trouvé des accumulations de nitrates (et non plus de carbonates) dans certaines termitières des déserts d'Asie centrale (Turkemenian), termitières édifiées par des termites moissonneurs du genre *Anacanthotermes*. Il est vraisemblable que ces accumulations de nitrates proviennent là aussi d'une évaporation favorisée.

Pour les accumulations de sels solubles observées dans les termitières des régions sèches, il s'agit le plus souvent de l'évaporation favorisée des solutions du sol au sein de celles-ci mais, comme pour le calcium, il doit parfois y avoir aussi reprise d'éléments chimiques à partir des divers apports effectués par les termites, notamment pour le sodium. Rappelons que nous avons déjà évoqué cet « effet de mèche » des termitières à propos du rôle possible de celles-ci dans la formation des « hardé » du Nord-Cameroun. (cf. Action des termites sur la physique des sols).

Action sur le pH

Le pH du sol en place est, soit peu modifié, tel est le cas des termitières à *Macrotermes* étudiées par HESSE, ou le cas des termitières de Guyane britannique étudiées par GOODLAND (1965), soit plus généralement amené à une valeur proche de la neutralité.

Les résultats des études de NYE (1955), BOYER (1956a) et SYS (1957) confirment cette neutralisation du sol par les termites. SYS, par exemple, trouve un pH de 7 à 7,8 dans les grosses termitières épigées de la région de Lubumbashi (Zaire) alors que le pH reste légèrement acide dans les sols non travaillés. L'augmentation du pH est souvent liée à la plus grande richesse chimique des termitières.

Dans les termitières mortes où se sont accumulés des sels de sodium, le pH peut être très nettement basique (WATSON, 1962).

Action sur la latéritisation, la ferrallitisation et la nature des argiles

La plus grande richesse chimique des termitières, leur pH généralement moins acide, et la fréquence des remaniements avec apports de salive qui s'y manifestent, paraissent freiner les processus de ferrallitisation ; le rapport $\text{SiO}_2/\text{Al}_2\text{O}_3$ est souvent plus élevé dans les termitières que dans le sol voisin,

mais de la silice libre peut aussi y être apportée par les eaux, alors que les entraînements s'y trouvent pratiquement supprimés.

Par suite d'un excès de silice, le rapport $\text{SiO}_2/\text{Al}_2\text{O}_3$ des matériaux des termitières de *Bellicositermes bellicosus rex* et *B. natalensis* a toujours été trouvé par BOYER (1969) en République Centrafricaine, plus élevé que dans les sols environnants.

Le milieu des termitières est peu agressif. Les illites issues des micas ne s'y kaolinisent pas et de la montmorillonite existe parfois en petites quantités au sein des grosses termitières épigées, sans que les remontées ou les apports puissent en expliquer la présence. Il s'agit le plus souvent d'un minéral de transition dont l'évolution s'est trouvée stoppée dans le milieu conservateur de la termitière, mais on s'est aperçu qu'il pouvait aussi exister de la montmorillonite dans des termitières situées sur de grandes épaisseurs de colluvions où l'altération des minéraux argileux avait été poussée aussi loin que possible vers le stade kaolinite et gibbsite ; divers auteurs ont par suite pensé à une synthèse possible de la montmorillonite au sein des termitières, étant donnés leur milieu ionique calcique et leur pH voisin de 8 (FRIPIAT, GASTUCHE, VIELVOYE et SYS, 1957). Le magnésium pourrait aussi favoriser la synthèse de la montmorillonite et le calcium retarder la kaolinisation (FRIPIAT, GASTUCHE et COUVREUR, 1954). Le pH a une importance dans la synthèse des différents minéraux argileux en réglant la vitesse de mise en solution et de précipitation des divers constituants de la phyllite ; la nature des électrolytes présents commanderait dans une large mesure la vitesse du phénomène et la nature du minéral obtenu (HENIN, 1954).

SYS (1957) a constaté que les grosses termitières étudiées par lui dans la région de Lubumbashi (Zaïre) renferment de la montmorillonite, alors qu'on ne trouve que de la kaolinite dans les sols ferrallitiques environnants.

BOYER (1975a, 1975b) a aussi trouvé dans les termitières de *Bellicositermes bellicosus rex* des néoformations d'illite, d'halloysite et de métahalloysite, de gibbsite et de boehmite.

LEPRUN et ROY-NOËL (1976), étudiant la répartition des termites dans la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal occidental), ont constaté que *M. bellicosus* y construit sur les sols ferrugineux et ferrallitiques à kaolinite, alors que *M. subhyalinus* y édifie sur les sols à montmorillonite et attapulgites, et également mais plus rarement sur les sols à kaolinite. Dans ce dernier cas, la perte des ions potassium interfoliaires des feuillets de mica remontés par les termites donne des vermiculites et permet d'inclure une petite quantité d'argile gonflante dans les termitières.

Par contre, LEE et WOOD (1971a, 1971b) en Australie n'ont pas observé de différence entre les minéraux argileux des diverses termitières et ceux des sols voisins.

Enfin, preuve macabre du pouvoir conservateur des termitières, WATSON (1967) a découvert en Rhodésie dans un ancien cimetière des termitières fossiles où des squelettes humains vieux de 700 ans se sont conservés, alors qu'ils ont disparu dans les sols voisins. En fait, on sait que nombre de populations africaines enterrent de préférence leurs morts dans les termitières, précisément parce qu'ils s'y conservent mieux.

II – TERMITIÈRES SOUTERRAINES

L'action des termitières souterraines ou faiblement épigées sur la chimie des sols apparaît moins importante, étant donné l'origine généralement superficielle des matériaux travaillés par les termites.

Ainsi, pour *Odontotermes badius* au Kenya, ROBINSON (1958) est arrivé à la conclusion que les galeries couvertes et les petits monticules de ce termite sont édifiés avec des matériaux d'origine

pédologique superficielle. Le carbone, la somme des bases échangeables (S), la capacité de fixation des bases (T), le calcium échangeable et le magnésium échangeable ne présentent pas de différences significatives avec les horizons supérieurs du sol environnant. Quelques modifications, résultant du travail des matériaux, plus que des apports étrangers, ont cependant été relevées dans ces termitières : le pH y est notamment plus élevé et, dans la somme des cations échangeables qui demeure constante (S), les pourcentages de calcium et de magnésium échangeables se trouvent souvent accrus.

ACTION DES TERMITES SUR LA BIOLOGIE DES SOLS

MEIKLEJOHN (1965) a trouvé en Rhodésie que les termitières à *Macrotermes spp.* sont microbiologiquement plus actives que les sols environnants. Ces termitières renferment plus de cellulolytiques, d'ammonifiants et de dénitrifiants (*Pseudomonas* et *Denitrobacillus spp.*). Elles renferment par contre très peu de fixateurs d'azote du genre *Beijerinckia* (aérobie) ou du genre *Clostridium* (anaérobie).

BOYER (1971) a montré au contraire que les termitières de *Bellicositermes* sont riches en fixateurs d'azote du genre *Beijerinckia*, bien que la flore intestinale des *Bellicositermes natalensis* ait été trouvée plus pauvre en bactéries fixatrices d'azote, aérobies et anaérobies, que la microflore du sol (BOYER, 1956c). Les espèces de cellulolytiques aérobies y sont aussi moins nombreuses et leur répartition très différente.

De nombreuses études sont encore nécessaires en ce domaine, mais l'on peut actuellement penser que les matériaux des termitières, quand ils sont en conditions favorables de température et d'humidité, présentent une activité biologique globale supérieure à celle des sols voisins ; la fixation d'azote y est notamment meilleure, tout au moins quand les oligo-éléments nécessaires y sont présents. La neutralité des pH apparaît aussi favorable aux flores fixatrices d'azote et aux cellulolytiques.

Nous n'avons pas encore connaissance d'assez de travaux concernant l'action des termites sur la faune édaphique pour pouvoir en esquisser une synthèse valable. Les différentes modalités de la guerre chimique que les termites livrent aux autres Arthropodes ont été brièvement analysées par QUENNEDEY (1975).

Concernant la flore, HAUSER (1977) a constaté près de Ouagadougou (Haute-Volta) qu'il existe des plantes typiques des termitières, des plantes qui croissent toujours en dehors de celles-ci et des plantes qui se retrouvent plus ou moins dans les deux biotopes. La densité de la végétation demeure toutefois plus élevée sur les termitières ou leurs abords, et presque la moitié des plantes couvre dans cette région le cinquième de la surface totale.

ACTION DES TERMITES SUR LA FERTILITE DES SOLS

Il importe peu pour les plantations que les termitières souterraines viennent à être mélangées à l'horizon supérieur des sols au cours des travaux culturels, 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 contre eux à voir si leur action prédatrice ne vient pas d'un manque de débris végétaux plus couramment attaqués, auquel cas les cultures en bandes alternées seraient à préconiser.

Pour les grosses termitières épigées : des bases totales et échangeables plus abondantes, une granulométrie plus fine, un pH plus proche de la neutralité et un milieu biologique plus favorable laissent prévoir moins de carences et une nutrition minérale des plantes plus satisfaisante. Mais, en contrepartie, il est aussi à considérer la faible porosité des murs de la termitière et, surtout en Afrique, une possible pauvreté en matières organiques.

Araser les grosses termitières épigées revient à étendre un horizon profond et éventuellement enrichi sur un horizon de surface, ce qui, dans le contexte écologique de nombreux sols tropicaux et équatoriaux particulièrement pauvres, n'est pas obligatoirement à déconseiller. Les graminées et de nombreuses cultures poussent mieux sur les matériaux des termitières que sur les sols voisins :

HESSE (1955) a constaté en Tanzanie que le sisal pousse mieux sur les termitières.

SYS (1957), comparant des terres rouges où les termitières avaient été arasées à des terres rouges où elles avaient été simplement arrondies, a jugé les premières plus fertiles, en particulier pour le maïs fourrager.

BODOT (1967) a aussi observé en Côte d'Ivoire que les touffes de graminées, et surtout celles d'*Hyparrhenia*, sont plus fournies (de 7 à 9 tiges contre 1 à 2), plus hautes (1,50 m contre 60 à 80 cm) et plus vertes aux abords des nids que dans la savane environnante.

POMEROY (1976b) estime, par contre, qu'en Ouganda les termitières de *M. bellicosus* et *M. subhyalinus*, même abondantes, n'affectent que peu les propriétés physiques et chimiques des sols et ne peuvent par suite que très peu en modifier la fertilité. Des expériences de terrain restent toutefois à faire.

WATSON (1977) conseille de mélanger, en Rhodésie, les termitières de *Macrotermes falciger* au sol en vue d'obtenir des récoltes plus abondantes.

Par ailleurs, il s'est souvent constitué sous forêt à la surface des vieilles termitières un horizon humifère d'importance et de fertilité pratiquement équivalentes à celles du sol environnant. Si, après déforestation, on décide l'arasement des termitières, il est souvent conseillé de décaper d'abord celles-ci pour, après arasement, ramener la terre humifère sur la surface nivelée, mais un apport d'engrais organiques est parfois aussi efficace et s'avère plus économique (MEYER, 1960).

En fait, pour chaque problème de mise en valeur de sols à termitières, il est nécessaire de connaître les termites présents et les modalités de leur action dans le temps, compte tenu des sols, de la végétation et des cultures envisagées.

VESTIGES D'UNE ANCIENNE PRÉSENCE DES TERMITES DANS LES SOLS

Il ne s'agit plus ici de cuirasses termitiques, mais de formations géologiques auxquelles les termites auraient contribué dans les temps passés.

Il existe ainsi au Brésil des formations superficielles de sables limoneux jaunes, beaucoup plus répandues que les termites actuels qui en semblent responsables (TRICART, 1957). TALTASSE (1957) a aussi décrit au Brésil une formation naturelle à 3 horizons distincts qui semblerait d'origine termitique, bien que les termites aient depuis longtemps disparu de cette région.

CONRAD (1959), de son côté, a signalé des constructions probablement faites par des *Psammotermes* dans des paléosols du nord-ouest du Sahara (région de Béni-Abbès) ; constructions indiquant un rôle actif des termites dans la modification physique et chimique des sols au quaternaire. La couleur ocre

des concrétions ferrugineuses des horizons B de ces paléosols évoque des phases humides répétées et d'amplitude assez marquée pour que le sol en ait conservé des traces.

Certaines formations termitiques fossiles devraient aider aux reconstitutions paléoclimatiques.

TECHNIQUES D'ÉTUDE DES TERMITES

Pour recenser les populations de termites, LEE et WOOD (1971b) rappellent que STRICKLAND (1945) a prélevé des échantillons de sol de 58 cm² sur 7,5 cm de profondeur, SALT (1952) des échantillons de 81 cm² sur 15 cm de profondeur et HARRIS (1963) des échantillons de 75 cm² sur 15 cm de profondeur. LEE et WOOD eux-mêmes conseillent, si les termites sont abondants, des échantillons de 100 cm² sur 10 à 15 cm de profondeur et, si les termites sont peu abondants, des échantillons de 625 cm² (= 25 x 25), toujours sur 10 à 15 cm de profondeur.

L'extraction proprement dite des termites à partir des échantillons prélevés peut s'effectuer par flottation ou sur des entonnoirs d'extraction identiques à ceux utilisés pour les Microarthropodes (cf. chapitre 10).

Pour les comptages des nids, LEE et WOOD (1971b) conseillent de les réaliser dans 10 quadrats de 400 m² ou 25 quadrats de 100 m².

La connaissance précise du peuplement des grosses termitières épigées demeure toujours difficile à acquérir. Peut-être peut-on s'inspirer pour cela des techniques données par LEVIEUX (1969) pour les fourmis (cf. chapitre 12). Le mieux serait d'endormir ou de tuer tous les termites d'un nid avant de les compter, ce qui n'est pas simple.

Enfin, concernant l'étude de l'activité des termites au cours des saisons, il est à la fois intéressant et amusant de signaler l'expérience réalisée dans l'Arizona (U.S.A.) par HAVERTY (1976) et ses collègues à l'aide de 1 200 rouleaux de papier hygiénique régulièrement répartis sur le terrain selon un quadrillage à maille d'un mètre. L'activité des *Heterotermes aureus* (Snyder) présents a suivi les variations de température : leur activité fut minime de décembre à février, modérée au printemps et en automne, et forte, mais géographiquement dispersée, durant l'été. Les fortes pluies d'automne n'eurent pas d'effet favorable ; seules les petites pluies d'été favorisèrent l'activité des termites.

Chapitre 12

LES AUTRES INSECTES PTÉRYGOTES ET LEURS LARVES

ORDRE DES ISOPTÈRES OU TERMITES (cf. chapitre XI)

ORDRE DES ZORAPTÈRES

ORDRE DES ORTHOPTÈRES

ORDRE DES DERMAPTÈRES

ORDRE DES COLÉOPTÈRES

Famille des Cicindelidae

Famille des Carabidae

Famille des Silphidae

Famille des Staphylinidae

Famille des Pselaphidae

Famille des Scydmaenidae

Famille des Scarabaeidae

Groupe des Cucujoidea

Famille des Elateridae

Famille des Alleculidae

Famille des Tenebrionidae

Famille des Cerambycidae

Famille des Curculionidae

Influence des Insecticides sur les Coléoptères du sol

ORDRE DES PLANIPENNES

ORDRE DES MÉCOPTÈRES

ORDRE DES LÉPIDOPTÈRES

ORDRE DES DIPTÈRES

Densité dans les sols

Relations avec les facteurs abiotiques du milieu

Nutrition des larves de Diptères

Action dans les sols

Influence des insecticides sur les larves de Diptères

ORDRE DES HYMÉNOPTÈRES

Abeilles, Pompiles et Guêpes

Les Fourmis

ORDRE DES PSOCOPTÈRES

ORDRE DES THYSANOPTÈRES

ORDRE DES HOMOPTÈRES

ORDRE DES HÉTÉROPTÈRES

RENSEIGNEMENTS TECHNIQUES

Conservation des larves d'insectes

Pièges

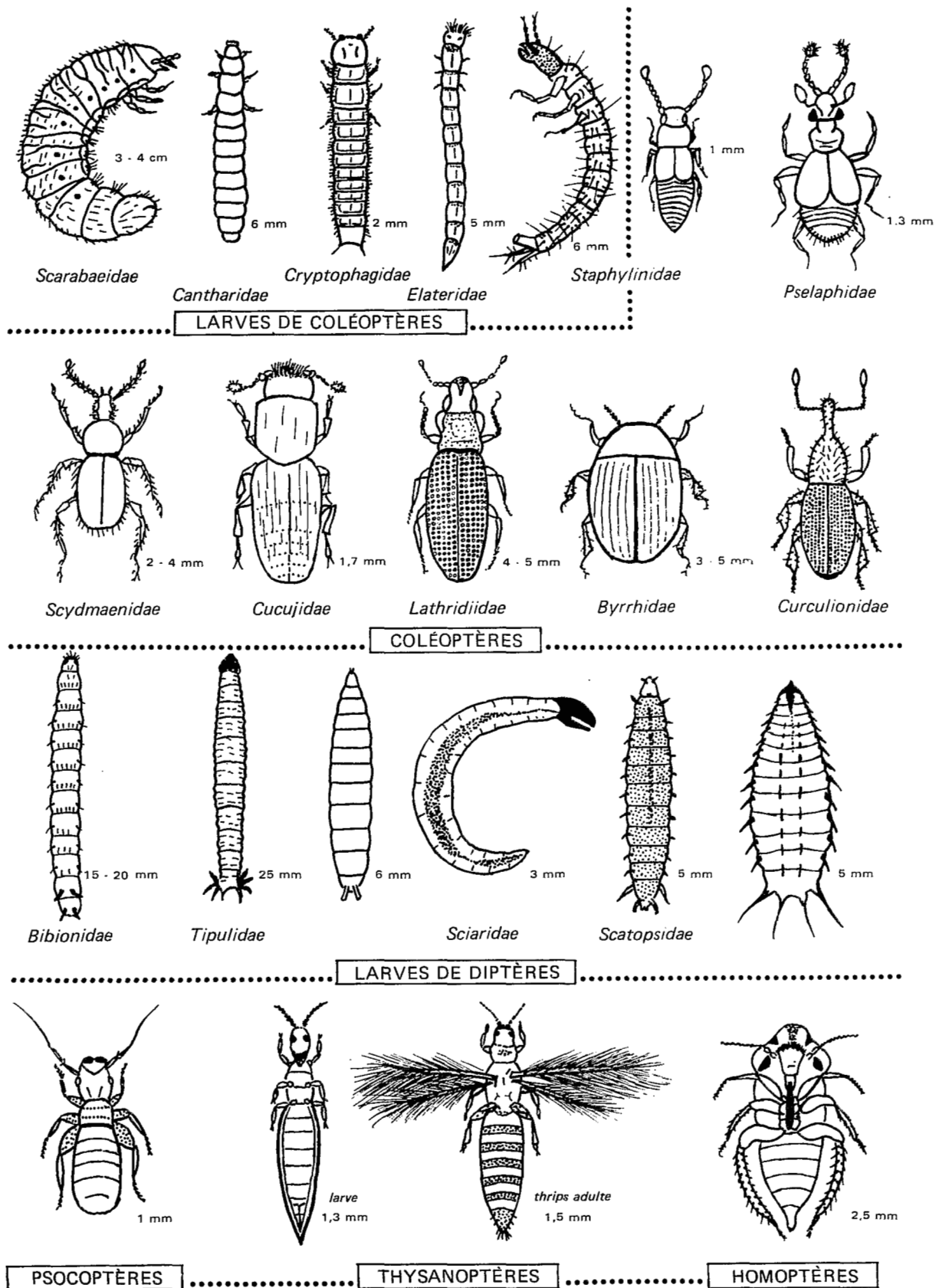


Fig. 50 – Quelques insectes ptérygotes ou leurs larves.

LES AUTRES INSECTES PTÉRYGOTES ET LEURS LARVES

Reprenant la systématique des insectes donnée au chapitre 7, nous considérerons plus particulièrement l'importance que, sous forme adulte ou larvaire, ces animaux prennent dans les différents sols. Nous verrons qu'en dehors des Termites qui ont fait l'objet du précédent chapitre, ce sont les Fourmis et les larves de Coléoptères ou de Diptères qui s'avèrent les insectes dont l'action dans le sol semble la plus importante.

ORDRE DES ISOPTÈRES OU TERMITES

Cf. Chapitre précédent.

ORDRE DES ZORAPTÈRES

Cet ordre renferme de petits insectes carnassiers qui vivent dans les terres tropicales. Ce sont des insectes rares et nous ne mentionnerons ici que pour mémoire le genre *Zorotypus*.

ORDRE DES ORTHOPTÈRES

Cet ordre renferme les *SAUTERELLES*, les *CRIQUETS* et les *COURTILIÈRES*, tous assez rares sous forêt.

Dans les steppes de Russie, les sauterelles déterminent par leurs excréments un important apport de matière organique au sol pendant la courte période chaude et humide favorable aux processus microbiens de décomposition, et alors que le vent tend à entraîner la litière (STEBAYEV, NAPLEKOVA, GUKASYAN, 1964).

De nombreux criquets ont des habitudes fouisseuses et déterminent dans les horizons supérieurs des sols un mélange des particules. Stockant des débris végétaux dans leurs galeries, ils contribuent aussi à enrichir les sols en matières organiques.

Les courtilières se nourrissent surtout de racines et, à un degré moindre, d'insectes. Ce sont d'excellentes fouisseuses qui sont capables de très bien nager en cas de submersion des sols.

ORDRE DES DERMAPTÈRES

Cet ordre renferme les *FORFICULES* (ou *PERCE-OREILLES*).

La plupart des perce-oreilles se nourrissent de plantes mortes et de mycélium. Ils sont souvent très nombreux dans les jardins des régions tempérées en été et en automne.

ORDRE DES COLÉOPTÈRES

De très nombreux Coléoptères demeurent dans les sols et peuvent souvent servir d'indicateurs au Pédobiologiste. Certains genres à vie strictement endogée possèdent un endémisme extraordinaire (COIFFAIT, 1960). D'après cet auteur, les sols favorables au développement des Coléoptères endogés seraient des sols ayant une teneur élevée en éléments fins (argiles et limons) susceptibles d'y maintenir une humidité favorable. Chaque type de forêt possède ses associations caractéristiques de Coléoptères (STRIGANOVA, 1962).

L'action des Coléoptères dans le sol se traduit principalement par l'influence qu'ils ont sur son équilibre biologique. Toujours d'après COIFFAIT (1960), 80 % des Coléoptères du sol sont en effet des prédateurs, aussi bien à l'état larvaire qu'à l'état adulte. Les larves de Coléoptères sont, après les larves de Diptères, les plus nombreuses du sol ; dans nos régions tempérées, elles hibernent plus profondément que les imagos (DESEO, 1958).

Certaines familles de Coléoptères intéressent plus que d'autres le Pédobiologiste.

Famille des Cicindelidae

Les *CICINDELES* sont des insectes carnassiers très agiles qui courent rapidement et s'envolent à la moindre alerte. Leurs larves demeurent dans des galeries verticales où elles se tiennent à l'affût des proies. Comme les adultes, elles sont carnivores et préfèrent les lieux ensoleillés et sablonneux. Les différentes espèces de cicindèles sont hautement spécialisées ; SHELFORD (1911) les a utilisées comme indicatrices dans les différents types de forêts d'Amérique du Nord.

Famille des Carabidae

Les *CARABES* sont en majorité carnassiers et pour la plupart nocturnes. Ils s'attaquent aux araignées, aux vers, aux mollusques, aux autres insectes et à leurs larves et ils se mangent parfois entre

espèces. *Calosoma sycophanta* est bien connu en tant que prédateur des chenilles processionnaires du pin. Les carabes sont généralement considérés comme des auxiliaires de l'agriculture (BASEDOW, 1973), mais CACHAN, NGUYEN-THI-THU-CUC et CLÉMENT (1975), étudiant leur rôle dans les biocénoses cultivées de Lorraine, ont montré que leur action prédatrice sur les phytophages était limitée. Il existe aussi de nombreux carabes omnivores ou même phytophages, et le rôle de ces insectes apparaît comme fort complexe au sein des chaînes alimentaires. Il est toutefois utile de les protéger.

Certains genres renferment des formes fouisseuses, mais les carabes sont relativement peu nombreux dans les sols. NEF (1957) en a trouvé de 15 à 20 au mètre carré sous bois de pins et environ une trentaine sous chênaie, parfois moins sous hêtraie. TISCHLER (1955a) les estime plus nombreux dans les champs argileux que dans les champs sableux.

TIETZE (1968) juge qu'ils sont des indicateurs très pratiques pour caractériser les divers biotopes et plus particulièrement leurs valeurs d'humidité. DAGET et LECORDIER (1971) ont constaté que dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) les carabes supportent sans grand dommage le passage du feu de brousse. Toutefois, les peuplements ne suivent pas la même évolution au cours de l'année, selon que la savane a été incendiée ou non.

Famille des Silphidae

Les *NÉCROPHORES* sont les insectes le plus connus de cette famille. Ce sont des insectes d'assez grande taille se trouvant le plus souvent sous les cadavres des petits animaux (souris, oiseaux), dans les vieux excréments ou sur des champignons pourris. Certains s'attaquent aux petits mollusques. D'autres demeurent dans les sols et se nourrissent de champignons souterrains. TISCHLER (1955a) les estime plus nombreux dans les sols sableux que dans les sols argileux.

Famille des Staphylinidae (cf. Figure 50)

Les *STAPHYLINS* forment une famille très homogène caractérisée par des élytres courts ne recouvrant généralement que les deux premiers segments abdominaux. On en connaît plus de 1 200 espèces en France. Ils vivent dans les milieux les plus divers : fumier, détritux, champignons, sous les écorces, dans des guépiers ou des fourmilières, etc. LIPKOW (1968) en a étudié les divers comportements dans le sol.

Ils sont souvent abondants dans les sols. Sous forêt, BORNEBUSCH (1930) en a dénombré de 50 à 225 au mètre carré selon le peuplement végétal, soit un poids approximatif de 0,1 à 0,45 g. Ils apparaissent plus nombreux dans les sols à mor que dans les sols à mull.

KUHNELT (1950) cite les espèces du genre *Atheta* comme vivant dans des galeries souterraines et se nourrissant d'algues du sol. Plusieurs espèces du genre *Bledius* sont limitées aux sols salins : en saison des pluies, elles enfouissent pour leur nourriture des algues de surface non salines, qu'elles stockent dans leurs galeries et, en saison sèche, elles rejettent les algues restantes alors chargées en sels.

Famille des Pselaphidae (cf. Figure 50)

Les insectes qui constituent cette famille ont des élytres plus recouvrants que chez les Staphylins, mais néanmoins encore très courts. Leurs palpes maxillaires bien développés évoquent une deuxième paire d'antennes. Ce sont des insectes de très petite taille, de 1 à 3 mm. Ils sont nocturnes. Pendant le jour, ils restent cachés sous les pierres ou les détritux et, le soir venu, ils volent ou courent à la recherche de petits Acariens dont ils se nourrissent, principalement des Oribates. Certains vivent avec les fourmis (Coléoptères myrmécophiles).

On récolte des Pselaphidae l'hiver en tamisant des feuilles mortes, des débris végétaux ou du bois vermoulu.

Famille des Scydmaenidae (cf. Figure 50)

Ce sont encore de petits insectes de 1 à 3 mm que l'on trouve dans les sols, mais aussi dans les écorces et les détritux végétaux. Quelques espèces vivent avec les fourmis, il en est de parasites des Arachnides dans les régions tropicales ; d'autres se nourrissent d'Acariens.

FRANZ (1957) a étudié ces insectes dans la région du Tchad.

Famille des Scarabaeidae : SCARABÉES, CÉTOINES, HANNETONS, RUTÉLINES

Les Scarabaeidae ont des antennes caractéristiques avec massue formée de lamelles mobiles autour de leur point d'insertion, d'où le nom de «lamellicornes» donné aux insectes de cette famille. Nombreux sont ceux qui possèdent une flore intestinale les aidant à digérer la cellulose.

De nombreux scarabées, tels les bousiers, sont coprophages et contribuent à la formation du sol par leurs activités de fouissage et l'incorporation de matières organiques dans les horizons supérieurs. Les bousiers sont parfois localement assez nombreux. Leur activité d'enfouissement du fumier aide au contrôle des mouches du bétail (*Stomoxynae* notamment), si elle se manifeste à la même période que celle de la ponte des mouches (MACQUEEN et BERNE, 1975). Des essais d'application pratique ont déjà été tentés aux Iles Fidji avec des Histeridae, autre famille d'insectes coprophages.

BORNEMISSZA et WILLIAMS (1970) ont observé à Canberra, en Australie, qu'environ 80 % du fumier de vache est enterré par le bousier *Onthophagus australis*, ce qui détermine un apport immédiat, important et localisé d'azote, de phosphore et de soufre pour les plantes. Dans des cultures en serre de millet japonais, les plantes des pots ayant reçu simultanément fumier et Coléoptères renfermaient 2,5 fois plus d'azote, 5 fois plus de phosphore et 2,5 fois plus de soufre que les plantes des pots ayant seulement reçu du fumier. La productivité du millet japonais s'en est trouvée fortement accrue : de 82 % pour le poids sec des tiges et d'environ 11 % pour les racines.

D'autres scarabées se nourrissent de débris végétaux en décomposition ou s'attaquent aux racines des plantes et s'en nourrissent après qu'elles se soient étiolées.

Les larves des Scarabaeidae sont fousseuses et se nourrissent surtout de matériaux végétaux en décomposition, mais elles peuvent aussi s'attaquer aux racines des plantes, surtout si les débris végétaux viennent à manquer ; la nocivité des «vers blancs» est bien connue. D'après POLIVKA (1960), ces larves seraient plus nombreuses dans les sols légèrement acides à pH voisin de 6. D'après GHILAROV (1963), elles auraient un rôle important dans la pédogenèse des sols de steppes russes.

Groupe des Cucujoidea (cf. Figure 50)

Cet important groupe de Coléoptères réunit plusieurs familles qui ont des représentants dans les horizons supérieurs des sols où ils se nourrissent de débris végétaux et de champignons. KUHNELT (1961) cite les familles des *Cryptophagidae* et des *Lathridiidae* comme plus particulièrement intéressantes. Plusieurs représentants de ces familles vivent dans les nids souterrains des petits animaux. Les *Byrrhidae* appartiennent aussi à ce groupe ; ils possèdent des larves d'aspect massif qui ressemblent à celle des Scarabaeidae et qui sont parfois très nombreuses dans les sols de prairie.

Famille des Elateridae

Les *TAUPINS* sont parmi les insectes les mieux connus de cette famille. Les adultes placés sur le dos sautent en produisant un bruit sec, d'où le nom de «click-beetles» que leur ont donné les Anglais.

Les larves d'Elateridae (cf. Figure 50) sont cylindriques, fortement chitinisées et dites pour leur forme «larves fil de fer». Ces larves ont un régime alimentaire carnassier, phytophage ou mixte, et peuvent devenir très nuisibles aux cultures, si leur nourriture normale vient à manquer. Elles sont parfois très abondantes dans les sols. BORNEBUSCH (cité par NEF, 1957) en a trouvé jusqu'à 250 au mètre carré dans un bois de pins, soit approximativement 3,7 g au mètre carré. Dans les sols de bonne qualité, ces larves semblent moins nombreuses et sont seulement de quelques dizaines au mètre carré.

Dans les régions tempérées, elles demeurent dans les premiers centimètres du sol au printemps et en automne, mais plus en profondeur en été et en hiver (LAFRANCE, 1968). Dans les sols russes au climat plus continental, elles demeurent dans les 10 à 15 cm supérieurs des sols au printemps et en automne, et s'enfouissent jusqu'à 40 cm de profondeur en été ou en hiver (NADVORNIJ, 1971). Les jeunes larves d'Elateridae offrent une meilleure résistance à la sécheresse que les larves âgées et descendent moins profondément dans le sol en été.

L'humidité, la température et la densité du sol (et donc la rotation des cultures), ainsi que l'état physiologique des larves, commandent leurs migrations verticales. DOANE, LEE, KLINGLER et WESTCOTT (1975) ont trouvé que diverses larves d'Elateridae, dont *Ctenocera destructor*, étaient particulièrement attirées par les faibles quantités de CO₂ émises au cours de la germination des graines de blé ou d'avoine.

Les larves du genre *Cardiophorus* qui préfèrent les sols légers sont très longues et minces, cette forme leur permettant de s'infiltrer facilement dans le sol. Il est d'autres larves, plus courtes et plus massives, qui creusent le sol à l'aide d'un front en saillie et de puissantes mâchoires (genre *Selatosomus*). Les larves du genre *Agriotes*, généralement très nuisibles pour l'Agriculture, sont intermédiaires entre ces deux types. La larve d'*Agriotes mancus* (Sav.) qui s'attaque aux cultures vivrières dans le sud-ouest de l'état du Québec (Canada), vit trois ans dans le sol (LAFRANCE, 1967).

DIRLBEK, BERANKOVA et BENDLOVA (1973) ont constaté que le travail du sol diminuait d'autant plus fortement les «larves fil de fer» que le sol était plus bouleversé. Les couverts végétaux permanents sont favorables à leur développement alors que la culture régulière crée au contraire des conditions qui leur sont hostiles. Les larves du genre *Agriotes* sont moins limitées par la culture que les larves des autres genres (*Selatosomus*, *Adelocera*, *Athous*, *Melanotus*...).

Famille des Alleculidae

Cette famille renferme de nombreuses espèces tropicales qui vivent dans le sol et dont les larves ressemblent fortement aux «larves fil de fer» des Elateridae.

Famille des Tenebrionidae

Les larves des Tenebrionidae sont parfois très nombreuses dans les terrains arides d'Europe centrale, mais elles sont aussi présentes dans nos régions tempérées. Ces larves d'aspect très varié possèdent pour creuser de fortes pattes antérieures. Les espèces phytophages contribuent grandement, là où elles existent, à la destruction des débris végétaux. Plusieurs espèces s'attaquent aux racines mortes ou vivantes.

Les excréments de ces larves de Tenebrionidae posséderaient une activité microbienne faiblement muqueuse où l'activité des cellulolytiques demeurerait forte (STEBAYEV, NAPLEKOVA, GUKASYAN, 1964 ; STEBAEV, NAPLEKOVA, VOLKOVINCER, 1968).

MARCUZZI (1964), dans les sols d'Apulie (Italie du Sud), a mis statistiquement en évidence une relation étroite entre la distribution des Tenebrionidae et certaines caractéristiques physico-chimiques des sols. Les Tenebrionidae des sols d'Apulie préfèrent un pH de 7 à 8, une teneur en calcaire de 60 à 80 %, une teneur en carbone de 5 à 10 % et un rapport C/N faible. Ils apprécient en outre les sols sableux très pauvres en argile. Mais, MARCUZZI et VENEZIA (1968) étudiant l'écologie des Tenebrionidae de Dalmatie (Yougoslavie), ont aussi constaté que si *Stenosis intermedia* et *Gonocephalum pusillum* montrent des préférences pour les faibles pH et les rapports C/N élevés, par contre *Allophylax picipes* préfère un pH élevé et de faibles teneurs en carbone. *Dendarus dalmatinus* et *Tentyria italica* ne montrent pas de préférence.

Famille des Cerambycidae : LONGICORNES ou CAPRICORNES

Seules quelques larves de longicornes intéressent le sol et s'attaquent éventuellement aux racines de graminées. Le plus souvent, les larves de longicornes se localisent dans les bois morts ou malades, mais s'attaquent aussi parfois aux arbres sains. Nous citons surtout cette famille pour mémoire.

Famille des Curculionidae : CHARANÇONS (cf. Figure 50).

Quelques larves de charançons demeurent dans le sol et se nourrissent de racines. Elles préfèrent hiberner dans les sols à dense chevelu de racines. Plusieurs Curculionidae de petite taille vivent aussi dans la litière et l'horizon humique des sols (COIFFAIT, 1960).

Influence des insecticides sur les Coléoptères du sol

L'action des insecticides à base d'organochlorés ou d'organophosphorés est très différente selon les espèces, allant de l'extinction de celles-ci au maintien, ou même à l'accroissement, de certaines populations (EDWARDS, THOMPSON, 1973).

Par exemple, le D.D.T. (Dichlorodiphényltrichloroéthane) à doses moyennes de 2 à 3 kg à l'hectare réduit déjà fortement les Coléoptères du sol ; les staphylins et les charançons étant les premiers à se rétablir (FLEMING et HAMLEY, 1950).

Pour le H.C.H. (Hexachlorocyclohexane), GRIGOREVA (1952) a constaté que, dans un sol de Russie, cet insecticide à raison de 5 kg à l'hectare pouvait réduire les carabes de 39 % sans affecter les Elateridae et les Staphylinidae ; à raison de 10 kg à l'hectare, il réduisait les Elateridae de 55 % sans affecter les Staphylinidae et, à raison de 30 kg à l'hectare, il réduisait fortement ces trois familles de Coléoptères à la fois. Le H.C.H. apparaît très toxique pour les larves de carabes, de staphylins, de Lathridiidae et d'Elateridae demeurant dans les 10 cm supérieurs des sols.

L'Aldrine, autre insecticide organochloré, affecte peu les Coléoptères (EDWARDS, 1964).

Le Parathion, insecticide organophosphoré, agirait plus profondément que le D.D.T. et le H.C.H. (WEBER, 1953).

ORDRE DES PLANIPENNES

Les larves de *FOURMIS-LIONS* sont bien connues ; elles vivent au fond de petits entonnoirs creusés dans les sols meubles et situés de préférence à l'abri d'une roche ou d'un tronc d'arbre. Elles existent aussi en régions intertropicales. Ces larves se nourrissent de petits insectes qui tombent dans leur piège, et qu'elles aident à tomber par des projections de sable. Les adultes ressemblent un peu à des libellules, mais, au repos, les ailes de ces insectes se rabattent le long du corps formant un toit à deux pentes.

ORDRE DES MÉCOPTÈRES

Cet ordre renferme les «*MOUCHES-SCORPIONS*», ainsi dénommées par suite de la présence chez le mâle de deux excroissances terminant l'abdomen. Les larves de ces insectes sont omnivores et souvent prédatrices. Elles peuvent se rencontrer dans l'horizon feuillu des sols de terrains boisés ou, pour quelques espèces, plus en profondeur.

ORDRE DES LÉPIDOPTÈRES

Les chenilles défoliatrices de certains papillons de jour apportent indirectement au sol des débris d'aiguilles ou de feuilles assez importants. Quelques chenilles nocturnes se cachent durant le jour dans les horizons supérieurs du sol et il peut se faire qu'elles se nourrissent alors en dessous de la litière. Toutes ces chenilles, d'une manière générale, ne modifient cependant que peu la vie des sols.

Plus importantes par leur action apparaissent certaines chenilles de papillons de nuit qui sont bien adaptées à la vie dans le sol et s'enfoncent aisément en profondeur, telles les larves des Agrotidae ou noctuelles, que les Anglais dénomment «cutworms». Certaines de ces larves vivent sur les plantes, mais la majorité d'entre elles vivent à la surface du sol.

La larve d'*Agrotis segetum* Schiff ou «noctuelle des moissons» ronge les plantes au collet. Il en est de même pour la larve d'*Agrotis exclamationis* L. ou «noctuelle point d'exclamation» qui peut aussi s'attaquer à la vigne. Quelques larves d'Agrotidae sont souterraines, telle la larve d'*Agrotis ypsilon* Rott ou «noctuelle ypsilon» qui s'attaque aux céréales, aux betteraves, aux pommes de terre, aux choux et autres légumes ; telle aussi la larve de *Porosagrotis orthogonia* qui coupe les plantes à 25 ou 50 millimètres en dessous de la surface.

ORDRE DES DIPTÈRES

Densité dans les sols

Les larves de Diptères (cf. Figure 50) constituent avec les larves de Coléoptères la grande majorité des larves d'insectes du sol.

BORNEBUSCH (1950) estime qu'il existe selon les sols entre 250 et 1 000 larves de Diptères au mètre carré pour 50 à 450 larves de Coléoptères. Ces larves de Diptères correspondraient à une

biomasse de 1 à 7 g et, du point de vue respiratoire, consommeraient entre 0,5 à 2,3 mg d'oxygène par heure à 13°C.

Les sols à mor semblent les sols les plus peuplés en larves de Diptères. La répartition de ces larves est généralement hétérogène et en agrégats, par suite du groupement des pontes, comme c'est notamment le cas chez les Bibionidae, d'où souvent une mauvaise estimation de leur densité.

Relations avec les facteurs abiotiques du milieu

Les «larves de mouches» évitent habituellement la lumière et la chaleur, mais elles résistent souvent très bien au froid. Certaines s'enfoncent dans le sol au début de l'hiver. L'inondation les affecte peu.

La résistance sous forme déshydratée de certaines larves de Diptères est très remarquable. Les larves de *Polypedilum vanderplanki* (moucheron Chironomide du nord du Nigéria et de l'Ouganda) vivent dans de petites mares temporaires peu profondes. Quand ces mares viennent à disparaître, les larves s'enfoncent dans la boue et se dessèchent avec elle. Avec le retour des eaux, les larves reprennent vie en 1 heure. HINTON (1960) a montré que, desséchées, 93 % de ces larves peuvent résister 14 heures à 61° et 11 heures à 68°. De nombreuses larves déshydratées, gardées 3 ans en laboratoire puis soumises pendant 7 ans à l'action du chlorure de calcium, ont momentanément repris vie quand on les a remises dans de l'eau. Déshydratées en dessous de 3 % par de l'anhydride phosphorique, ces larves ont pu supporter pendant 1 minute une température de 103° ou être plongées brusquement dans de l'air liquide (-190°) ou de l'hélium liquide (-270°). De plus, HINTON a aussi montré la forte résistance de ces larves desséchées à certains toxiques, tel l'alcool éthylique ; sur 33 larves desséchées plongées dans de l'éthanol pendant 24 heures, 27 ont survécu.

DELETTRE et BAILLIOT (1977) ont aussi constaté dans les podzols de la lande bretonne la très forte résistance des larves de *Parasmittia* sp. (Chironomidae Orthocladiinae) à la sécheresse. Ces larves effectuent la totalité de leur croissance en hiver dans un sol saturé d'eau, mais en été elles peuvent supporter jusqu'à des pF de 5 à 6, les émergences ayant seulement lieu en automne.

Deux familles de Diptères possèdent des larves fouisseuses : les Bibionidae et les Tipulidae. Quelques larves de Tipulidae sont semi-aquatiques et ne vivent que dans les lieux très humides.

Nutrition des larves de Diptères

La majorité des larves de Diptères se nourrit de débris végétaux, aussi les horizons les plus riches en ces larves sont-ils les horizons de décomposition de la litière et, à un degré moindre, les horizons humifères.

De nombreuses larves de Diptères manifestent des préférences alimentaires certaines : racines, si les matières organiques viennent à manquer, bois mort en décomposition, mycélium de champignons, champignons, fumier, boulettes fécales, charognes, etc. Beaucoup de larves de Diptères sont aussi carnivores à l'occasion ; les larves de Tabanides se nourrissent même régulièrement de Coléoptères. Certaines larves de Diptères sont parasites.

Action dans les sols

Les larves de Diptères influencent fortement la décomposition des débris végétaux, d'autant plus qu'elles peuvent mélanger activement ces débris avec la partie minérale du sol, souvent même plus efficacement que les Enchytréides.

D'après GHILAROV (1963), le rôle des larves de Diptères serait très important dans la pédogenèse des sols de la toundra et de la taïga ; biomes dans lesquelles, l'été, les Diptères effectivement pullulent.

Nous avons eu souvent au laboratoire des milieux herbacés ou des litières végétales réduits en bouillie en quelques jours par les larves de Sciaridae ou de Scatopsidae.

En Bretagne, TREHEN, BAILLIOT et DELETTRE (1975) ont trouvé : dans un mull, de 7 000 à 12 000 larves de Sciaridae au mètre carré ; dans un moder de 4 000 à 11 000 et dans une pelouse à fétuques environ 2 300. La population de ces larves offrait de très fortes variations saisonnières et le maximum d'émergence des Sciarides succédait toujours à une période de dessiccation très prononcée du sol, vers pH 3.

D'AGUILAR et BESSARD (1963) ont souligné l'action très importante des larves de Bibionidae dans la dégradation des débris végétaux. Ces larves que l'on rencontre facilement en colonies de l'automne au printemps, et surtout de septembre à novembre, sous les litières forestières, fragmentent énergiquement celles-ci et en accélèrent fortement l'évolution. Le rapport C/N peut ainsi passer de 66,9 dans des feuilles de châtaignier à 65,2 dans les déjections des bibions ; pour le chêne, ce rapport peut passer de 56 à 33,5 et pour des graminées de 27,3 à 20,6. D'AGUILAR et BESSARD ont aussi montré que des pailles humides pouvaient être rapidement transformées en terreau humique par les larves de Bibionidae. KARPACHEVSKY, PEREL et BARTSEVICH (1968) ont montré que, par rapport à la litière, les excréments des larves de bibions renferment proportionnellement moins d'hémicelluloses et de cellulose, plus de lignine et moins de carbone soluble au pyrophosphate de sodium. BRAUNS (1954) signale que ces larves sont très sensibles au calcium. KRIVOSHEINA (1962) en décrit plusieurs espèces.

SZABO, BARTFAY et MARTON (1967) ont calculé que dans un sol sous chênaie en Hongrie, et pour un apport annuel de 300 g de litière sèche, les larves de bibions, qui étaient d'environ 200 au m², ingéraient environ 15 % de cette litière. Ces larves donnaient en 1 an, avec une période active de seulement 100 jours, environ 100 g d'excréments représentant dans le sol 0,12 % de la matière organique de l'horizon humifère. Une microflore caractéristique, mais variable selon les types de sols, existe dans l'intestin de ces larves, qui par ailleurs ingèrent avec la litière une assez forte quantité de matières minérales.

Les larves de Tipulidae réduisent aussi très énergiquement les débris végétaux. PEREL, KARPACHEVSKY et YEGOROVA (1971) ont constaté en Russie que la litière de forêt disparaît trois fois plus rapidement en présence de ces larves. Celles-ci sont présentes en grand nombre à la fin de l'hiver dans les prairies et les pelouses humides, les bois morts et les feuilles mouillées au bord des ruisseaux forestiers. On peut, dans les cas les plus favorables, en trouver jusqu'à 400 au mètre carré. Elles sont totalement saprophages et se nourrissent des substances mortes les plus variées, tant végétales qu'animales ; elles apprécient notamment les feuilles de hêtre. Là où elles sont nombreuses, elles peuvent absorber toutes les feuilles tombées (PRIESNER, 1961).

STRIGANOVA (1975a) a évalué la consommation des larves de *Tipula peliostigma* Schum des forêts de l'Ural (Russie) à 13-50 mg de feuilles de chêne ou de bouleau par jour, avec un taux d'assimilation de 27 à 56 %, ce qui semble un taux très élevé par rapport aux valeurs généralement admises. A poids égal, les jeunes larves de tipules consomment trois fois plus que les vieilles.

Les larves de tipules renferment dans leur tube digestif des bactéries pouvant décomposer la cellulose et minéraliser fortement le matériel végétal (STRIGANOVA et VALLACHMEDOV, 1976). D'après PRIESNER (1961), *Tipula maxima* utilise les fractions d'albumine présentes dans les feuilles mortes. Les excréments de tipules sont généralement riches en acides humiques.

RICOU (1975) a montré qu'il est possible d'infester de tipules une prairie qui en est dépourvue ; les meilleurs résultats se manifestent dans une prairie ni trop sèche ni trop humide, ce qui, dans ce dernier cas, risque d'entraîner l'apparition de viroses. La distribution des larves, de régulière au départ, devient rapidement en agrégats avec la dispersion des adultes et des œufs.

Des larves de Chironomidae peuvent encore contribuer à la dégradation des litières de forêts feuillues, notamment dans les hêtraies.

Dans un pâturage polonais, OLECHOWICZ (1976) a constaté que les larves de Diptères consomment durant la saison de pâturage 16 % du fumier de mouton et en assimilent le dixième, dont les trois quarts servent à la respiration ; 7 Kcal seulement sur les 278 Kcal ingérées au mètre carré servent à l'éducation des larves. Les résultats de l'influence qu'exercent les diverses larves de Diptères sur la dégradation des débris végétaux, et notamment leur humification, demandent de nouvelles études. On sous-estime certainement l'importance de ces larves dans les sols car, si leur action est limitée dans le temps et dans l'espace, elle est par contre très importante et, en quelques jours, un pullulement de ces larves modifie une litière plus profondément que ne le ferait en de nombreux mois un peuplement normal de Microarthropodes.

Influence des insecticides sur les larves de Diptères

Les organochlorés et les organophosphorés tuent certaines larves de Diptères, dont des espèces non nuisibles, mais ils en laissent subsister d'autres et parfois même les favorisent. Tel est le cas avec l'Aldrine (EDWARDS, 1964), la Dieldrine ou le Zeidane (EDWARDS, THOMPSON, 1973).

LIPA (1958) avait déjà observé qu'en général les populations de Diptères s'accroissent dans les sols raisonnablement traités au H.C.H. (hexachlorocyclohexane), ce qui résulte vraisemblablement d'une réduction des prédateurs et notamment des larves d'Elateridae.

Pour des parcelles de betteraves traitées au H.C.H., LIPA donne les résultats suivants :

H.C.H. en Kg/ha	Larves de Diptères au m ²
non traité	3,6
1,0	4,3
2,0	6,0
2,9	7,1
5,8	6,6

Avec des doses plus élevées de H.C.H., ou de H.C.H. mélangé à du D.D.T., les diverses larves de Diptères tendent toutefois à disparaître (WEBER, 1953).

ORDRE DES HYMÉNOPTÈRES

Abeilles, Pompiles et Guêpes

Certaines abeilles terrioles (Andrenidae, Halictidae) vivent dans des sols généralement sableux où elles effectuent des remontées de matériaux très limitées.

De même, pour les Pompiles, autres hyménoptères porte-aiguillon qui chassent les araignées et les enterrent après y avoir déposé un œuf ; l'importance des terriers de ces insectes demeure aussi très limitée.

Les guêpes sont pratiquement sans intérêt pour nous. Par contre, les fourmis, nombreuses et presque partout représentées, jouent un très grand rôle dans la vie des sols.

Les Fourmis

Ce sont des espèces pionnières que l'on rencontre aussi bien sur les dépôts récents de rivières que sur les terres dénudées ou les tourbières (GASPAR, 1966a). Dans les régions tropicales, elles résistent bien aux feux de brousse (BUFFINGTON, 1967).

On en a décrit plus de 240 genres et plus de 7 000 espèces, dont 180 pour la France. Diverses glandes sécrètent chez ces insectes non seulement plusieurs phéromones d'alarme, mais aussi de l'acide formique et diverses autres substances volatiles auxquelles chaque espèce doit son odeur propre et qui aident à la communication entre individus. Les ouvrières vivent rarement plus de quelques mois ; la reine vit au moins un an et souvent bien davantage ; les mâles meurent après l'accouplement.

L'action pédologique des fourmis a certainement été moins étudiée que celle des termites, du fait surtout que ces insectes n'édifient généralement pas des nids aussi volumineux que les grosses termitières épigées, et du fait aussi que s'ils creusent abondamment le sol, et contribuent à remonter en surface les matériaux des horizons sous-jacents, ils ne les utilisent pas, à quelques exceptions près, pour leurs constructions. Les fourmis restent plus souples que les termites dans leur comportement et s'avèrent moins hautement spécialisées qu'eux.

Les fourmis jouent cependant un rôle important dans de nombreux sols du continent américain, et il est intéressant de constater que du nord de l'Argentine aux U.S.A., les fourmis *Atta* et *Acromyrmex* cultivent au sein de leurs nids, comme certains termites africains, des champignons sur des meules de débris végétaux coupés et imbibés de salive, ou éventuellement de liquide excrémental. Dans le cas des *Atta*, les champignons cultivés appartiennent au genre *Rhizites* (alors qu'il s'agit des genres *Termitomyces* et *Xylaria* chez les termites africains). Les *Atta* cultivent aussi une Lépiote (*Leucocoprinus gangylophorus*) qui ne fructifie qu'exceptionnellement dans la nature, la culture dans la fourmilière en ayant réduit le cycle au stade conidien. Les fourmis champignonnistes se nourrissent exclusivement du champignon, alors que les termites mangent la meule elle-même, après que la cellulose et la lignine aient été dépolymérisées par les enzymes du champignon.

Les grands nids d'*Atta* atteignent 5 m de diamètre, un volume de 20 m³ et un poids de 40 t. Ces nids possèdent environ 2 000 chambres dont 250 à meules de champignons, ils renferment approximativement 120 m de galeries dont certaines débouchent à l'air libre, et les pistes qui rayonnent autour des nids peuvent avoir 50 m de longueur sur 15 à 30 cm de large. Le nid est construit avec un mélange de matériel végétal mastiqué, de salive et d'excréments. Les fourmis plantent souvent elles-mêmes le mycélium des champignons, mais elles en limitent ensuite le développement. Pendant son vol nuptial, la future reine emporte d'ailleurs une pelote de mycélium avec elle. Jusqu'à 5 tonnes de feuilles peuvent être rapportées au nid en une saison d'activité.

Les *Atta* possèdent deux types de fourmis : les ouvrières moyennes qui coupent les feuilles et s'occupent des larves et les fourmis minimes qui broient les feuilles et s'occupent des meules. Certaines minimes accompagnent aussi souvent les ouvrières moyennes pour empêcher une petite mouche de pondre sur leur tête, les larves de cette mouche mangeant ensuite la cervelle des fourmis.

On peut facilement trouver en Amérique du Sud 3 millions de fourmis à l'hectare (= 300/m²), à savoir 1,23 million de petites fourmis et 1,77 million d'*Atta* ou d'*Acromyrmex*, ce qui correspond approximativement à une masse vivante de 4,8 kg/ha.

L'activité de ces fourmis est grandement fonction de la lumière et des pluies. Elles contribuent à enrichir le sol en matières organiques, en accroissent l'aération et en facilitent la pénétration par les

eaux de pluie. De nombreux animaux sont associés à ces fourmilières et contribuent à l'évolution des matières organiques enfouies. D'autres y trouvent refuge. Les déchets des *Atta* forment des dépotoirs qui possèdent une faune caractéristique (carabes, blattes, larves de Coléoptères...) et servent d'engrais aux populations locales.

Ces fourmis champignonnistes ne nuisent généralement pas aux cultures et leur action sur la fertilité des sols s'avère le plus souvent positive (WEBER, 1966). Au Mexique, dans la région du lac Tapala, les *Atta* s'avèrent cependant prédatrices des champs de tabac et des vergers.

Les *Eciton* sont des fourmis qui s'attaquent aux nids des *Atta* pour en ravir les larves.

Il est aussi en Amérique des fourmis qui nichent dans le bois mort et en accélèrent la décomposition en le réduisant en fines particules lorsqu'elles creusent leurs galeries. Il est des fourmis arboricoles qui édifient des nids en carton, mais la majorité des fourmis vit dans le sol. Elles déposent superficiellement autour d'un trou central la terre poudreuse qu'elles prélèvent en profondeur, et forment ainsi des monticules de terre meuble, plus ou moins hauts selon les espèces.

SHALER (1891) a observé en Nouvelle-Angleterre (côte atlantique nord des U.S.A.) un champ recouvert d'environ 50 mm de sable fin remonté par les fourmis. LYFORD (1963), étudiant aussi les sols de la Nouvelle-Angleterre, a constaté que les galeries des fourmis y descendent à 35 cm de profondeur, et il estime que l'épaisseur de sol remontée en 250 ans par celles-ci doit être d'environ 25 mm. Il pense que l'horizon A de la plupart des sols bruns de cette région est constitué d'un tel matériel de remontée.

BEIQUE et FRANCOEUR (1968), dans la province du Québec (Canada), ont décrit des podzols à profil complexe où les fourmis ont remonté et remis en circulation les produits d'accumulation des horizons B.

BAXTER et HOLE (1967) trouvent pour les sols limono-sableux de la prairie de Tama (S.O. du Wisconsin, U.S.A.), 1 531 fourmilières de *Formica cinerea* à l'hectare couvrant 1,7 % de la surface. Pour la moitié ou les deux-tiers de ces fourmilières, la fraction minérale qui les constitue est issue à 85 % de l'horizon B. Les teneurs en potassium et en phosphore assimilable y sont aussi plus élevées que dans le sol voisin par suite de l'accumulation des matières organiques et de la remontée des matériaux de l'horizon B.

SALEM et HOLE (1968), dans le sud du Wisconsin (U.S.A.), ont étudié les fourmilières de *Formica exsectoides* développées principalement dans les ouvertures de la forêt. Ces fourmilières, hautes de 37 cm et larges de 1,1 m à la base, descendent jusqu'à 1,60 m de profondeur et occupent 1,9 % de la surface du sol. Elles déterminent une remontée massive d'éléments profonds et argileux, d'environ 3 kg au m² par an ; elles réduisent la densité du sol de 1,5 à 0,8 et accroissent les éléments assimilables.

NAGEL (1969), dans le centre et surtout l'ouest du Kansas (U.S.A.), a étudié les fourmilières de la fourmi moissonneuse *Pogomyrmex occidentalis* plus abondantes dans les sols de loess que dans les sols sableux. Ces fourmilières, hautes de 15 à 30 cm et d'un diamètre de 70 à 140 cm avec allongement vers l'est, sont en moyenne âgées de 14 ans. Chaque nid est recouvert de 0 à 3 cm de gravier, agrégats divers ou chaume. En dessous se trouve une croûte résistante à l'eau qui maintient sec l'intérieur de la fourmilière et réduit ainsi la germination des graines stockées. 75 à 90 % du matériel de la fourmilière proviennent de la surface du sol, notamment le gravier et le sable. La zone dénudée entourant la fourmilière favorise l'érosion. Le pH de la fourmilière est plus faible que celui du sol voisin. Le phosphore s'y trouve concentré, notamment en dessous de la fourmilière, vers 20 cm de profondeur.

THORP (1949) a calculé qu'il existe dans les plaines de l'ouest des U.S.A. une moyenne de 49 fourmilières à l'hectare, ce qui représenterait 1,5 tonne de terre remuée en permanence. Ce matériel tiré des horizons sous-jacents détermine un net rajeunissement du sol.

Dans les sols des steppes subdésertiques du sud-ouest de l'Utah (ouest des U.S.A.), les fourmilières déterminent autour d'elles une zone circulaire dénudée qui les rend facilement visibles d'avion

(THORP, 1967), d'autant plus que cette zone dénudée tend à s'éroder plus facilement, mettant encore davantage la fourmilière en relief. Les fragments végétaux enfouis dans ces fourmilières sont colonisés par les champignons et utilisés ensuite par les fourmis, mais sont souvent aussi repris par les vers de terre qui contribuent alors à créer une fine structure granulaire de ces sols.

Dans le sud de l'Australie, GREENSLADE (1974) a étudié les fourmilières de la fourmi argentine *Iridomyrmex purpureus*. Ces fourmilières sont constituées d'un réseau de galeries localisé dans la partie supérieure des profils, avec quelques puits descendant à 1 mètre ou plus. Le matériel retiré du sol est incorporé dans le nid qui est ordinairement constitué de matériaux de l'horizon A avec apport d'horizon B et de gravier. Ces fourmilières n'existent pas dans les sols sableux ou de texture trop légère. Certaines de ces fourmilières situées sur sols ferrallitiques renferment des matériaux d'un horizon de surface actuellement disparu, et seraient vieilles de quelques centaines d'années, compte tenu du temps estimé nécessaire pour que l'érosion ait enlevé les 20 cm supérieurs de l'horizon A.

Dans les steppes du sud de la Russie, GRINFELD (1941) a trouvé qu'il existait localement jusqu'à 4 000 fourmilières à l'hectare.

Dans les savanes préforestières de Côte d'Ivoire, LEVIEUX a trouvé en 1965 une moyenne de 7 000 fourmilières à l'hectare, quels que soient pratiquement le couvert végétal et la nature du sol (LEVIEUX, 1966). En 1968, cette moyenne était tombée à 3 500 fourmilières à l'hectare, et 4 000 dans les terres noires. Cette diminution de moitié des fourmilières entre 1965 et 1968 n'a pu être clairement expliquée. En forêt-galerie ou en forêt dense, la moyenne des fourmilières n'était que de 500 nids à l'hectare (LEVIEUX, 1973). Ce même auteur (LEVIEUX, 1972a) a montré que dans ces savanes de Côte d'Ivoire, les diverses espèces de fourmis exploitent au mieux le milieu grâce à une stratification verticale des aires de chasse, de l'intérieur du sol au sommet des arbres, et grâce aussi à une interpénétration de ces aires de chasse rendue possible par une prédation spécifique des différentes espèces : les *Leptogenys* s'attaquent ainsi aux *Oniscoides* (Isopodes), alors que les *Meganopora* s'en prennent aux termites ; il existe de plus une diversification dans les horaires de chasse. D'autres fourmis encore sont granivores.

LEVIEUX (1973) a observé que le feu avait une action immédiate négligeable sur les fourmis, mais, en détruisant la strate herbacée, il modifie les ressources alimentaires de nombreuses espèces et peut entraîner des changements dans la composition du peuplement spécifique de la savane. L'influence des feux de brousse a déjà été traitée dans le premier chapitre.

Les fourmis portent les particules de sol dans leurs mandibules, mais ne les collent généralement pas entre elles comme le font les termites ; on n'a qu'une simple remontée mécanique de matériaux profonds dont la granulométrie dépend de la prise possible des mandibules.

Certaines espèces de fourmis édifient cependant en surface un petit dôme de taille modeste et plus ou moins cimenté. Les fourmis décrites par THORP (1967) et NAGEL (1969) dans les steppes d'Amérique recouvrent leur dôme de terre fine avec des éléments plus grossiers, sableux ou même graveleux.

Les *Formica rufa*, communes dans les forêts tempérées et principalement les forêts de conifères, surmontent leur nid souterrain d'un important dôme de brindilles qui empêche la déperdition de la chaleur interne et maintient en son intérieur un microclimat très humide. En cas de surchauffe, une certaine ventilation est pratiquée par agrandissement des ouvertures du nid.

Les fourmis rousses (*F. polyctena* et *F. rufa*) libèrent de grandes quantités d'acide formique qui imprègnent les sols et, quand ces fourmis sont particulièrement abondantes, il n'existe plus dans le sous-bois que quelques graminées éparses.

Les galeries des fourmis facilitent l'aération des sols et accroissent la pénétration de l'eau, ainsi que l'entraînement en profondeur par celle-ci des particules les plus fines. Quant aux conséquences des remontées d'éléments fins des horizons sous-jacents, elles ont déjà été analysées avec les termites et nous venons d'en voir plusieurs exemples ; elles se traduisent essentiellement par la création en surface d'un horizon de texture plus fine, dont les caractéristiques chimiques varient selon les sols et les espèces de fourmis.

Nous ne citerons à ce sujet que quelques travaux :

— Étudiant les fourmilières de *Formicina flava* Fab. dans les monts du Forez et le marais breton, ainsi que les fourmilières de *Formica piniphila* dans le marais poitevin, DUPUIS et VERGER (1964) ont trouvé dans ces fourmilières une granulométrie peu différente de celle des sols voisins, une teneur en matières organiques en général plus élevée avec un rapport C/N légèrement supérieur, des variations de pH et de bases très faibles, mais par contre une teneur en phosphore assimilable nettement plus élevée. DUPUIS et VERGER estiment qu'actuellement le phosphore apparaît comme l'élément le plus valable pour distinguer les microreliefs dus aux fourmis des autres microreliefs naturels.

— HERZOG, REAGAN, SHEPPARD et autres (1976) ont de même constaté en Louisiane (U.S.A.) que les fourmilières de *Solenopsis invicta* Buren offrent un pH plus élevé et de plus fortes concentrations en phosphore que les sols environnants, alors que les matières organiques y sont cependant moins importantes. La teneur en phosphore des sols a été aussi souvent considérée par les préhistoriens comme un critère de repère des habitats humains.

— CZERWINSKI, JAKUBCZYK et PETAL (1969, 1971), en Pologne, et dans des sols de prairie sur terrasses alluviales sableuses, ont observé que les fourmilières des genres *Myrmica* et *Lasius* (*L. niger* et *L. flavus*) renfermaient plus de matières organiques, d'azote total, de calcium échangeable, de potassium assimilable et de phosphore assimilable que les sols voisins. Le pH y était aussi plus élevé. Dans les fourmilières abandonnées, l'activité bactérienne et fongique était élevée, mais les Actinomycètes inhibés. Une influence de ces fourmis sur la végétation a aussi été observée, notamment au bénéfice de *Carex panicea*, *Deschampia caespitosa* et *Poa pratensis*. La plus grande sécheresse des nids empêche en effet la croissance de nombreuses plantes ou en retarde la floraison. Les plantes à rhizomes s'y trouvent par contre favorisées, ainsi que les plantes réclamant des sols plus secs et plus chauds (JAKUBCZYK, CZERWINSKI et PETAL, 1972).

— GASPARD (1972), étudiant aussi l'action des fourmis du genre *Lasius* dans des prairies, a de même observé qu'une colonie de *L. flavus* remontait approximativement 10 g de sol par jour, ce qui correspondrait à une croissance annuelle des nids de 2 cm en hauteur et 7 cm en diamètre. Les fourmilières étaient plus alcalines que les sols voisins avec un apport de calcium, de potassium et de phosphore variable selon le substrat géologique.

— Dans une savane préforestière de Côte d'Ivoire, LEVIEUX (1976) estime à 30 g par m² la remontée annuelle de matériaux effectuée par la seule fourmi *Paltothyreus tarsatus*. Ces matériaux issus des horizons d'accumulation B sont constitués d'éléments de 1 à 4 mm de diamètre maximum ; les éléments inférieurs à 0,5 mm sont négligés, ce qui contribue à engorger les microtubules du sol. La macroporosité du sol est favorisée, mais la microporosité peut s'en trouver diminuée.

— WIKEN, BROERSMA, LAVKULICH et FARSTAD (1976), en Colombie britannique, ont trouvé que dans des sols bruns appauvris, le travail de *Formica fusca* Linné effaçait le lessivage et la différenciation des horizons et en accroissait la macroporosité ; sur le plan chimique, la partie supérieure de ces sols se trouvait enrichie en calcium, magnésium, potassium, sodium et bore.

— Au Fezzan (Lybie), dans les sables de la région de Mourzouk, BERNARD (1951) a mis en évidence une remontée de boulettes de sel dans les fourmilières d'*Acantholepis frauenfeldi* et il a constaté que l'eau retenue par le sel de ces boulettes contribue à entretenir un degré hygrométrique optimum à l'intérieur des nids. Dans d'autres sols non salins des régions sèches, divers auteurs ont pu observer des fourmis descendant très profondément pour s'alimenter en eau à une nappe phréatique située parfois à 5 ou 10 mètres de profondeur.

En ce qui concerne leur nutrition, les fourmis, selon les espèces, sont plus ou moins carnivores, herbivores ou omnivores. Certaines protègent et parfois même élèvent des pucerons, des coccidies, des cicadelles ou des chenilles pour leurs sécrétions sucrées.

D'après KUHNELT (1950), les fourmis attaquaient peu les Microarthropodes (Acariens et Collembolés) et, vu qu'elles attaquent énergiquement les autres animaux carnivores (araignées, Coléoptères, Chilopodes, et même escargots), elles protégeraient donc indirectement les Microarthropodes. Ceux-ci, d'autre part, utiliseraient les débris organiques accumulés dans les sols par les fourmis. En fait, bien souvent, seule la petite taille des Acariens et des Collembolés doit leur permettre d'échapper aux fourmis, encore que certaines comme *Strumigenis louisianae* se nourrissent principalement de Collembolés (TOWNES, 1951, cité par KUHNELT, 1961). Il en est de même pour *Lasius emarginatus* et les fourmis américaines du groupe des Daceti (VANNIER, 1970).

KAJAK, BREYMEYER, PETAL et OLECHOWICZ (1972), étudiant en Pologne l'influence des fourmis sur les invertébrés de prairie, ont constaté que les fourmis carnivores éliminaient jusqu'à 40 % des jeunes cicadelles (principaux insectes herbivores de la prairie étudiée), mais aussi 30 % des Diptères émergeant et 40 % des jeunes araignées. Dans les zones de pâturage, les fourmis dominantes consommaient à chaque saison environ 1,2 g au m² de matières organiques sèches d'origine végétale ou animale, et seulement 150 mg dans les zones de parcage ; valeurs qui ne correspondaient qu'à respectivement 0,11 % et 0,01 % de la productivité primaire (PETAL, 1974).

Les fourmis carnivores constituent un des groupes les plus actifs de prédateurs et ont probablement un coefficient de perte énergétique très élevé : leur coefficient d'assimilation (Production/Consommation) serait voisin de 2 %.

Mettant en présence diverses fourmis et divers Arthropodes, JELICA PANIC (1963) a pu observer qu'en plus de leurs préférences alimentaires les fourmis se comportent différemment selon qu'elles se trouvent en présence d'un animal en dehors, en bordure ou à l'intérieur de leur nid, selon la mobilité de cet animal et selon qu'il vient ou non d'une autre fourmilière dont il a pu prendre l'odeur. Le sang de nombreux Collembolés à pseudocelles est aussi toxique pour les fourmis ; les Hypogastruridae et les Onychiuridae sont ainsi normalement évités. Si les fourmis viennent à ingérer ces Collembolés ou leur produit de centrifugation, elles présentent rapidement des signes de paralysie temporaire.

Les sécrétions des limaces ne semblent pas gêner les fourmis, mais, par contre, les sécrétions des glandes dorsales des Diplopodes et les sécrétions de la dernière paire de pattes des Chilopodes apparaissent très actives (JELICA PANIC, 1963).

Les fourmis sont à la fois des insectes nuisibles et utiles (GASPAR, 1966b).

De nombreuses fourmis sont nuisibles à l'agriculture ou favorisent indirectement la propagation des pucerons. Par exemple, concernant *F. polyctena*, GORNI (1976), étudiant en Pologne les effets des émissions industrielles sur les sites forestiers, a constaté que les nids de cette fourmi sont les plus nombreux dans les zones les plus polluées. Les fourmis y manifestent une activité plus grande déterminant une vie microbienne plus importante, notamment en ce qui concerne la fixation de l'azote, mais elles se nourrissent de nombreuses espèces bénéfiques aux forêts et consomment les excréments des Aphides, pucerons qu'elles protègent et qui contribuent à détruire les pins affaiblis par les émissions industrielles.

Les fourmis du genre *Camponotus* creusent des nids et galeries dans les arbres. D'autres aident à la transmission mécanique de bactéries pathogènes ou au cycle de certains vers (*Formica fusca* aux U.S.A. est ainsi l'hôte secondaire de *Dicrocoelium dentriticum* Rudolphi, parasite important des moutons et autres bêtes à cornes).

Mais les fourmis aident par contre à l'élimination des cadavres des petits animaux et des Arthropodes et sont souvent utilisées comme moyen de lutte biologique contre les parasites des cultures.

Il est nécessaire d'utiliser pour cela des espèces à grandes colonies, à abondance limitée et non myrmécophiles (c'est-à-dire aimant le miellat des pucerons). Une colonie de *Formica rufa* peut détruire 200 000 animaux en un été et une colonie de *Formica nigricans* en Suisse 40 000 insectes par jour. Une seule colonie de Dorylines en Afrique détruit 1 600 000 insectes en 10 jours sur 1 hectare !

Les fourmis s'avèrent particulièrement résistantes aux insecticides. GUNTART (1947) a constaté que leur activité n'est pas affectée par des poudrages de H.C.H. (hexachlorocyclohexane) effectués à raison de 25 kg, 50 kg et 125 kg à l'hectare ; un poudrage de 500 kg à l'hectare commence seulement à les affecter. HOFFMAN et MERKEL (1948) ont par contre observé sous forêt qu'une pulvérisation huileuse de D.D.T. (dichlorodiphényltrichloroéthane) affecte les fourmis à raison de 5,6 kg à l'hectare, mais celles-ci retrouvent leur état normal après une semaine.

Plusieurs substances antibiotiques ont été extraites du corps des fourmis.

L'étude des fourmis est passionnante. Nombreuses sont les fourmis parasites ou commensales. Il est même des fourmis qui élèvent des pucerons, comme l'homme élève des vaches, allant sur les rameaux où demeurent ces pucerons jusqu'à leur construire des «étables» en terre. Cela nous entraîne toutefois trop loin du cadre pédobiologique que nous nous sommes fixé, et celui qui désire se documenter sur ces insectes peut toujours se reporter aux nombreux ouvrages les concernant.

Pour ce qui est des techniques d'étude, LEVIEUX (1969, 1972b) a étudié les problèmes posés par l'échantillonnage des peuplements de fourmis terrioles. CAGNIANT (1972), dans des stations forestières algériennes, a calculé qu'il faut inventorier 6 fois plus de nids que d'espèces pour avoir une probabilité de 80 % de les trouver toutes ; avec 7 fois plus de nids que d'espèces, la probabilité serait de 99 %.

Pour étudier la structure des fourmilières, divers auteurs ont essayé d'en solidifier les galeries. ETTERS HANK (1968) a ainsi étudié la structure du nid de la fourmi *Iridomyrmex purpureus* en remplissant les galeries de la fourmilière de plomb fondu. RUELLE (1964) avait déjà mis au point une technique analogue avec du ciment pour l'étude des termitières de *Macrotermes natalensis*.

ORDRE DES PSCOCOPTÈRES : *PSOQUES* (Cf. Figure 50)

D'après JEANNEL (1945), on compte environ 800 espèces de Psoques, vivant surtout dans les contrées chaudes. Elles sont certainement plus nombreuses et on trouve aussi facilement des Psoques sous nos climats tempérés dans les vieux papiers, les reliures de livres et les diverses litières végétales des sols. Ce sont des microphages se nourrissant de spores, de moisissures et de petits débris organiques. Ils n'intéressent que très peu la vie des sols.

ORDRE DES THYSANOPTÈRES : *THRIPS* (cf. Figure 50)

Les Thrips sont de petits insectes aux ailes étroites et frangées de longs cils qui les font tout de suite reconnaître. Leurs larves se nourrissent de végétaux vivants, de champignons et de petits animaux. Elles sont parfois très nombreuses dans les sols.

ORDRE DES HOMOPTÈRES : CIGALES, PUCERONS, COCHENILLES

Les larves de cigales demeurent à l'intérieur des sols et pour la majorité sucent les racines des plantes. La vie des adultes est d'environ 1 mois et demi. Les femelles pondent dans de petites branches sèches et, à l'éclosion, les larves se laissent tomber sur le sol dans lequel elles s'enfoncent et vivent quatre ans en se nourrissant aux dépens des racines. En relation avec leur habitude fouisseuse, les pattes antérieures de ces larves sont hautement spécialisées.

On peut trouver jusqu'à une centaine de larves d'Homoptères au mètre carré. Leur rôle dans la décomposition des débris végétaux est probablement très restreint.

Toutefois, les larves de cigales modifient parfois la structure des sols. HUGIE et PASSEY (1963) ont ainsi observé aux U.S.A. que la structure des sols semi-arides situés au nord-ouest du Grand Lac Salé résulte essentiellement d'une activité parfois fort ancienne des larves de cigales. Ces larves comblent en effet leurs terriers avec des mottes cylindriques confectionnées à partir des matériaux de l'horizon habité. Ces «crotovinas de cigales» se rencontrent surtout dans les sols bruns de steppe et les sierozems, où il existe une relation inverse entre la densité apparente et l'abondance des crotovinas.

Certaines cochenilles peuvent être aussi assez nombreuses dans les litières et les sols, telle par exemple *Orthezia cataphracta* que l'on trouve dans les litières de forêt ou les sols de pâturage, et notamment les sols de pâturage alpin, où il peut en exister jusqu'à 500 au mètre carré (KUHNELT, 1961).

ORDRE DES HÉTÉROPTÈRES : PUNAISES

Beaucoup de punaises prédatrices, ou plus souvent phytophages, se trouvent éventuellement dans les litières, mais ce ne sont généralement pas des formes édaphiques et elles ne s'enfoncent dans le sol que pour hiverner. Quelques punaises tropicales du genre *Scaptocoris* possèdent cependant des pattes fouisseuses très spécialisées, creusent des galeries et s'attaquent aux racines. KUHNELT (1961) signale ainsi que la punaise *Scaptocoris talpa* creuse profondément à l'intérieur des sols et attaque les racines de canne à sucre.

RENSEIGNEMENTS TECHNIQUES

Conservation des larves d'insectes

Les larves fraîches sont jetées dans de l'alcool bouillant que l'on retire immédiatement du feu. Quelques minutes plus tard, on reporte l'alcool à l'ébullition, puis on le laisse refroidir et on conserve ensuite les larves dans de l'alcool à 80°.

Les larves desséchées sont placées quelques minutes dans un mélange bouillant moitié alcool, moitié acide acétique. On laisse refroidir, on couvre bien le récipient, et on abandonne les larves toute une nuit dans ce mélange. On conserve ensuite les larves dans de l'alcool à 80°.

Pour les larves de Coléoptères, et avant de les transférer dans de l'alcool à 80°, il est conseillé de les laisser une semaine dans le mélange suivant :

alcool éthylique à 95°	6
aldéhyde formique à 35 %	15
acide acétique glacial	2
eau distillée	30

Pour les collections et l'enseignement, la préparation à sec des larves d'insectes est parfois préférée (GHILAROV, 1964).

La fixation des larves à exosquelette épais (Elateridae - sauf Cardiophorini -, Phylloceridae, Tenebrionidae, Alleculidae, Erinnidae, nombreux Syrphidae, etc.) s'effectue en vidant ces larves par l'ouverture anale préalablement percée ; ceci, en roulant doucement dessus un petit cylindre de verre, puis après les avoir montées sur une aiguille, en les faisant précautionneusement sécher et regonfler sur une flamme de lampe à alcool.

La fixation des grosses larves molles (Lamellicornes, Cerambycides, Asilides, gros Curculionides, etc.) est parfois plus délicate. La larve est tuée au chloroforme ou à l'éther, vidée par l'ouverture anale incisée, rincée intérieurement à l'aide d'une fine pipette 2 à 3 fois avec une solution à 10 % d'acide acétique, puis déshydratée au cours de 5 à 6 bains d'alcool de concentration croissante allant de 70 % à 96 %. A chaque fois, l'alcool est laissé 10 minutes à l'intérieur de la larve. La peau est ensuite rincée 2 à 3 fois avec du chloroforme, soufflée, puis remplie avec une solution de paraffine dissoute dans le chloroforme et, pour finir, de paraffine fondue éventuellement enrichie de craie, dans le cas des larves blanches.

Pièges

Pour les nombreux insectes qui se déplacent à la surface du sol, tels les carabes, il est instructif d'en connaître les populations et d'en suivre l'activité tout au cours de l'année grâce à des ramassages systématiques ou à des pièges régulièrement relevés. Ces pièges peuvent être facilement réalisés avec des entonnoirs à large ouverture étroitement emboîtés dans des cylindres enfouis au ras du sol. Un liquide fixateur est placé dans les tubes de récolte adaptés à la base des entonnoirs, et des couvercles (légèrement surélevés à l'aide de baguettes) recouvrent l'ouverture des entonnoirs, les protégeant de la chute des débris végétaux et de la pluie, et freinent l'évaporation du liquide fixateur.

BOUCHÉ (1972) a aussi décrit un pot-piège où l'entonnoir de capture est remplacé par un récipient plein d'une solution saturée d'acide picrique. Les trous faits par les Pédologues font aussi couramment office de pièges, y compris éventuellement pour les scorpions et les serpents.

Des pièges attractifs ont été aussi proposés. LAFRANCE (1970) a ainsi observé que des petits tas de fléole desséchée constituaient un moyen de capture efficace des taupins (Elateridae), spécialement quand ces tas étaient imprégnés de mélasse ou d'acide caproïque.

LE BERRE (1969) a publié un texte intéressant sur les diverses méthodes de piégeage des invertébrés.

Les ramassages directs d'insectes de surface s'effectuent sur des superficies bien délimitées et, si possible, sous tente moustiquaire. GILLON, GILLON et PERMES (1970) ont montré dans une savane de Côte d'Ivoire que les carrés de ramassage devaient avoir au minimum 10 m de côté ; les tas de bois morts constituent par ailleurs des milieux refuge et les dépressions temporairement inondées des lieux de ponte préférentiels, surtout pour les insectes phytophages (GILLON et GILLON, 1973). Ces mêmes

auteurs ont trouvé des peuplements d'Arthropodes quatre fois plus importants en saison des pluies qu'en saison sèche ; certains animaux mieux adaptés à la sécheresse sont cependant plus fréquents en cette dernière saison.

Pour les Diptères, les diverses larves sont capturées dans des entonnoirs d'extraction par voie sèche, ou à l'aide des techniques de lavage et de flottation vues au chapitre 10. FEENEY (1967) a proposé un appareil à tamis avec entraînement par l'eau et barbotage d'air comprimé en milieu de saumure pour l'extraction des larves de Tipules. Pour ces mêmes larves, STEWART (1974) a aussi décrit un tamis à eau tri-dimensionnel assez élaboré.

Pour la capture des adultes ailés qui sortent de terre, des nasses d'émergence sont vendues dans le commerce ou peuvent être facilement réalisées. Ces nasses consistent en une petite tente, généralement pyramidale, au sommet de laquelle est disposé un tube de récolte renfermant un film collant.

Chapitre 13

LES MYRIAPODES

SYSTÉMATIQUE

1 – PAUROPODES ET SYMPHYLES

PAUROPODES

SYMPHYLES

2 – DIPLOPODES ET CHILOPODES

BIOLOGIE

Longévité

Nutrition

Fouissement

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les Myriapodes et l'eau

Les Myriapodes et la température

Les Myriapodes, le calcium et les autres éléments chimiques

LES MYRIAPODES DANS LE SOL

Distribution

Densité des Myriapodes dans les différents sols

Espèces caractéristiques et espèces témoins

Action des Diplopodes dans la destruction des débris végétaux

Action des Myriapodes sur la physique et la chimie des sols

Influence des pesticides

TECHNIQUES D'ÉTUDE DES MYRIAPODES

Capture des Myriapodes

Conservation des Myriapodes

Préparation des petits Myriapodes : éclaircissement - montage.

LES MYRIAPODES

SYSTEMATIQUE

Les différents ordres qui composent la classe des Myriapodes sont parfois élevés au rang de classe à l'intérieur du sous-embranchement des Antennates. Les «mille-pattes» correspondent cependant dans les esprits à un groupe bien déterminé, aussi pensons-nous bon de maintenir pour les besoins de notre exposé cette classe des Myriapodes. Au sein de celle-ci, les familles se sont de même largement multipliées ces dernières années, mais nous n'envisagerons ici que les anciens groupes de Myriapodes en les considérant surtout comme des types morphologiques et biologiques de référence. La Figure 51 rassemble les silhouettes de ces différents types de Myriapodes.

Selon que l'orifice génital s'ouvre sur un des premiers segments postcéphaliques ou sur l'avant-dernier segment abdominal, on divise les Myriapodes en PROGONÉATES et OPISTHOGONÉATES.

Les PROGONÉATES comprennent les SYMPHYLES, les PAUROPODES et les DIPLOPODES.

Les OPISTHOGONÉATES correspondent aux CHILOPODES.

- △ Antennes bifides à leur extrémité ; nombre de paires de pattes toujours supérieur chez l'adulte à celui des boucliers dorsaux ; petits animaux dépassant à peine 1 mm :

(Ordre des) Pauropodes

genres *Pauropus*

Eurypauropus

- △ Antennes simples

- Segments alternativement avec et sans pattes, les segments sans pattes étant très courts. Petits animaux de 2 à 8 mm, longs, grêles et blanchâtres :

(Ordre des) Symphyles

- Tous les segments portent des pattes, au moins sur la plus grande partie du corps.

- ☒ deux paires de pattes sur les segments :

(Ordre des) Diplopodes 1

- ☐ une seule paire de pattes sur les segments. La première paire de pattes est modifiée en crochets ou forcipules qui sont en relation avec des glandes à venin :

(Ordre des) Chilopodes 2

1 – (Ordre des) Diplopodes

- △ Téguments mous ; des faisceaux de longs poils latéraux plumeux. Ne se contractent ni en boule, ni en spirale :

POLYXENIDES

- △ Téguments durs, imprégnés de calcaire, sans faisceau de poils latéraux. Se roulent en boule ou en spirale.

- Corps large, convexe, de 12 segments (sans compter la tête), se roulent en boule :

GLOMERIDES

- Écussons dorsaux lisses non relevés sur les bords :

Glomeridae

- Écussons dorsaux portant des tubercules, relevés sur les bords et à rebords en arrière :

Gervaisidae

- Corps étroit, allongé, aplati ou cylindrique, d'au moins 20 segments chez l'adulte, s'enroulent en spirale.

- Corps formé de 20 segments, à boucliers dorsaux présentant des expansions latérales, parfois réduites à un fin bourrelet. Nombreuses espèces à dos plat :

POLYDESMIDES

- Corps formé de plus de 20 segments sans expansion latérale, la plupart des espèces de type cylindrique allongé (Type Iulimorphe)

- + Corps de 30 segments, légèrement rétréci entre les segments, souvent avec soies dorsales :

CRASPEDOSOMIDES

- + Corps de plus de 30 segments sans étranglement.

- Tête petite, dissimulée sous le premier arceau dorsal. Bouche transformée en trompe aspiratrice :

POLYZONIIDES

- Tête grande, presque aussi large que les anneaux suivants :

IULIDES

2 – (Ordre des) Chilopodes

- △ Antennes et pattes anales plus longues que le corps ; yeux composés ; trachées non ramifiées. Espèces principalement tropicales et subtropicales :

SCUTIGERIDES

- △ Antennes et pattes anales plus courtes que le corps ; yeux nuls ou composés d'ocelles ; trachées ramifiées.

- Écussons dorsaux de taille différente, alternativement grands et petits. Jeunes naissent avec 7 paires de pattes :

LITHOBIIDES

- Écussons tous de même taille. Jeunes naissent avec toutes les pattes de l'adulte.

- Antennes de 17 articles ; 21 paires de pattes. Corps plat et élargi :

SCOLOPENDRIDES

- Antennes de 14 articles. Au moins 39 paires de pattes. Corps long, grêle et vermiforme :

GEOPHILIDES

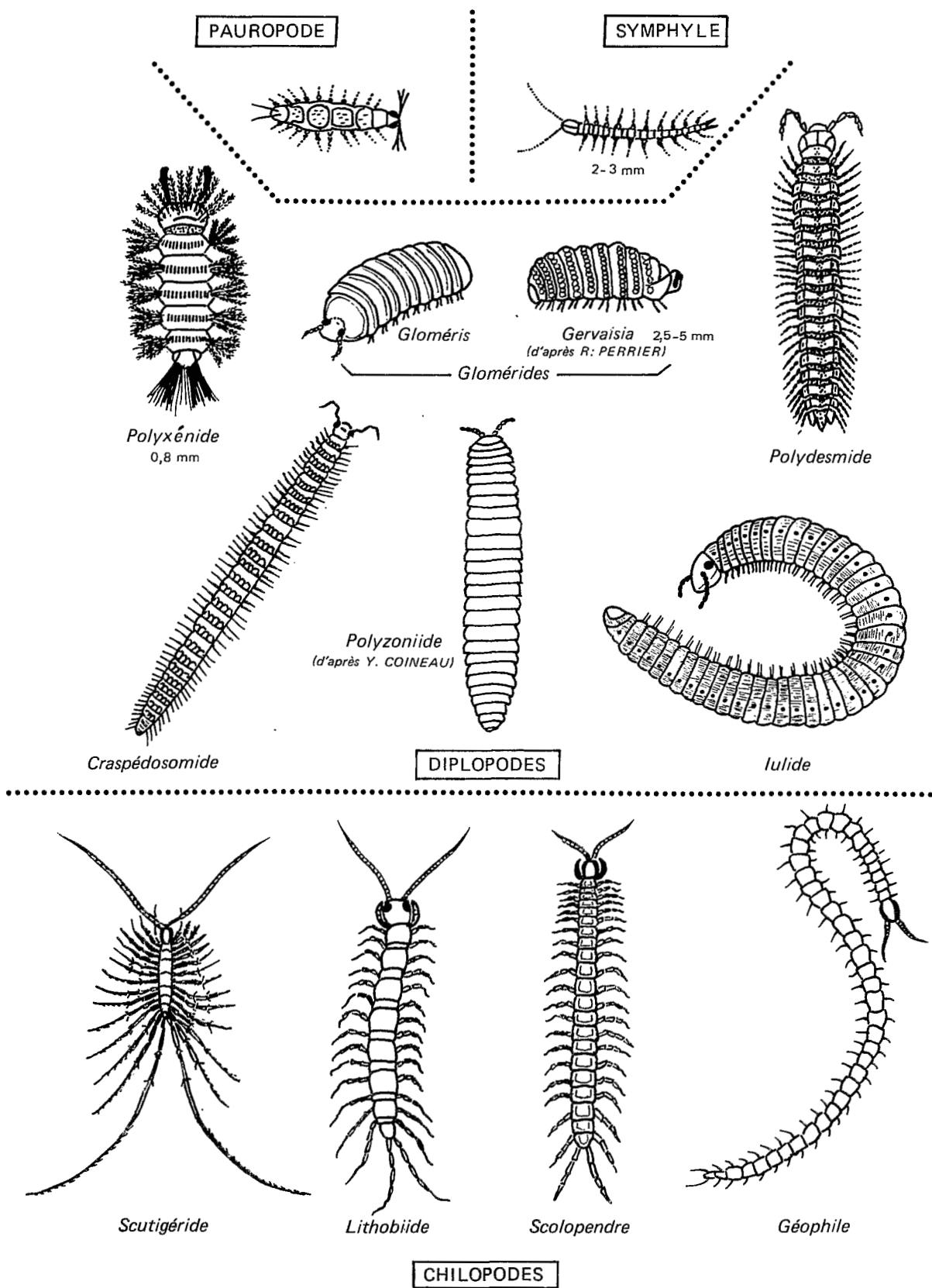


Fig. 51 — Les Myriapodes. Principales morphologies.

I — PAUROPODES ET SYMPHYLES

PAUROPODES

Ce sont de petits animaux dépassant à peine 1 mm et facilement reconnaissables à leurs antennes bifides. On en rencontre souvent dans les sols légers, dans les détritux végétaux, sous la mousse et les feuilles tombées.

Les rapides *Pauropus* sont considérés comme mycétophages, les gros et lents *Eurypauropus* se nourriraient de débris végétaux.

SYMPHYLES

Ce sont de petites créatures détritiphages et cosmopolites de quelques millimètres qui se trouvent dans la plupart des sols où ils représentent généralement plus de la moitié du nombre des Myriapodes présents. Les Symphyles ont une longue vie : certains individus ont été conservés 10 ans en laboratoire. Le cycle complet, de l'œuf à l'adulte sexué, prend un minimum de 3 mois. Les larves, primitivement à 6 ou 7 paires de pattes, en acquièrent une nouvelle paire à chaque mue, jusqu'à ce qu'elles en aient 11 à 12 paires (MICHELBACHER, 1938). Même adultes, les Symphyles continuent à muer.

Ces petits Myriapodes ont un fort appétit, mais ils assimilent très peu la nourriture qu'ils ingèrent. Les Scutigerellidae sont phytophages et s'attaquent aux racines succulentes (BAURANT et BIERNAUX, 1967), mais ils se nourrissent aussi de champignons et de bactéries. Les Scolopendrellidae (genre *Symphylella*) sont presque exclusivement saprozoïques et se manifestent dans la dégradation des litières et l'ingestion des microorganismes morts (EDWARDS, 1955).

Dans divers terrains d'Angleterre, EDWARDS (1955, 1974) a trouvé de 1 000 à 5 000 Symphyles au mètre carré et il a observé que, dans les craquelures du sol entourant des verrières, il en existait jusqu'à 20 000 au mètre carré. Des populations très élevées de Symphyles ont parfois été trouvées par cet auteur : par exemple, 89 700 Symphyles au m² dans des sols cultivés et 51 520 Symphyles au m² dans des litières forestières.

Les Symphyles sont plus nombreux dans les sols à macroporosité suffisante, à bon contenu organique et à température et surtout humidité satisfaisantes (WATERHOUSE, 1968). Les matériaux végétaux succulents aident à créer un micromilieu favorable. A la différence de la majorité des autres animaux, les Symphyles sont bien distribués à travers les différents horizons des sols et on peut en récolter des spécimens à plus d'un mètre de profondeur si la porosité des sols le permet (MICHELBACHER, 1949). Les Symphyles présentent d'ailleurs des distributions verticales différentes selon les genres et les saisons (ANGLADE, 1967), mais ils sont incapables de creuser leurs propres galeries et ils doivent utiliser les craquelures, les galeries et les crevasses existantes. Ils sont par suite très peu nombreux dans les argiles compactes, ainsi que, pour d'autres raisons, dans les sols tourbeux acides. Les sols qui leur sont le plus favorables paraissent être les sols labourés et cultivés.

La distribution des Symphyles dans les sols n'est pas due au hasard, mais présente des points de rassemblement déterminés par la structure du sol, l'eau, les matières organiques ou les groupements

de jeunes. Bien qu'il se manifeste au cours de l'année des changements dans les populations, il existe cependant en général d'une année à l'autre une certaine constance.

Nous avons déjà vu qu'à la station écologique de Lamto en Côte d'Ivoire, ATHIAS (1973) avait constaté que les Symphyles, de par leur caractère nettement euédaphique, se trouvent peu affectés par les feux de brousse dans les sols tropicaux de savane ; cela, à la différence des autres Microarthropodes de surface : Acariens et Collembolés.

II – DIPLOPODES ET CHILOPODES

BIOLOGIE

Longévité

Les Glomérides, les Polydesmides et les Iulides vivent plusieurs années.

Le développement des Chilopodes peut durer 3 ans et leur vie excéder 6 ans.

Nutrition

La majorité des **Diplopodes** est phytophage ou saprophage, se nourrissant de débris végétaux, de mycéliums et parfois de plantes vivantes, souvent d'ailleurs par manque de débris végétaux.

PIERRARD (1969) énumère plusieurs plantes tropicales connues pour être attaquées par les Diplopodes, et notamment par *Tibiomus gossypii* et *Peridontopyge schoutedeni* (Odontopygidae), respectivement prédateurs du cotonnier et de l'arachide en République centrafricaine.

Quelques Diplopodes sont aussi carnivores, tels les *Callipodida* (HOFFMAN et PAYNE, 1969).

— Les Polyxénides se nourrissent principalement d'algues unicellulaires (Pleurococcales).

— Les Glomérides préfèrent les litières à décomposition rapide, le chêne plutôt que l'érable. Le hêtre limite les Glomérus dans les sols sableux pauvres en bases. *Glomeris marginata* préfère les feuilles de hêtre non décomposées, mais il se rencontre aussi dans de vieux troncs d'arbre en décomposition, au milieu de ses excréments cylindriques (KUHNELT, 1961).

Les Glomérus paraissent dégrader les feuilles plus rapidement mais moins intensément que les Cloportes (Isopodes) dont les excréments renferment davantage de détritus amorphes (STRIGANOVA, 1967).

— Les Polydesmides se nourrissent de bois humide en décomposition et de feuilles plus ou moins moisies. *Brachydesmus superus* Latz est bien connu en Europe en tant que prédateur des cultures dans les champs, les jardins et les verrières.

— Les Iulides se nourrissent de litières en décomposition et, pour certaines espèces, de bois pourri, mais de nombreux iules s'avèrent aussi prédateurs de cultures s'attaquant aux racines, bulbes et tubercules de nombreuses plantes. La betterave sucrière, les pois, les haricots, les carottes, les pommes de terre et les fraisiers sont souvent attaqués par les Diplopodes, surtout en absence de débris végétaux.

Les relations entre les Diplopodes et les sols sont fortement influencées par le type de décomposition des litières ; *Cylindroiulus punctatus* dans les sols calcaires peu profonds préfère ainsi les matières organiques à lente décomposition (BLOWER, 1955).

Les litières feuillues qui intéressent le plus les Diplopodes seraient par ordre de préférence décroissante : les litières de charme, de bouleau, de tilleul, de frêne, d'aune, de tremble, d'orme, d'érable rouge et d'érable à sucre, de bouleau à papier, de chêne rouge, de hêtre à grandes feuilles et de hêtre rouge. STRIGANOVA (1975b) estime que dans les forêts qui recouvrent les piedmonts des Carpathes, les Diplopodes consomment chaque jour de 0,5 à 1,2 g de litière feuillue (poids sec) par mètre carré.

Les litières de hêtre sont préférentiellement ingérées par les Diplopodes après altération et destruction partielle des feuilles et lessivage de leurs polyphénols (EDWARDS, 1974). Le coefficient d'assimilation des Diplopodes varie beaucoup selon les espèces et les éléments qu'ils ingèrent.

La majorité des **Chilopodes** est carnivore et s'attaque aux insectes, aux vers, aux Diplopodes et aux autres petits animaux. Quelques Chilopodes sont cependant phytophages.

Fouissement (BLOWER, 1955)

Les Iules et les Gloméris (Diplopodes) avancent dans les sols en «bull-dozer».

Les Polydesmides (Diplopodes) ont l'avant de la tête plus étroit et, pour progresser, agissent comme un coin enfoncé dans une fissure ; nous avons là une adaptation à un milieu qui se clive facilement, telle une litière.

Les Lithobiides (Chilopodes) sont des coureurs rapides qui ne creusent pas.

Les Géophiles (Chilopodes) creusent, au contraire, en force à l'aide d'une puissante musculature.

Les Iules et les Géophiles creusent dans les sols sableux de nouvelles galeries, mais dans les sols plus lourds empruntent souvent les galeries des autres animaux ou les passages déjà préexistants.

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les Myriapodes et l'eau (d'après BLOWER, 1955)

L'eau présente deux dangers pour les animaux du sol : soit qu'elle est en excès, et l'on a les pièges de la tension superficielle, des phénomènes d'endosmose et un manque possible d'oxygène, soit qu'elle vienne à disparaître, et l'on a alors la dessiccation possible des animaux.

En ce qui concerne l'excès d'eau, la cuticule des Myriapodes est 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 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 et les Géophiles retiennent aussi 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 intersegmentaires sont à découvert et dont certains organes génitaux sont externes.

En ce qui concerne le manque d'eau et la résistance à la dessiccation, la cuticule grasse des Myriapodes n'empêche pas la transpiration par les stigmates, même si elle y empêche l'entrée de l'eau ;

aussi, les Myriapodes, pour résister à la dessiccation, doivent-ils posséder un système efficace de fermeture des trachées. Seuls les Diplopodes possèdent un tel système. Les Iules, les Glomérus et certains Polydesmides, en s'enroulant sur eux-mêmes, augmentent encore leur résistance à l'évaporation et à la dessiccation.

Le tableau ci-dessous résume les relations entre les principaux types morphologiques de Myriapodes et l'eau.

Tableau des relations entre les Myriapodes et l'eau

	RÉSISTANCE à l'eau	RÉSISTANCE à la dessiccation	CUTICULE grasse et rét. d'air	FERMETURE des ostioles
DIPLOPODES				
Iules	plus de 24 h	+	+	+ enroulement
Polydesmides	qq. heures	+	—	+
Glomérus	+	+	+	+ enroulement
CHILOPODES				
Lithobiides	qq. heures	—	—	—
Géophiles	plus de 24 h	—	+	—

Les Myriapodes et la température

Étudiant l'influence de la température sur les phénomènes de ponte de *Glomeris marginata* (Villers), JUBERTHIE-JUPEAU (1973) a constaté en fonction des températures des variations importantes dans la durée des derniers stades de la vitellogenèse, dans le nombre d'œufs pondus et dans la durée de la ponte. L'optimum thermique de la ponte se situe aux alentours de 20°C. De plus, des femelles maintenues pendant 21 mois à une température variant de 12,5 à 18°C présentèrent des modifications dans leur rythme de ponte ; ce dernier n'est donc pas sous la seule dépendance des facteurs endogènes.

Les Myriapodes, le calcium et les autres éléments chimiques

De nombreux Diplopodes dans les sols sont plus ou moins influencés par le calcium: Ceci est peut-être dû, d'après BLOWER (1955), au fait que les ions calcium limitent la perméabilité de l'épiderme et freinent ainsi les phénomènes d'endosmose, facteur important pour les Lithobiides, les Polydesmides et, d'une manière générale, pour toutes les espèces au moment de la ponte et des mues, périodes de plus grande susceptibilité à la submersion.

La préférence des Diplopodes pour les sols calcaires pourrait aussi correspondre à des besoins nutritifs, mais MARCUZZI (1970) a montré expérimentalement que *Glomeris euganeorum* et *Glomeris undulata* ne montrent pas de préférence pour les litières les plus calcaïques, souvent même c'est l'inverse. D'après THIELE (1959), *Cylindroiulus nitidus* ne serait que très peu gêné par un milieu acide ou une nourriture pauvre en calcium.

Concernant les autres éléments chimiques, HERBKE (1962) a constaté dans des sols calcaires et cultivés d'Allemagne que les Diplopodes y sont plus nombreux en absence d'azote et souffrent des carences en potassium et phosphore. *Polydesmus germanicus* est ainsi très sensible à la potasse, *Brachydemus superus* et *Cylindroiulus teutonicus* au phosphore. Les Diplopodes étaient aussi plus nombreux et diversifiés dans les parcelles ayant reçu du fumier d'écurie, encore que ce fumier n'ait eu que peu ou pas d'influence pour certaines espèces.

Dans les régions équatoriales forestières et sur roches cristallophyliennes, on peut rencontrer à la surface des sols ferrallitiques, quasi dépourvus de calcium échangeable, de magnifiques iules et de grosses achatines (escargots géants) qui trouvent tout leur calcium dans les débris végétaux. Dans ces régions, plus que le calcium échangeable du sol, c'est le calcium total du sol, des litières et de la végétation qui est à considérer ; il en est de même pour le phosphore, dont les formes dites assimilables se trouvent fortement complexées par les hydroxydes de fer.

LES MYRIAPODES DANS LE SOL

Distribution

Les Lithobiides se rencontrent dans les litières et les abris de surface, car ils ne peuvent creuser et ils craignent une immersion prolongée, mais il est nécessaire pour ces Myriapodes que les litières soient assez épaisses et les abris de surface assez nombreux, étant donné qu'ils sont aussi sensibles à la sécheresse.

Les Polydesmides vivent de même en surface, mais ils sont plus résistants à la dessiccation que les Lithobiides. Ils ont cependant besoin de gros débris pour abriter leurs pontes et leurs mues.

Les Iulimorphes et les Géophiles peuvent s'enfoncer dans le sol et, en dehors des périodes de mues, ne sont que peu affectés par les inondations temporaires du milieu. Les Géophiles, par suite de leur susceptibilité à la dessiccation, tendent pendant les périodes sèches à demeurer plus à l'abri que les Iules. Les uns et les autres descendent plus en profondeur quand les conditions deviennent hostiles (chaleur, froid, sécheresse, prédateurs) ; ils remontent en surface pour leur nourriture. Ces déplacements verticaux sont saisonniers, nycthémeraux ou irréguliers.

Les Glomérus creusent comme les Iules mais, par suite de leur forme globuleuse, ils s'avèrent moins puissants et tendent plus à demeurer en surface. Ils marquent généralement une nette préférence pour les litières facilement décomposables.

Densité des Myriapodes dans les différents sols

Dans les sols sous forêt, les Diplopodes sont assez nombreux dans les mull, mais généralement rares dans les litières acides sous conifères. Les Chilopodes sont au contraire souvent plus nombreux dans les sols sous conifères.

BORNEBUSCH (1930) indique une dominance des vers de terre, des Diplopodes et des Chilopodes Lithobiides dans les sols bruns tempérés forestiers (où l'on trouve souvent plus de 100 Diplopodes au mètre carré), et une dominance des Chilopodes Géophiles, des larves de Diptères et des larves d'Elatérides dans les podzols. GILYAROV et FOLKMANOVA (1957) ont aussi trouvé en Russie sous forêt une dominance de Lithobiides, alors que dans les steppes dominant des Géophiles dont les espèces varient selon les biotopes.

VAN DER DRIFT (1949, 1951), en Hollande, a par contre trouvé sous forêt de hêtres seulement 90 Diplopodes au m² pour 170 Chilopodes. NEF (1957) donne comme moyenne, pour un mull sous forêt de feuillus de région tempérée, 110 Diplopodes au m² pesant 4,7 g et 40 Chilopodes pesant 1,8 g.

STRIGANOVA (1975b), dans les piedmonts des Carpathes, a trouvé 30 Diplopodes au m² sous forêt de hêtres, 46 Diplopodes au m² sous forêt sèche de chênes et 87 Diplopodes au m² sous forêt humide de chênes, ces diverses valeurs correspondant à la présence de 5 à 6 espèces différentes.

Dans les sols calcaires, existe une abondance d'Iules et surtout de Glomérus. Ces animaux roulés en boule peuvent résister longtemps à la dessiccation et la présence d'ions calcium limite leur perméabilité. Ce sont cependant des calcicoles facultatifs, car de nombreuses espèces vivent dans des sables pauvres en bases et dans les sols ferrallitiques des régions équatoriales, où ils dépendent beaucoup des litières. Les Iules et les Glomérus existent aussi dans les sols où manquent les animaux fouisseurs, dont ils prennent la place en tant que saprophages.

Dans les sols cultivés, on ne trouve guère de Glomérus, car ces espèces qui muent, pondent et se nourrissent en surface, ne trouvent plus de conditions satisfaisantes. Ils sont par contre nombreux dans les prairies naturelles non pâturées.

Espèces caractéristiques et espèces témoins

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 ; ce qu'a fait BLOWER (1956) dans différents types de sols anglais.

Dans les steppes arbustives du sud de la Russie, LOKSINA (1965) a constaté que si, en fonction des divers biotopes, les différences de Diplopodes sont assez peu significatives, par contre les rapports quantitatifs entre espèces apparaissent comme très caractéristiques.

Même dans les sols cultivés, les Diplopodes peuvent fournir des indications sur les propriétés physico-chimiques du milieu, et notamment sur les matières organiques, l'azote et les carences en potassium et en phosphore (HERBKE, 1962).

Certains Diplopodes ne sont plus parfois en équilibre avec le milieu dans lequel ils vivent. Des Diplopodes, en Angleterre, ont été ainsi considérés comme des espèces résiduelles datant d'anciennes forêts aujourd'hui disparues. De même, dans les steppes russes, GILYAROV a trouvé quatre espèces courantes d'Iules avec prédominance de *Chromatoiulus rossicus* dans les steppes dénudées et prédominance de *Sarmatiulus kessleri* sous couvert d'arbustes ; la déforestation diminue les *S. kessleri* sans les faire disparaître.

Il serait certainement intéressant de suivre en Afrique le devenir de la faune avec le recul de la forêt.

Action des Diplopodes dans la destruction des débris végétaux

D'après les différents auteurs, les Diplopodes sous forêt tempérée consomment annuellement entre 7 et 10 % de la litière et 4 à 16 % seulement de cette litière ingérée est utilisée par l'animal ; de grandes variations existent toutefois en fonction des Diplopodes et des divers peuplements végétaux (EDWARDS, 1974).

STRIGANOVA (1971) a observé dans le Caucase que les Diplopodes, avec une densité de quelques dizaines d'individus au m², sont capables de décomposer saisonnièrement 300 kg/ha de feuilles dont ils assimilent 30 à 40 %. Les Diplopodes (Iulidae notamment) digèrent activement les glucides et les protéines et décomposent particulièrement bien la cellulose (STRIGANOVA et VALLACHMEDOV, 1976) ; plus de la moitié de la cellulose des feuilles est par exemple décomposée par *Pachyiulus foetidissimus* (Mur). NIELSEN (1962) avait déjà signalé l'activité de la cellulase chez les Polydesmides. Les composés phénoliques des feuilles se trouvent fortement réduits (NEUHAUSER et HARTENSTEIN, 1978), mais la lignine ne semble pas assimilée par les Diplopodes.

Les Diplopodes, comme les vers, mélangent les débris végétaux avec le sol au cours de leur nutrition, mais BORNEBUSCH (1950) a fait remarquer que les déjections des Myriapodes renferment généralement trois fois moins de matières minérales que les déjections des Lombricides. Ils participeraient donc peu au mélange des débris organiques avec le sol minéral.

Les Diplopodes réduisent la litière à des fragments d'environ 100 microns de côté. Ces fragments peuvent ensuite être repris par des Collembolés, des Oribates ou des Enchytréides qui les réduisent à une taille encore plus inférieure.

Nous avons vu, en traitant au chapitre 2 de l'action de la faune sur l'humification des matériaux végétaux, que la faune du sol influence quantitativement et qualitativement les processus d'humification en fonction des diverses caractéristiques des équilibres pédologiques (BACHELIER, 1972, 1973a). Certains animaux toutefois, pour des raisons d'ordre biochimique, s'avèrent plus que d'autres favorables à l'humification des matériaux végétaux.

Chez les Diplopodes s'effectue le plus souvent un rapide brunissement des déjections traduisant leur humification. BANO, BAGYARAJ et KRISHNAMOORTHY (1976) ont constaté que, contrairement aux isolats bactériens, les isolats fongiques du tube digestif des Diplopodes influencent fortement les processus d'humification.

Rappelons que pour KUBIÉNA (1953) et divers auteurs anglais, les Myriapodes seraient responsables d'une forme particulière d'humus : le *mull-like-moder*. Cet humus forme, comme son nom l'indique, une transition entre l'humus mull et l'humus moder et résulterait de l'action combinée des Diplopodes (Iules et Glomérus), des larves d'Insectes et de quelques petits Lombricides. Les agrégats du *mull-like-moder* sont constitués par un mélange mécanique de constituants organiques et de particules minérales où les substances humiques agissent comme liant ; ces agrégats ont une faible stabilité et sont facilement dissociables en leurs éléments. Pour BLOWER (1955, 1956), dans les sols sableux et pauvres en bases, les Diplopodes contribueraient à la formation de *mull-like-moder* et dans les sols lourds, argileux et riches en bases à la formation de mull. Pour BRADE-BIRKS (1930), certaines espèces de Diplopodes seraient aussi destructrices des substances humiques.

Action des Myriapodes sur la physique et la chimie des sols

L'action des Myriapodes sur la physique et la chimie des sols dépend essentiellement de leur activité fouisseuse et de leur action favorable sur l'humification des débris végétaux. Nous avons déjà vu avec les vers de terre comment les galeries et l'humification modifient les caractéristiques physico-chimiques des sols.

D'après GILYAROV (1957), en même temps qu'ils aident à la décomposition de la litière et favorisent les processus d'humification, les Diplopodes des steppes russes (surtout *Sarmatiulus kessleri*) favorisent aussi l'accumulation du calcaire dans les Chernozems, peut-être par une évaporation plus facile des solutions du sol au sein des galeries.

Influence des pesticides

D'après EDWARDS et THOMPSON (1973), les Pauropodes sont très susceptibles à presque tous les pesticides. Les Symphyles qui vivent plus en profondeur seraient relativement plus tolérants, car moins en contact avec eux.

D'après les observations d'HOFFMAN et autres (1949), FLEMING et HAWLEY (1950), HITCHCOCK (1953), les organochlorés (D.D.T. et H.C.H.) ne semblent guère affecter les Chilopodes et les Diplopodes, même à des doses relativement élevées, comme par exemple 25 kg de D.D.T. ou 17 kg de H.C.H. gamma à l'hectare.

Le traitement des sols à l'aldrine (autre organochloré) peut même favoriser les Iules : dans une vieille prairie, un an après que celle-ci ait été retournée, localement traitée à l'aldrine et ensuite semée en maïs, ANGLADE et BERJON (1960) ont ainsi trouvé 10 à 28 Iules au m² dans la parcelle témoin non traitée à l'aldrine, 200 Iules au m² dans une parcelle largement traitée (6 kg à l'hectare) et 450 Iules au m² dans une parcelle faiblement traitée (3 kg à l'hectare). EDWARDS et THOMPSON (1973) ont aussi constaté que la plupart des pesticides ne modifient pas le nombre des Diplopodes, mais que, par contre, certains comme l'aldrine ou le phorate (organophosphoré) réduisent les Chilopodes.

TECHNIQUES D'ÉTUDE DES MYRIAPODES

Capture des Myriapodes

Les plus gros Myriapodes se capturent directement à la main. Pour les plus petits, il est à noter que dans les entonnoirs d'extraction par voie sèche, les Iules et les Polydesmides, par suite de leur résistance à la dessiccation, restent parfois dans l'échantillon, ou tout au moins sont parmi les derniers animaux à tomber. Par suite de différences dans la mouillabilité des cuticules, la séparation des Myriapodes par flottation peut aussi être faussée.

Pour les Symphyles, EDWARDS et DENNIS (1962) préconisent une séparation par flottation dans une solution saturée de chlorure de sodium brassée par une circulation d'air. Après filtration sur tamis à maille de 0,1 mm, les Symphyles sont récupérés dans un béccher, puis isolés par agitation dans du benzène. Ce benzène est gelé et transporté sur un creuset filtrant ; en se dégelant, il libère les Symphyles qu'on lave alors à l'alcool.

Conservation des Myriapodes

Les Myriapodes se conservent très bien dans de l'alcool à 70° renfermant 5 à 8 % de glycérine pour éviter qu'ils ne deviennent trop cassants. Pour les grosses pièces, et si l'on ne dispose que de peu d'alcool, on peut utiliser du formol à 10 % en changeant le bain au bout d'une semaine.

Tout milieu à base d'acide acétique est à proscrire, étant donnée la nature calcaire du test de ces animaux.

Préparation des petits Myriapodes

Éclaircissement

On peut éclaircir les Myriapodes à l'acide lactique ou au chloralphénol d'Amann en les chauffant doucement dans une lame à cavité, recouverte d'une lamelle.

Chloralphénol d'Amann ,

Hydrate de chloral cristallisé	2 parties
Acide phénique cristallisé	1 partie

ou

Hydrate de chloral cristallisé	2 parties
Monochlorophénol (para)	1 partie

D'après Langeron, on liquéfie ces deux mélanges à une douce chaleur et on les conserve en flacon compte-gouttes à pipette. Le premier a l'inconvénient de cristalliser trop facilement en hiver ; on peut reprocher au deuxième son odeur pénétrante et tenace. Tous deux sont miscibles aussi bien avec l'eau qu'avec le baume sans donner aucune espèce de trouble ou de précipité. Ils jouissent donc de la précieuse propriété d'éclaircir, de déshydrater et de permettre le passage direct dans le baume.

Montage

Le montage des pièces peut s'effectuer :

- Dans le liquide de Faure (1), après simple séchage à l'alcool ou après éclaircissement à l'acide lactique ou au chloralphénol.
- Dans le baume après éclaircissement au chloralphénol. Ce milieu autorise le passage direct des pièces dans le baume. Toutefois, si la lamelle de la lame creuse utilisée pour l'éclaircissement a dû être décollée à l'alcool, il est nécessaire de passer alors la pièce à monter dans des bains de déshydratation (xylol ou toluène).

(1) Liquide de Faure : cf. chapitre 10. Montage et conservation des Microarthropodes.

Chapitre 14

LES GROUPES SECONDAIRES

LES TURBELLARIÉS (géoplanaires)

LES NÉMERTES

LES ROTIFÈRES

LES GASTROTRICHES

LES ONYCHOPHORES OU PÉRIPATES

LES TARDIGRADES

LES MOLLUSQUES

LES CRUSTACÉS

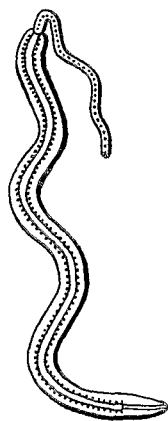
Copépodes, Amphipodes, Isopodes et Décapodes

LES VERTÉBRÉS

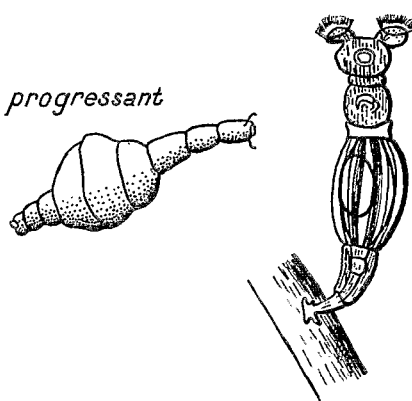
Reptiles, Insectivores, Rongeurs, Édentés, Oiseaux et Mammifères.



Géoplanaire



Némerte



progressant

*rétracté
ou desséché*



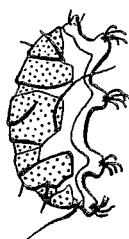
Rotifères Bdelloïdes



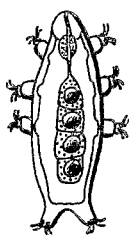
Gastrotriche



Onychophore (de 0,1 à 15cm)



Echiniscien



Macrobiote

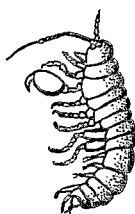
Tardigrades



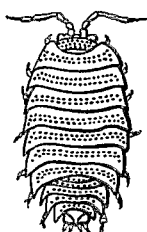
Mollusques



Copepode

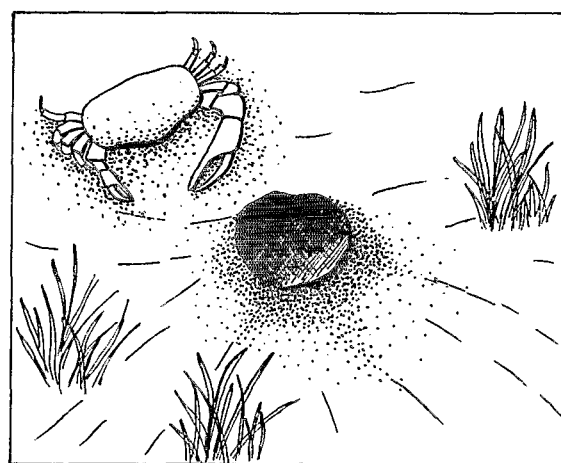


Amphipode



Isopode

Crustacés



Crabe fouisseur du Congo
Cardisoma armatum
à l'entrée de son terrier

Fig. 52 — Groupes secondaires de la Faune des sols.

LES GROUPES SECONDAIRES

Sont réunis dans ce dernier chapitre tous les animaux du sol dont il n'a pas encore été parlé et dont l'importance dans la pédogenèse et la dynamique des sols demeure généralement limitée.

LES TURBELLARIÉS (géoplanaires)

Les Nemathelminthes (ou vers ronds) sont largement représentés dans les sols avec les Nématodes. Les Annélides (ou vers Annelés) le sont avec les «vers de terre» et les Enchytréides. Restent les Plathelminthes (ou vers plats) dont nous n'avons encore rien dit.

L'embranchement des Plathelminthes se divise en trois classes :

- les Turbellariés qui sont libres ;
- les Trématodes et les Cestodes qui sont parasites, tels la douve du foie pour les Trématodes et le ténia pour les Cestodes.

Selon la disposition de leur tube digestif (qui reste toujours en cul de sac), les Turbellariés se divisent à leur tour en :

Polyclades, à tube digestif ramifié,
Acoeles, à tube digestif régressé,
Rhabdocoeles, à tube digestif en sac simple,
Alloecoeles, à tube digestif lobé,
Triclades, à tube digestif à 3 diverticules.

On peut trouver de petits Rhabdocoeles, Alloecoeles et Triclades dans les sols humides, ou les films d'eau recouvrant les feuilles mortes. KUHNELT (1961) cite *Rhynchodemus terrestris* qui atteint 12 à 15 mm et a été trouvé près de Vienne dans des sols sous forêt. Certaines géoplanaires tropicales peuvent aussi atteindre le centimètre. Néanmoins, la plupart des géoplanaires dépassent rarement le millimètre. Par leurs mouvements, elles évoquent en milieu liquide la chute d'une feuille d'arbre, alors que les rotifères bdelloïdes se déplacent comme des chenilles arpiteuses et que les nématodes sont animés d'un mouvement de fouet.

L'action des géoplanaires dans les sols reste négligeable. Toutes sont carnivores et se nourrissent de Nématodes, de Rotifères, de petites Annélides ou de Diatomées (KUHNELT, 1955 ; SAYRE et POWERS, 1967).

LES NÉMERTES

Ce sont des vers très allongés qui présentent à la fois des caractères de Platodes et des caractères d'Annélides (tube digestif complet notamment).

La plupart des Némertes sont marins, certains vivent dans les eaux douces, mais quelques espèces se rencontrent aussi dans les sols humides des régions équatoriales (géonémertes), où elles restent cependant rares.

Les géonémertes sont carnivores et possèdent une longue trompe prolongeant la bouche. Les plus grands peuvent atteindre la taille d'un ver de terre.

LES ROTIFÈRES

Ce sont de petits animaux de 200 à 400 microns, les plus grands atteignant le millimètre. Ils présentent un corps globuleux recouvert d'une cuticule ; leur tête porte une double couronne ciliée et leur extrémité postérieure, ou pied, peut se fixer à la fois par des cirres et une sécrétion collante.

On rencontre dans les sols hydriques des rotifères d'eau douce à segmentation parfois peu visible, mais les rotifères les plus courants dans les sols sont les rotifères bdelloïdes ; on les trouve dans les horizons de surface et surtout dans les mousses et les litières. D'allure caractéristique (cf. Fig. 52), les rotifères bdelloïdes présentent deux couronnes ciliées toujours en mouvement. Ils avancent, comme les sangsues et les chenilles arpeuteuses, en collant leur trompe le plus loin possible en avant et en rapprochant ensuite leur pied de cette trompe.

Les rotifères sont reviviscents. Quand l'eau vient à manquer, ils se contractent en télescopant tête et pied dans le corps ; celui-ci se referme à ses deux extrémités pour donner une petite sphère, qui secondairement se déshydrate. Quand l'eau revient, le processus inverse se déroule. Desséchés sous vide, des rotifères ont résisté expérimentalement à des températures de -271°C (point d'ébullition de l'hélium liquide) à $+78^{\circ}\text{C}$.

Leur nourriture se compose de petits débris végétaux, d'algues microscopiques, de bactéries, et, pour certains, de nématodes et de protozoaires.

Dans les sols forestiers, on peut en trouver de 50 000 à 1 million au m^2 , mais ils paraissent préférer les sols de prairie et les sols de culture, surtout si ces sols présentent une couverture de mousses. MALDAGUE (1959) a donné les résultats de comptage suivants pour des sols du Zaïre :

BIOTOPES	nombre au m^2 sur 2,5 cm d'épaisseur	
	Rotifères	Tardigrades
Forêt à <i>Scorodophloeus zenkeri</i>	196 000	
Forêt à <i>Brachystegia laurentii</i>	73 800	30 550
Jachère à <i>Brachiaria eminii</i>	450 000	23 750
Jachère à <i>Setaria sphacelata</i>	125 000	62 500
Culture de <i>Stylosanthes gracilis</i>	33 000	
Fourré à <i>Alchornea cordifolia</i>	68 500	66 500
Parasoleraie à <i>Musanga cecropioides</i>	205 500	42 800

D'après VOLZ (1954), 200 000 rotifères bdelloïdes pèseraient approximativement un dixième de gramme.

Bien qu'assez nombreux, les rotifères ne représentent qu'une fraction minime de la biomasse et leur action dans les sols doit être insignifiante. Ils peuvent, par contre, peut-être aider à caractériser un type de sol et son régime hydrique de surface, et être à ce titre parfois intéressants pour le Pédobiologiste.

LES GASTROTRICHES

Ce sont de petits animaux très proches des rotifères mais non segmentés. Ils portent, à l'avant des touffes de cils vibratiles, sur le ventre deux bandes longitudinales de cils courts qui les aident à progresser, et à l'extrémité postérieure deux appendices divergents munis de glandes produisant une sécrétion adhésive.

On ne rencontre les gastrotriches que dans les sols très humides et ils y sont rares.

LES ONYCHOPHORES OU PÉRIPATES

Les Onychophores vivent sous les écorces et dans les litières des forêts chaudes et humides d'Afrique du Sud, du Congo, d'Australie, de l'Inde, d'Amérique tropicale, des Antilles. Ce sont des animaux relativement rares, qui ont l'aspect et la taille de petites chenilles ridées. Ils sont munis de pieds en forme de moignons (ou lobopodes) que termine une paire de griffes. Ils possèdent deux longues antennes terminales, deux yeux simples et une bouche ventrale qu'encadrent deux papilles orales sur lesquelles s'ouvrent des glandes à glu ; le péripate peut projeter cette glu pour se défendre jusqu'à 30 ou 40 centimètres.

Au chapitre 7, dans la systématique de l'embranchement des Arthropodes, nous avons mentionné les Onychophores comme étant des Arthropodes à antennes et à trachées formant la classe des Malacopodes. En fait, ils constituent «un clade autonome qui se place entre ceux des Annélides et des Arthropodes ; il ne descend pas du premier et n'est pas l'ancêtre du second, mais il doit y avoir un potentiel évolutif commun aux trois clades ; ils sont reliés par leurs bases inconnues à des formes antécambriennes, qui n'ont laissé aucune trace reconnaissable» (CUÉNOT, 1949).

Les Onychophores sont surtout carnassiers et se nourrissent de petits Arthropodes et notamment de termites. D'après CUÉNOT, ils mangent aussi des fibres de bois pourri, les excréments des insectes xylophages, des petits mollusques, des vers et des chenilles. Ce même auteur signale encore qu'en captivité, s'ils sont affamés, les Onychophores se mangent entre eux, mais que SEDGWICK en a élevés avec du foie cru de mouton...

LES TARDIGRADES

Ce sont de petits animaux, dont très peu d'espèces dépassent le millimètre. A côté des espèces marines et d'eau douce, existent de nombreuses espèces subterrestres qui vivent de préférence dans les lichens, les hépatiques, les mousses, les gazons et les litières. Comme les Rotifères, ils sont adaptés à un milieu alternativement sec et humide mais fuient les milieux réducteurs.

D'aspect massif, les Tardigrades, quand le milieu est humide, se déplacent d'une démarche lente et hésitante qui leur a fait donner le surnom d'ours d'eau (waterbeachs en anglais, wasserbären en allemand).

Les Tardigrades ne possèdent ni appareil circulatoire, ni appareil respiratoire, mais leur système musculaire et leur système nerveux sont bien plus développés que ceux des Rotifères et des Nématodes.

Ils sont soit incolores ou faiblement pigmentés (cas des Macrobiotes), soit colorés, le plus souvent en rouge ou en orange foncé (cas des Echinisciens). Le corps des Macrobiotes est dépourvu d'appendices, alors que la tête des Echinisciens est pourvue de cirres et de papilles et que sur leur corps existent des poils et parfois des piquants. Les Tardigrades possèdent une cuticule perméable à l'eau : celle-ci est lisse ou parsemée de toutes petites dépressions (perles) chez les Macrobiotes (Tardigrades nus) ; elle est par contre épaissie en plaques imbriquées et sculptées chez les Echinisciens (Tardigrades cuirassés). Les Macrobiotes ont deux griffes aux pieds, les Echinisciens en ont quatre. Les Macrobiotes rejettent leurs résidus alimentaires en tout temps, les Echinisciens ont une défécation qui coïncide avec leur mue, l'intestin se vidant dans la vieille cuticule.

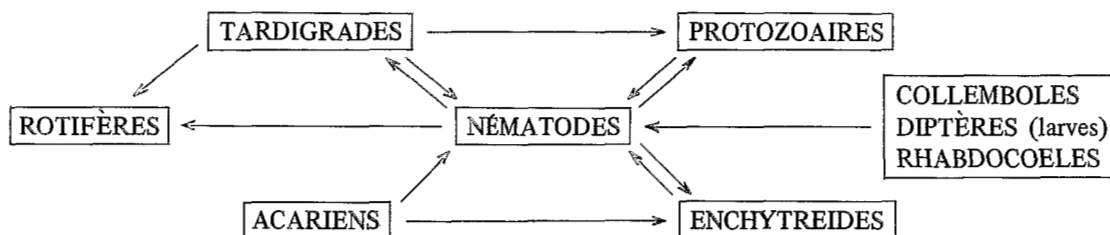
Du point de vue systématique, «il paraît satisfaisant de considérer les Tardigrades comme un clade autonome inséré sur une base inconnue, non loin de l'insertion du clade des Onychophores, l'un et l'autre précédant l'immense clade des Arthropodes» (CUÉNOT, 1949). On en fait souvent un sous-embranchement des Paraarthropodes, embranchement réunissant à la fois les Tardigrades, les Rotifères et les Pentastomides (parasites des sinus frontaux et des poumons de vertébrés).

Quand le milieu vient à se dessécher, les Tardigrades, comme les Rotifères et les Nématodes, peuvent se déshydrater ou, plus rarement, chez les espèces épiédaphiques s'enkyster. Les Tardigrades desséchés possèdent la résistance des Rotifères et des Nématodes : ils peuvent demeurer en vie plusieurs années et résister aux températures les plus extrêmes. Au cours d'expériences, RAHM (1923-1927) a ainsi porté des Tardigrades déshydratés sous vide de -190°C à $+151^{\circ}\text{C}$ sans les tuer, soit une différence de 341°C . Transportés par le vent, ces Tardigrades desséchés ou enkystés colonisent aussi bien les sols les plus éloignés que les lichens des plus hauts édifices.

Il existe dans les sols approximativement de 10 000 à 200 000 Tardigrades au m^2 selon les biotopes et plus particulièrement le couvert végétal. En dehors de quelques espèces, les Tardigrades seraient rares dans les sols acides. En général, on en sous-estime le nombre, car on ne peut les extraire sous l'eau comme les Rotifères et les Nématodes, et on ne les récolte pas dans les entonnoirs d'extraction ; seul le comptage direct permet d'avoir une idée de leur population. MALDAGUE (1959) en a fait des comptages dans quelques sols du Zaïre (cf. plus haut, les Rotifères).

L'action des Tardigrades dans les sols est certainement négligeable. Ils se nourrissent du contenu des cellules vertes dont ils percent la paroi avec leur stylet pour en aspirer le suc. Les Macrobiotes s'attaquent aussi à des Rotifères, à des Protozoaires et à des Nématodes, présentant ainsi une alimentation mixte.

HALLAS et YEATES (1972) ont étudié au Danemark les régimes alimentaires des Tardigrades présents dans un sol sous forêt de hêtres et ils ont proposé le schéma suivant concernant les relations proies-prédateurs existant dans ce sol, les flèches désignant les proies :



Les Tardigrades, comme les Rotifères, pourraient intéresser les Pédobiologistes en tant qu'animaux indicateurs.

LES MOLLUSQUES

Les escargots et les limaces représentent dans les sols l'embranchement des Mollusques, et plus précisément la classe des Gastéropodes et la sous-classe des Pulmonés. On divise les Gastéropodes pulmonés en Basommatophores et Stylommatophores.

Les Basommatophores n'ont qu'une paire de tentacules et les yeux non pédonculés : ce sont les limnées, les planorbes et les physes de nos étangs. Dans les sols très humides, KUHNELT (1955) signale qu'on peut trouver, surtout dans les vieilles forêts et sous les coussins de mousses, deux espèces de Basommatophores : *Carychium minimum* et *C. tridentatum*, animaux qui se nourrissent d'algues et de débris végétaux.

Les Stylommatophores ont deux paires de tentacules et des yeux pédonculés sur une de ces paires ; ce sont les escargots proprement dits et les limaces.

La majorité des escargots et des limaces se nourrissent en surface, n'étant actifs que si l'humidité du milieu est suffisante. Ils sont bien connus comme s'attaquant aux feuilles, aux herbes, aux champignons et aux plantes vivantes ; ce sont de sérieux prédateurs des jardins et des maraîchages, possédant des cellulases très actives dans leur suc digestif. Quelques espèces sont carnivores, telles les testacelles (petites limaces à coquille) qui peuvent poursuivre les vers à l'intérieur des sols ou telle encore la limace *Arion ater* qu'on trouve parfois sur les cadavres des petits animaux, hérissons ou oiseaux, par exemple.

Chaque espèce est plus ou moins sélective et a ses préférences alimentaires ; les feuilles de chêne et les feuilles de hêtre sont généralement peu appréciées.

Les escargots se rencontrent surtout dans les lieux abrités, sous les pierres, sous les feuilles, ou dans les herbes, KUHNELT (1955) cite *Caecilioides acicula* comme plus particulièrement adapté à la vie dans les crevasses du sol, où il se nourrit des mycéliums de champignons se développant sur les parois. Absent des sols sableux et des sols lourds, cet escargot se rencontre surtout jusqu'à 40 cm de profondeur, dans les sols calcaires à bonne porosité.

En général, les escargots et les limaces n'ont qu'un rôle très limité dans la vie des sols et ne dépassent pas quelques dizaines d'individus au m², mais ce n'est pas une règle absolue et il y a des sols où à certaines saisons (automne dans nos régions ou printemps en Afrique du Nord) ils deviennent extrêmement nombreux et recouvrent alors toutes les herbes et certains arbustes. THOMAS (1947) a ainsi compté dans un champ de blé 150 escargots au m² représentant un poids de 45 g. FRANZ (1950) cite des agglomérations de plusieurs centaines d'escargots au m². MASON (1974) donne aussi des densités très élevées de l'ordre de plusieurs centaines d'escargots au m² dans des prairies et des bois sur sol calcaire ; parfois même s'y observent plus de 1 000 escargots au m². BERRY (1966) - cité par MASON (1974) - a trouvé jusqu'à 3 197 escargots au m² sur des rochers recouverts de mousses. Beaucoup ont aussi pu constater l'importance que prennent les coquilles d'escargots dans certaines garrigues du midi.

En ce qui concerne les limaces, VAN DER DRIFT (1951) a trouvé dans une hêtraie une moyenne de 14 limaces (*Arion subfuscus*) au m². HUNTER et RUNHAM (1971) ont rappelé l'importance des limaces dans le monde en tant que pestes et en ont étudié la classification, la physiologie, le comportement et les méthodes de contrôle.

Dans tous les cas où les escargots pullulent, il est certain que, par leurs excréments, ils apportent à la faune et à la microflore du sol de grandes quantités de débris végétaux, déchiquetés, macérés et prédigérés, influençant ainsi les cycles biologiques et chimiques des sols.

MASON (1974) a cependant calculé que dans un bois de hêtres une population de 489 escargots au mètre carré, représentant - coquilles non comprises - une biomasse sèche de 700 g, ne consommait que 0,35 à 0,72 % de la litière, dont seulement la moitié était assimilée par eux. Ce taux élevé d'assimilation de 50 % serait dû au large bagage enzymatique que possèdent les Mollusques : carbohydrases, cellulase, pectinase, xylanase, chitinase... certains escargots d'ailleurs ne vivent que dans le bois pourri et s'en nourrissent.

Dans les forêts secondaires et les clairières des régions équatoriales d'Afrique vivent de gros escargots de la taille du poing (Achatines) qui sont parfois assez nombreux. A Madagascar, aux Iles Maurice et aux Comores, *Achatina fulica* est un prédateur des vanilliers s'attaquant aussi aux diverses cultures maraîchères et fruitières. Le ramassage de ces escargots et l'emploi de poisons étant des mesures insuffisantes pour en réduire les populations, il a été fait appel à d'autres escargots, prédateurs des premiers et importés d'Amérique ou d'autres îles (RANAIVOSOA, 1971).

Dans les vertisols, les tests brisés des Gastéropodes indiquent la profondeur à laquelle s'effectuent les fissures annuelles de dessiccation, et ils jouent certainement un rôle dans le cycle du calcium de ces sols.

Des recherches pédobiologiques restent à faire dans les sols à fortes populations d'escargots pour juger de leur importance dans la destruction des débris végétaux, comme de leur possible influence sur les cycles biologiques et chimiques.

NEWELL (1971) a plus particulièrement étudié les diverses méthodes d'estimation des populations et des biomasses de Mollusques ainsi que leur nutrition et leur activité.

LES CRUSTACÉS

4 ordres de crustacés seulement possèdent des représentants dans les sols : les Copépodes, les Amphipodes, les Isopodes et les Décapodes. Les Copépodes sont des crustacés inférieurs et microscopiques appartenant à la sous-classe des Entomostracés. Les Amphipodes, les Isopodes et les Décapodes sont des crustacés supérieurs appartenant à la sous-classe des Malacostracés.

Les Copépodes sont très peu représentés dans les sols, en dehors de certains petits *Canthocamptus*, que l'on trouve parfois dans des feuilles mortes très humides, où ils se nourrissent de petits animaux.

Les Amphipodes sont bien connus avec les « crevettes d'eau douce » ou gammares. Dans les sols, on n'en trouve en général qu'en bordure des ruisseaux ou dans les prairies et les forêts très humides. Ils se nourrissent de débris végétaux. Le genre *Orchestia* apparaît bien adapté à la vie dans les sols.

Les Amphipodes sont normalement assez rares, mais il en a été observé d'abondantes populations dans certains sols. BIRCH et CLARK (1953) ont ainsi trouvé dans la grande forêt d'Australie jusqu'à 4 000 *Talitrus silvaticus* (amphipode sauteur) au m² ; ces Talitres contribuent à la destruction des débris végétaux.

Les Isopodes, à côté d'animaux purement aquatiques, marins ou d'eau douce, renferment aussi les cloportes, qui ont une respiration superficielle ou trachéenne, principalement localisée sur les endopodites des pléopodes (appendices abdominaux).

La plupart des Isopodes vraiment terrestres étudiés jusqu'ici (Oniscoides) excrètent encore 50 % de leur azote à l'état d'ammoniaque ; ils ne produisent que peu d'acide urique et fort peu d'urée (SACCHI et TESTARD, 1971).

Trichoniscus pusillus a été observé vivre 1 à 2 ans, rarement 3, et jamais 4. Sa multiplication est très lente et il ne recolonise que difficilement les milieux après une sécheresse ou un gel par trop rigoureux (STANDEN, 1973). De nombreux cloportes peuvent cependant, dans de bonnes conditions, vivre 4 ans.

Les Isopodes sont omnivores, mais ils se nourrissent surtout de matières organiques d'origine végétale (feuilles, bois pourri, champignons) dont ils n'assimilent que 5 à 20 %. Les feuilles riches en polyphénols ne sont ingérées qu'après leur lessivage, encore que NEUHAUSER et HARTENSTEIN (1978) aient montré que jusqu'à 50 % des composés phénoliques présents dans certaines feuilles (*Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Betula alleghaniensis* et *Salix nigra*) disparaissent quand celles-ci sont consommées par les Isopodes, et notamment *Oniscus asellus*. Il semblerait que la diminution des composés phénoliques soit plus faible dans le cas de la consommation de ces mêmes feuilles par les Diplopodes. Les Isopodes fragmentent énergiquement les débris végétaux et, par leur forte production d'excréments, ont un rôle important dans l'écoulement du flux énergétique au sein des écosystèmes pédologiques (WHITE, 1968). Ils pourraient avec les Diplopodes transformer jusqu'à 10 à 30 % des litières végétales, mais certains auteurs jugent ces valeurs dix fois trop fortes. Ils ne paraissent pas pouvoir favoriser directement les processus naturels d'humification (STRIGANOVA, 1968), mais ils favorisent l'activité biologique générale du milieu.

Les cloportes sont le plus souvent fortement dépendants de l'humidité des sols en saison sèche et de la température en saison froide, d'où une distribution verticale différente de ces animaux selon les saisons (DAVIS, HASSALL et SUTTON, 1977). Certaines espèces sont aussi subordonnées à la présence de calcaire ; mais, si de nombreuses espèces préfèrent les sols alcalins (tel, par exemple *Armadillidium vulgare*), il en est d'autres qui peuplent les sols acides et même les humus de type mor (*Porcellio scaber*, *Oniscus asellus*, *Trichoniscus pusillus*).

On rencontre couramment des cloportes dans les caves et autres lieux humides (bois flottés, litières de forêt ou champignons), mais il existe aussi des cloportes adaptés à la vie dans les sols secs. DIMO (1945) a ainsi observé que, dans certains sols semi-désertiques du Sud-Est de la Russie, il existe des *Hemilepistus*, qui sont d'actifs fouisseurs. Ils creusent jusqu'à 60-90 cm, et remontent durant la saison sèche jusqu'à 494 g de terre au m² (soit près de 5 tonnes à l'hectare), sous forme d'agréats de moyenne stabilité. VANDEL (1961) précise que dans ces régions arides ou semi-désertiques de l'Asie Centrale, les terriers des *Hemilepistus* possèdent des chambres aménagées à différents niveaux. Les chambres supérieures servent aux adultes, à l'entrepôt des nourritures et au dépôt des excréments ; les chambres inférieures sont réservées aux larves et aux jeunes. Les *Hemilepistus* sont essentiellement végétariens, s'attaquent aux tiges, aux feuilles et aux graines des plantes du lieu (Salsolacées et absinthe) ; ils absorbent aussi de la terre. On peut en trouver en moyenne 2, 3 terriers au m² soit, à raison d'environ 50 individus par terrier, une moyenne de 115 *Hemilepistus* au m². Les *Hemilepistus*, 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 matières organiques et plus fertile. Les graines d'avoine y germent plus rapidement ; les tiges de ces graminées y sont deux fois plus longues et les graines y pèsent deux fois plus. Toutefois, s'ils améliorent les sols, les *Hemilepistus* 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 200 000 à 600 000 *Hemilepistus* à l'hectare (soit 20 à 60 au m²) et totalement détruit avec 8 millions de ces animaux à l'hectare (soit 800 au m²).

MALDAGUE (1959) a trouvé au Zaïre de 60 à 100 Isopodes au m² dans des jachères à graminées et des vieilles prairies. Il estime qu'ils sont beaucoup moins fréquents dans les biotopes forestiers. SUTTON (1968) a trouvé dans des sols calcaires en Angleterre 2 000 *Trichoniscus pusillus* au m² et 40 à 265 *Philoscia muscorum* migrant l'hiver en profondeur.

Des valeurs parfois très élevées ont été données : 4 000 Isopodes au m² dans une forêt australienne, 5 000 *Armadillidium vulgare* au m² en Californie, 7 900 *Trichoniscus pusillus* au m² dans une prairie broussailleuse en Angleterre (SUTTON, 1972).

Sous les climats tempérés, il peut facilement exister dans les sols sous forêt de 50 à 200 Isopodes au m², soit approximativement une biomasse de 0,4 à 1,6 g.

Les excréments des Isopodes ont la forme de petites plaquettes rectangulaires présentant généralement une gouttière médiane sur une de leurs faces.

Les Isopodes seraient très sensibles aux organochlorés (D.D.T. et H.C.H.)

Les Décapodes réunissent les représentants supérieurs de la classe des Crustacés. Il en est qui sont nageurs (comme les crevettes) et d'autres marcheurs. Parmi ces derniers, on distingue :

- les macroures à abdomen bien développé : écrevisses, homards ;
- les brachyours à abdomen réduit et replié sous le céphalothorax : crabes ;
- les anomours à abdomen en régression : pagures ou Bernard l'Ermite, crabes de cocotiers.

Il est des Décapodes macroures, brachyours et anomours adaptés à la vie terrestre.

Dans l'est des États-Unis (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 au fond duquel se trouve une chambre pleine d'eau où elle demeure l'été. «La galerie verticale aboutissant à cette chambre peut avoir un mètre de longueur et 4 cm de diamètre. Elle présente, d'ordinaire, des ramifications latérales qui constituent autant de refuges soit contre des ennemis, soit contre les facteurs physiques... Le terrier possède deux orifices ; l'un en haut du puits vertical, l'autre à l'extrémité d'une galerie oblique. Les orifices sont au sommet de monticules, sortes de cratères qui résultent de l'accumulation des matériaux rejetés par l'écrevisse» (BERTIN, 1940).

THORP (1967) a décrit dans le sud de l'Indiana (U.S.A.) des terriers d'écrevisses cimentés, d'environ 20 cm de haut et 10 à 20 cm de diamètre pesant approximativement 1,4 kg. Certains de ces terriers descendent jusqu'à 40 cm de profondeur, et il en existe 1 550 à l'hectare, chaque terrier pouvant être détruit et reconstruit 3 à 4 fois en une saison. THORP (1967) a d'autre part étudié dans l'est du Texas une surface de sol où se rencontrent 50 000 petites cheminées de nids d'écrevisses à l'hectare (soit 5 au m²) ; la nappe phréatique se localise dans ces sols entre 30 et 60 cm de profondeur. Il a aussi été décrit dans l'est des États Unis des sols à terriers d'écrevisses comblés depuis des milliers d'années, qui s'avèrent les derniers indices d'une nappe aquifère jadis proche de la surface et aujourd'hui disparue.

Dans certains cas, ces écrevisses américaines ont à la longue fini par enlever à des couches argileuses leur caractère d'imperméabilité. Certaines sont nuisibles aux cultures : *Cambarus hagenianus* est ainsi prédatrice du coton et du blé.

Il existe aussi des écrevisses dans certains sols d'Australie, dont *Engaeus sp.* Erichson (ASHTON, 1975).

De nombreux crabes terrestres existent de même dans les sols des pays chauds. Certains, comme les *Cardisoma*, creusent des terriers dans les sols sableux des littoraux marins, tel *Cardisoma carnifex* des îles de la Polynésie, qui tond littéralement de grandes surfaces de végétations, mais est en fait omnivore ;

tel aussi *Cardisoma armatum* du Congo. D'autres, comme les *Gelasimus*, habitent la mangrove, mais il en est qui vivent loin de tout cours d'eau sur de hauts plateaux (plateau de l'Adamaoua au Cameroun, par exemple). Ces crabes ne sortent que la nuit de leurs terriers et ils apprécient alors tout particulièrement les immondices des villages. Ces crabes terrestres sont parfois nuisibles aux plantations, tel le crabe Tourlourou des Antilles *Gecarcinus ruricola*. D'autres crabes sont dans l'ouest de l'Inde prédateurs de la canne à sucre.

Le crabe des cocotiers (*Birgus latro*) est en fait un anomoure, et non un brachyoure. C'est un Bernard l'Ermite d'abord marin qui devient secondairement terrestre, creusant alors des terriers et se nourrissant de noix de coco ; sa cavité branchiale richement vascularisée lui sert de poumon.

Tous ces Décapodes terrestres influencent par leurs terriers les sols qu'ils colonisent.

LES VERTÉBRÉS

Pour terminer cet inventaire de la faune du sol, il nous faut encore citer divers vertébrés qui demeurent dans les sols, y effectuent des remontées de matériaux et, par suite de leur régime alimentaire, peuvent influencer la pédofaune et même la végétation locale.

On trouve parmi ces vertébrés du sol :

1 — des **Reptiles**, comme les curieux *Amphisbaenidae*, qui sont des lézards sans pattes des pays chauds, ou certains serpents, tels les *Typhlopidae* et les *Uropeltidae* (serpents fouisseurs confinés aux Indes et à Ceylan, ayant une tête pointue et une queue trapue) ;

2 — des **Insectivores**, comme les musaraignes et surtout les taupes.

Les taupes établissent leurs galeries dans des sols meubles de pH généralement supérieur à 4 ou 5 (RICHARDSON, 1938 ; MILNER et BALL, 1970) et conservant si possible une humidité satisfaisante au cours de l'année : petites terrasses alluviales en bordure de ruisseaux, par exemple. Le nid des taupes possède des galeries de ventilation et un réseau de galeries de circulation jouant le rôle de piège chausse-trappe pour les vers.

Dans les jardins et les terres arables légères, les taupes circulent d'habitude à 10 ou 20 cm de profondeur. Dans les pâturages, à 20 ou 40 cm. En hiver, elles circulent à l'abri du froid, vers 40 ou 60 cm. Leurs galeries ont environ 5 cm de diamètre. Quand ces galeries sont abandonnées, elles se remplissent souvent de terre issue des horizons supérieurs, et donnent alors naissance à de grandes trainées sombres dans les horizons sous-jacents plus clairs. Les taupes mélangent le sol minéral aux matières organiques et se nourrissent de larves d'insectes, de chenilles et surtout de vers.

En analysant le contenu stomacal de 293 taupes récoltées au cours d'une année autour de Berlin, OPPERMANN (1968) a constaté que la nutrition des taupes varie considérablement selon les lieux et les saisons. Les vers de terre, par exemple, constituaient moins de 10 % du contenu stomacal des taupes dans une forêt de pins en octobre et plus de 90 % dans une forêt de feuillus en août. Des changements apparaissent aussi dans les autres composants de l'alimentation des taupes : larves d'insectes et nymphes de Coléoptères, Diptères, Lépidoptères et Hyménoptères. Les insectes imago, les Myriapodes, les Aranéides, les Acariens, les Gastéropodes, les Vertébrés et les œufs d'Invertébrés constituaient moins de 5 % des contenus stomacaux, exception faite pour les taupes vivant dans une forêt de pins où ils en constituaient 15 %. Des fragments de truffe (*Ascomycètes*) furent trouvés dans 30 % des estomacs étudiés. L'apparition de «pierres stomacales» et de paquets de fibres végétales varient aussi considérablement selon les saisons et ne paraissent pas nuire aux taupes.

D'après DAHL (1891), les taupes constituent une réserve alimentaire d'hiver avec des vers de terre vivants, dont elles tranchent au préalable la tête avant de les murer. Dans une telle réserve, DAHL a trouvé 1 280 vers murés le long d'une galerie, par groupes d'environ 10, et pesant tous ensemble dans les 2 kg. EVANS (1948b) a identifié les vers ainsi stockés par les taupes européennes et a trouvé principalement des *Lumbricus terrestris*. Cette espèce pénètre dans les galeries des taupes et se fait ainsi tout naturellement attraper.

RITSCHIE (1920) a fait ressortir que la régulation du nombre de taupes par les oiseaux de proie pouvait être importante. Ainsi, dans la plaine du Pô, à la suite d'une sévère chasse des oiseaux de proie, les taupes se sont mises à pulluler, ont creusé les digues et ont été indirectement cause de l'inondation de très nombreux kilomètres de plaine.

ABATUROV et KARPACHEVSKIY (1965) indiquent que les taupinières couvrent 28 % de la surface du sol dans une forêt à oxalis et à sapins de la région de Moscou et 47 % dans une forêt à carex et à sapins. ABATUROV (1968) précise que leur activité est intense sous feuillus, mais par contre faible et ne donnant lieu qu'à des galeries de surface sous sapins.

MELLANBY (1960, 1967) a souligné l'importance de l'action des taupes et a voulu la comparer à celle des vers. La respiration des mammifères est dix fois supérieure à celle des vers (qui est de 0,05 ml d'oxygène par g et par heure), et la respiration des taupes l'est même cent fois. De plus, les vers dans les sols ne se tordent pas comme dans un respiromètre ; l'été ils estivent, et l'hiver ils passent en vie ralentie, alors que les taupes accroissent leur métabolisme pour maintenir leur température. Les taupes sont des mammifères très actifs, mais elles manifestent cependant en 24 h trois périodes de repos de 3 à 5 h et trois périodes d'activité sans rythme journalier bien régulier. Une taupe de 110 g ingère par jour 20 à 30 g de larves d'insectes ou environ 40 g de vers de terre (tube digestif vide), soit approximativement 15 kg de nourriture par an. La survie d'une taupe privée de nourriture ne peut dépasser quelques jours ; deux à quatre selon les auteurs.

RAW (1961) a fait remarquer qu'il ne fallait pas, pour deux groupes aussi différents que le sont les vers et les taupes, juger de leur action sur les sols d'après leur métabolisme, car si en 24 h deux taupes peuvent remonter à la surface un poids de sol plus important que ne peut le faire une demi-tonne de vers, en un an les vers auront cependant fini par produire près de onze tonnes de turricules à bonne structure. De plus, les taupes sont le plus souvent nuisibles aux cultures, alors que l'action des vers est presque toujours favorable à la fertilité des sols.

L'action des taupes sur les sols contribue à en diminuer la densité apparente et à en accroître la porosité, la perméabilité et la rétention d'eau, mais ces modifications physiques sont peu stables et tendent à disparaître en quelques années avec le départ des taupes (ABATUROV, KARPACHEVSKIY, 1966). Les taupes contribuent aussi à compenser le lessivage des éléments chimiques du sol par leur travail de remontée des éléments profonds (ABATUROV, 1966). ABATUROV (1972) a calculé qu'en Russie, dans un sol podzolique à feutrage racinaire épais et situé sous forêt de chênes et de sapins, les taupes remontent chaque année en surface jusqu'à 19 tonnes à l'hectare de matériel issu de l'horizon 10-40 cm, ce qui correspond à un apport chimique de 47 kg/ha de silicium, 74 kg/ha de fer, 139 kg/ha d'aluminium et 36 kg/ha de calcium et de magnésium, soit respectivement 4,7 g, 7,4 g, 13,9 g et 3,6 g au m². L'apport en surface de ces éléments par les litières fut jugé nettement moins important.

Toujours en Russie, VORONOF (1968) a montré que les caractéristiques physiques et chimiques des sols sont considérablement modifiées par le fouissage des taupes et qu'un changement peut en découler dans la végétation, notamment avec l'implantation de plantes xérophytes ; cet auteur a de plus observé que les rejets des taupes sont souvent colonisés par les fourmis qui y implantent leur nid en étalant ces rejets et en contribuant à les rendre plus humiques. Les taupes en creusant abîment les jeunes racines des arbres mais, par leurs galeries, et avec l'aide des fourmis, ameublissent le sol, le modifient chimiquement et facilitent la pénétration de la végétation de prairie à l'intérieur des zones boisées.

Un moyen simple de se débarrasser des taupes qui bouleversent les planches des jardins ou défigurent les pelouses est de dégager l'orifice des galeries des taupinières, d'y introduire un tuyau de caoutchouc en tassant du pied la terre autour, et d'y envoyer du gaz butane.

3 — des **Rongeurs**, tels : les rats, les souris et les campagnols dans nos régions ; les *Spermophiles* (voisins des marmottes) dans le nord de l'Europe et les steppes d'Asie ; les *Géomys* et les *Thomomys* (proches des rats) ainsi que les «chiens de prairie» ou *Cynomys* (ressemblant à des marmottes) en Amérique ; les Lemmings en Scandinavie,...

Parmi les *Spermophiles* d'Europe, le Souslick (*Citellus citellus*) est un rongeur bien connu de l'Autriche à la Sibérie.

KUHNELT (1955) indique que les *Géomys* et les *Thomomys* montrent une préférence certaine pour les plantes à longues racines verticales et favorisent par contre coup les herbes ayant des racines courtes, d'où, dans les sols colonisés par ces rongeurs, un tapis herbacé plus dense et une érosion moins intense. LAYCOCK et RICHARDSON (1975) ont étudié aux U.S.A. les très importants changements de végétation déterminés par les populations de *Thomomys talpoides*.

Les rongeurs effectuent aussi d'importantes remontées de sol. ABATUROV (1972) a estimé qu'en Russie, dans un semi-désert à solonetz argileux, les *Géomys* et les *Spermophiles* remontent chaque année en surface jusqu'à 1,5 tonne à l'hectare de matériel issu des horizons sous-jacents 40-200 cm, ce qui se traduit pour l'horizon supérieur du sol étudié par un apport annuel de 10 kg/ha d'aluminium, 1 kg/ha de fer, 58 kg/ha de calcium, 8 kg/ha de soufre et 24 kg/ha de sels solubles et autres composés.

KCHODACHOVA (1971) a trouvé dans les steppes-prairies de la zone centrale des chernozems de Russie jusqu'à 150 à 200 campagnols ordinaires (*Microtus arvalis*) à l'hectare. Leurs colonies occupent environ 30 % de la superficie disponible, l'étendue totale de leurs galeries atteint 2 km à l'hectare et le volume de terre déplacé annuellement équivaut à 1 % de l'horizon supérieur du sol où ils vivent. Là aussi, les campagnols modifient la nature du couvert végétal, mais pour d'autres raisons : la végétation se trouvant éclaircie, sa strate inférieure tend à se développer. De plus, les campagnols accroissent la porosité du sol et en améliorent la structure. Le sol est superficiellement plus sec, mais sa rétention d'eau est accrue. La dégradation des végétaux morts est accélérée et le sol s'enrichit en matières organiques. Il se manifeste une plus grande productivité végétale et notamment un accroissement des parties souterraines. Dans le cas présent, les campagnols, bien qu'améliorant les sols, diminuaient cependant les récoltes.

ABATUROV (1963) a de même étudié le rôle de *Lagurus lagurus* Pall. (rongeur voisin des souris) dans les sols de steppe. Ce rongeur accroît les teneurs en matières organiques et en favorise la désalinisation. La colonisation des sols salins par ce rongeur s'accompagne d'un développement des herbes et des plantes herbacées supportant mal la salinité, d'où une végétation plus luxuriante.

Il a été aussi observé en Russie dans les sols à alcali (solontchack et solonetz) des rives sud de la mer Caspienne, que le Souslik *Citellus pygmaeus* (petite marmotte) influençait fortement la pédogenèse de ces sols et contribuait à en favoriser la désalinisation (KHODASHOVA et DINESMAN, 1961). ZUBKOVA (1971) a montré que dans les régions semi-arides de la basse Volga, donc toujours en bordure de la mer Caspienne, les buttes de sol provenant du fouissage récent des marmottes étaient riches en sels solubles, en gypse et en carbonates remontés de l'horizon B des solonetz. Ces buttes soumises à un lessivage, surtout latéral, se désalinisent, alors que les carbonates tendent à s'y accumuler.

Pour l'Afrique, HUBERT, LEPRUN et POULET (1977) ont montré l'importance écologique des facteurs édaphiques dans la répartition spatiale de quelques rongeurs au Sénégal : les sols interviennent vis-à-vis des rongeurs par les difficultés qu'ils opposent au creusement, par le couvert végétal qu'ils supportent et par les conditions d'humidité et de température qu'ils permettent dans les nids des espèces fouisseuses.

Rappelons enfin que les lapins peuvent dans les sols sableux réduire la végétation de surface et, sur les pentes, favoriser les processus d'érosion.

4 — des **Édentés**, comme les Tatous d'Amérique et les Oryctéropes d'Afrique. Nous avons observé dans le centre Cameroun, sur les plateaux de l'Adamaoua, des sols ferrallitiques profonds 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 à plusieurs mètres de profondeur des galeries de 50 à 60 cm de diamètre. Dans les sols où ils existent en assez grand nombre, ils homogénéisent rapidement tous les profils, y effaçant les effets du lessivage.

5 — Bien que ne demeurant pas dans les sols, certaines populations d'Oiseaux peuvent, par leurs excréments (guano), en modifier fortement la chimie.

SYROECHKOVSKII (1959) a montré que, dans les régions circumpolaires de l'antarctique, la principale source de matières organiques des sols bruts de ces régions était constituée par les excréments des pingouins ; animaux dont la densité peut être de 1 800 au kilomètre carré. Ceux-ci retirent de l'océan durant les quatre mois chauds de l'année environ 556 tonnes d'organismes marins. Les algues bleu-vertes, les duvets et les plumes viennent encore s'ajouter à leurs excréments.

ASHTON (1975) rapporte aussi qu'en Australie les oiseaux-lyres mélangent activement la litière à la partie supérieure du sol en travaillant au cours de l'année approximativement la moitié de la surface offerte. Ce travail peut par contre localement favoriser l'érosion.

6 — Enfin, pour les **Mammifères**, il nous faut signaler l'effet du piétinement du bétail qui accroît la densité apparente des sols et les inégalités de surface, et qui diminue la stabilité structurale, la pénétrabilité du sol et la production des herbages (MULLEN, JELLEY, McALEESE, 1974). Cet effet nocif du piétinement est toutefois contrebalancé le plus souvent par l'effet favorable de la fumure et un labour biologique accru de la faune du sol, et notamment des vers de terre. Un pâturage modéré peut aussi parfois déterminer une productivité plus grande de la végétation (ANDRZEJEWSKA, 1974).

Bibliographie

- ABATUROV B.D. (1963) — Influence of steppe *Lagurus lagurus* Pall. on the soil. *Soviet Soil Sci.*, 2, 175-179.
- ABATUROV B.D. (1966) — Effet de l'activité fouisseuse de la taupe (*Talpa europaea*) sur le cycle des substances dans une biocénose forestière (en russe). *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 168, 935-937.
- ABATUROV B.D. (1968) — Influence de l'activité de fouissage de la taupe sur la litière du sol et la végétation dans la forêt de feuillus (en russe). *Pedobiologia*, 8, 2, 239-246.
- ABATUROV B.D. (1972) — The role of burrowing animals in the transport of mineral substances in the soil. *Pedobiologia*, 12, 4, 261-266.
- ABATUROV B.D. et KARPACHEVSKIY L.O. (1965) — Influence of moles on forest soil. *Soviet Soil Sci.*, 6, 626-632.
- ABATUROV B.D. et KARPACHEVSKIY L.O. (1966) — Effect of moles on the water-physical properties of sod-podzolique soils. *Soviet Soil Sci.*, 6, 667-674.
- ABRAHAMSEN G. (1971) — The influence of temperature and soil moisture on the population density of *Cognettia sphagnetorum* (Oligochaeta : Enchytraeidae) in cultures with homogenized raw humus. *Pedobiologia*, 11, 5, 417-424.
- ABRAHAMSEN G. (1972) — Ecological study of Lumbricidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soils. *Pedobiologia*, 12, 4, 267-281.
- ABRAHAMSEN G. (1973a) — Studies on body-volume, body-surface area, density and live weight of Enchytraeidae (Oligochaeta). *Pedobiologia*, 13, 1, 6-15.
- ABRAHAMSEN G. (1973b) — Biomass and body-surface area of populations of Enchytraeidae and Lumbricidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soils. *Pedobiologia*, 13, 1, 28-39.
- ABROSIMOVA L.N. et REVUT I.B. (1964) — Biological activity and the composition of soil air in the plow layer. *Soviet Soil Sci.*, 7, 682-691.
- ALAM M.M., KHAN M.W. et SAXENA S.K. (1974) — Inhibitory effect of culture filtrates of some rhizosphere fungi of okra on the mortality and larval hatch of certain plant-parasitic nematodes. *Indian J. Nematology*, 3, 2, 94-98.
- ALEXANDROVA L.N. (1960) — On the composition of humus substances and the nature of organo-mineral colloids in soil. 7è Congrès Int. Soc. of Soil Sci. (Madison, USA), Comm. II, vol. II, XI, 74-81.

- ALICATA P., ARCIDIACONO R., CARUSO D. et MARCELLINO I. (1973) — Distribution et fluctuations saisonnières des populations de quelques espèces d'Oribates (Acariens) du sol d'un bois de chênes verts de l'Etna. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 10, 4, 535-537.
- ALINIAZEE M.T. (1975) — Thermal unit requirements for determining adult emergence of the western cherry fruit fly (Diptera : Tephritidae) in the Willamette Valley of Oregon. *Environmental Entomology*, 5, 3, 397-402.
- ALLISON FRANKLIN E. (1968) — Soil aggregation. Some facts and fallacies as seen by a microbiologist. *Soil Sci.*, 106, 2, 136-143.
- ALONI J. (1975) — Le sol et l'évolution morphologique des termitières géantes du Haut-Shaba (Rép. Zaïre). *Pédologie* (Bull. Soc. Belge, Pédologie), XXV, 1, 25-39.
- ANDRZEJEWSKA L. (1974) — Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (The Carpathians). V — Herbivores and their effect on plant production. *Ekologia Polska*, 22, 3/4, 527-534.
- ANGLADE P. (1967) — Étude de populations de Symphytes en sol cultivé et d'influence de traitements du sol. In «*Progress in Soil Biology*» (North-Holland Publ. Comp., Amsterdam), 372-381.
- ANGLADE P. et BERJON J. (1960) — Répercussions sur une population de Iulides (Myriapodes, Diplopodes) de divers traitements du sol à l'aldrine. *Rev. Zool. Agric.*, 59, 41-43.
- ANSTETT A. (1951) — Sur l'activation microbiologique des phénomènes d'humification. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 37, 262-264.
- ASHTON D.H. (1975) — Studies of litter in *Eucalyptus regnans* forests. *Austr. J. Bot.*, 23, 3, 414-433.
- ASPIRAS R.B., ALLEN O.N., CHESTERS G. et autres (1971) — Chemical and physical stability of microbially stabilized aggregates. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.*, 35, 283-286.
- ASPIRAS R.B., ALLEN O.N., HARRIS R.F. et CHESTERS G. (1971a) — Aggregate stabilization by filamentous microorganisms. *Soil Sci.*, 112, 4, 282-284.
- ASPIRAS R.B., ALLEN O.N., HARRIS R.F. et CHESTERS G. (1971b) — The role of microorganisms in the stabilization of soil aggregates. *Soil Biol. Biochem.*, 3, 4, 347-353.
- ATALLA E.A.R. et HOBART J. (1964) — The survival of some soil mites at different humidities and their reaction to humidity gradients. *Ent. exp. & appl.*, 7, 215-228.
- ATHIAS Fr. (1973) — Étude quantitative du peuplement en Microarthropodes du sol d'une savane de Côte d'Ivoire. Thèse de 3^e cycle. Analyse dans *Bull. d'Écologie*, déc. 1973, IV, 4, 370-371.
- ATHIAS Fr. (1974) — Note préliminaire sur l'importance de certains facteurs mésologiques vis-à-vis de l'abondance des Acariens d'une savane de Côte d'Ivoire. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 11, 1, 99-125.
- ATHIAS Fr. (1975) — Données complémentaires sur l'abondance et la distribution verticale des Microarthropodes. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Écologie générale*, 24 mai-juin 1975, 1-28.
- ATHIAS Fr., JOSENS G. et LAVELLE P. (1974) — Le peuplement animal des sols de la savane de Lamto. In «*Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire)*». V - Les organismes endogés». *Bull. de liaison des Chercheurs de Lamto*, numéro spécial 1974, fasc. V, 45-54.
- ATHIAS Fr., JOSENS G. et LAVELLE P. (1975a) — Traits généraux du peuplement animal endogé de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). In «*Progress in Soil Zoology*». Proc. 5th Int. Coll. Soil Zool. (Prague), Jan Vanek éd., Dr W. Junk (La Hague) et Academia (Prague), 375-388.

- ATHIAS Fr., JOSENS G. et LAVELLE P. (1975b) – Influence du feu de brousse annuel sur le peuplement endogé de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). In «*Progress in Soil Zoology*». Proc. 5th Int. Coll. Soil Zool. (Prague), Jan Vanek éd., Dr W.Jung (La Hague) et Academia (Prague), 389-397.
- ATHIAS-HENRIOT C. et CANCELA DA FONSECA J.P. (1976) – Microarthropodes édaphiques de La Tillaie (Forêt de Fontainebleau). Composition et distribution spatio-temporelle d'un peuplement en placette à litière de hêtre pure (Acariens et Collemboles). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 13, 2, 315-329.
- ATKINSON R.J.C. (1957) – Worms and weathering. *Antiquity*, 31, 219-233.
- ATLAVINYTE O. (1964) – Distribution of earthworms (Lumbricidae) and larvae of Insects in the eroded soil under cultivated crops. *Pedobiologia*, 4, 4, 245-250.
- ATLAVINYTE O. (1971) – The activity of Lumbricidae, Acarina and Collembola in the straw humification process. *Pedobiologia*, 11, 2, 104-115.
- ATLAVINYTE O. et DACIULYTE J. (1969) – The effect of earthworms on the accumulation of vitamin B12 in soil. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 165-170.
- ATLAVINYTE O.P., DACHYULITE Ya.A. et LUGAUSKAS A. Yu. (1971) – Corrélations entre le nombre de vers de terre, les microorganismes et la vitamine B12 dans un sol fertilisé avec de la paille. (en russe). *Liet. TSR Mokslu Akad. Darb., Sér. B*, 3, 43-56.
- ATLAVINYTE O. et LUGAUSKAS A. (1971) – The effect of Lumbricidae on soil microorganisms. In «*Organismes du sol et production primaire, IV Colloquium pedobiologiae (Dijon 14/19-IX-1970)*», INRA, 73-80.
- ATLAVINYTE O. et POCIENE C. (1973) – The effect of earthworms and their activity on the amount of algae in the soil. *Pedobiologia*, 13, 6, 445-455.
- ATLAVINYTE O. et VANAGAS J. (1973) – Mobility of nutritive substances in relation to earthworm numbers in the soil. *Pedobiologia*, 13, 5, 344-352.
- AUBRÉVILLE A. (1959) – Les fourrés alignés et les savanes à termitières buissonnantes des plaines de Winneba et d'Accra (Ghana). *Bois et Forêts Trop.*, 67, 21-24.
- AUCAMP J.L. et BUTCHER J.W. (1971) – Conversion of DDT to DDE by two mite species. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 8, 4, 635-638.
- AUCAMP J.L. et RYKE P.A. (1964) – Preliminary report on a grease film extraction method for soil micro-arthropods. *Pedobiologia*, 4, 1/2, 77-79.
- AVEL M. (1929) – Recherches expérimentales sur les caractères sexuels somatiques des Lombriciens. *Thèse (Fac. Sci. Paris)*. Sér. A, n°1191/2058.
- AVEL M. (1959) – Classe des Annélides Oligochètes. In «*Traité de Zoologie*» Masson éd. (Paris), T.V., fasc. I, 224-470.
- AVERNER M. et FULTON C. (1966) – Carbon dioxyde : signal for excystement of *Naegleria gruberi*. *J. Gen. Microbiol.*, 42, 245-255.
- AYALA A., ROMAN J. et TARJAN A.C. (1963) – Comparison of four methods for isolating nematodes from soil samples. *J. Agric. Univ. Puerto-Rico*, 47, 219-225.
- BACHELIER G. (1957) – Étude pédologique de la zone du volcanisme récent au sud-est de Ngaoundéré (Cameroun). *L'Agronomie Tropicale*, 5, 551-575.

- BACHELIER G. (1959) — Étude pédologique des sols de Yaoundé. Contribution à l'étude de la pédogenèse des sols ferrallitiques. *L'Agronomie Tropicale*, 3, 279-305.
- BACHELIER G. (1960) — Sur l'orientation différente des processus d'humification dans les sols bruns des régions tempérées et les sols ferrallitiques des régions équatoriales. *L'Agronomie Tropicale*, 3, 320-324.
- BACHELIER G. (1963) — Influence du climat sur les processus pédobiologiques de l'humification et de la déshumification. *Pedobiologia*, 2, 2, 153-163.
- BACHELIER G. (1968a) — Contribution à l'étude de la minéralisation du carbone des sols. *Mémoire ORSTOM* (Paris), n° 30, 145 p.
- BACHELIER G. (1968b) — Problèmes relatifs à l'atmosphère du sol et utilisation possible d'un détecteur de gaz pour la mesure de sa teneur en gaz carbonique. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, VI, 1, 95-104.
- BACHELIER G. (1970) — Observation d'une succession d'êtres vivants contribuant à la lyse des litières feuillues. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VII, 2, 227-230.
- BACHELIER G. (1971) — La vie animale dans les sols. I - Déterminisme de la faune des sols. II - Action de la faune dans l'évolution des sols considérés en tant qu'équilibres naturels. In «*La Vie dans les sols*» Gauthier Villars éd. (Paris), 1-43 et 45-82.
- BACHELIER G. (1972) — Étude expérimentale de l'action des animaux sur l'humification des matériaux végétaux. 1 - Premières expériences et conclusions préliminaires. *Coll. ORSTOM Trav. Doc.*, n° 14, 175 p.
- BACHELIER G. (1973a) — Étude expérimentale de l'action des animaux sur l'humification des matériaux végétaux. 2 - Action des animaux morts et des acides aminés. Conclusions générales. *Coll. ORSTOM Trav. Doc.*, n° 30, 80 p.
- BACHELIER G. (1973b) — Extraction et comptage des Enchytréides (notice technique). *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, XI, I, 73-78.
- BACHELIER G. (1973c) — Technique d'extraction et d'inclusion globale des Microarthropodes en vue d'en évaluer la diversité. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, XI, 1, 85-89.
- BACHELIER G. (1975) — Importance de la nature stéréochimique des acides aminés dans les processus d'humification. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 1, 383-392.
- BACHELIER G. et LAPLANTE A. (1954) — Un processus pédologique de la formation des cuirasses latéritiques dans l'Adamaoua (nord-Cameroun). *Rev. Géomorphologie Dynam.*, 5, 214-219.
- BAKER (1771), cité par MAY R.M. (1948).
- BAKER A.N. et DUNNING R.A. (1975) — Association of populations of Onychiurid Collembola with damage to sugar-beet seedlings. *Plant Pathology*, 24, 3, 150-154.
- BAKER E.W. et WHARTON G.W. (1952) — *An introduction to Acarology*. The Macmillan Company (New-York), 465 p.
- BAL L. (1970) — Morphological investigations in two moder-humus profiles and the role of the soil fauna in their genesis. *Geoderma*, 4, 1, 5-36.
- BALOGH J. (1969) — The tasks of soil Zoology. *Opuscula Zoologica* (Budapest), IX, 1, 3-13.
- BAMFORTH S.S. (1971) — The numbers and proportions of Testacea and Ciliates in litters and soils. *J. Protozool.*, 18, 24-28.

- BANAGE W.B. (1963) — The ecological importance of free-living soil nematodes with special reference to those of moorland soil. *J. Anim. Ecol.*, 32, 133-140.
- BAND R.N. (1959) — Nutritional and related biological studies on the free-living soil amoeba, *Hartmannella rhysodes*. *J. gen. Microbiol.*, 21, 80-95.
- BANO K., BAGYARAJ D.J. et KRISHNAMOORTHY R.V. (1976) — Feeding activity of the millipede *Jonespeltis splendidus* Verhoeff and soil humification. *Proc. Indian Acad. Sci.*, B, 83, 1, 1-11.
- BARBIER M. (1976) — *Introduction à l'Écologie chimique*. Masson éd. (Paris), 119 p.
- BARLEY K.P. (1959a) — The influence of earthworms on soil fertility. I - Earthworm population found in agricultural land near Adelaide. II - Consumption of soil and organic matter by the earthworm *Allolobophora caliginosa* (Savigny). *Austr. J. Agric. Res.*, 10, 2, 171-185.
- BARLEY K.P. (1959b) — Earthworms and soil fertility. IV - The influence of earthworms on the physical properties of a red-brown earth. *Austr. J. Agric. Res.*, 10, 3, 371-376.
- BARLEY K.P. (1961) — The abundance of earthworms in agricultural land and their possible significance in agriculture. *Advances in Agronomy*, 13, 249-268.
- BARLEY K.P. et JENNINGS A.C. (1959) — Earthworms and soil fertility. III - The influence of earthworms on the availability of nitrogen. *Austr. J. Agric. Res.*, 10, 3, 364-370.
- BARLEY K.P. et KLEINIG C.R. (1964) — The occupation of newly irrigated lands by earthworms. *Austr. J. Sci.*, 26, 290-291.
- BARRET Th. J. (1947-1948) cité par KUHNELT W. (1961).
- BASEDOW Th. (1973) — Der Einfluss epigäischer Raubarthropoden auf die Abundanz phytophager Insekten in der Agrarlandschaft. *Pedobiologia*, 13, 6, 410-422.
- BASSUS W. (1960) — Die Nematidenfauna des Fichtenrohhumus unter dem Einfluss der Kalkdüngung. *Nematologica*, 5, 86-91.
- BASSUS W. (1967) — Der Einfluss von Meliorations- und Düngungsmassnahmen auf die Nematodenfauna verschiedener Waldböden. *Pedobiologia*, 7, 280-295.
- BAUDISSION F.G. (1952) — Die Wirkung von Pflanzenschutzmitteln auf Collembolen und Milben in verschiedenen Boden. *Zool. Jb. (Okol)*, 81, 47-90.
- BAURANT R. et BIERNAUX J. (1967) — *Scutigerella immaculata* Newport. Réflexions sur la Biologie et les moyens de lutte. *Bull. Rech. Agron. Gembloux* (Belgique), II, 2, 215-226.
- BAXTER F.P. et HOLE F.D. (1967) — Ant (*Formica cinerea*) pedoturbation in a prairie soil. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 31, 3, 425-428.
- BEAUGÉ A. (1912) — Les vers de terre et la fertilité du sol. *J. Agric. prat.* (Paris), 23, 506-507.
- BECK L. (1972) — Der Einfluss der jahresperiodischen Überflutungen auf den Massenwechsel der Bodenarthropoden im zentral-amazonischen Regenwaldgebiet. *Pedobiologia*, 12, 2, 133-148.
- BEIQUE A. et FRANCOEUR A. (1968) — Les fourmis de la pessière à *Cladonia*. II - Étude quantitative d'une pessière naturelle. *Rev. Écol. Biol. Sol*, V, 3, 523-531.
- BELFIELD W. (1967) — The effects of overhead watering on the meiofauna in a West African pasture. In «*Progress in Soil Biology*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 192-210.

- BELFIELD W. (1976) — An expedition grease film extractor for soil micro-arthropods. *Pedobiologia*, 16, 1, 63-66.
- BELL A.W. (1959) — *Enchytraeus fragmentosus*, a new species of naturally fragmenting Oligochaete worm. *Science*, 129, 3358, p. 1278.
- BERGIER E. (1941) — *Insectes comestibles & Peuples entomophages*. Impr. Rullière Frères (Avignon), 229 p.
- BERNARD F. (1951) — Adaptations au milieu chez les fourmis sahariennes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 86, 88-96.
- BERNARD J. (1964) — Termites et Agriculture. *Bull. École Nat. Sup. Agric. Tunis*, 3, 83-95.
- BERTHET P. (1963) — Mesure de la consommation d'oxygène des Oribatides (Acariens) de la litière des forêts. In «*Soil Organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 18-31.
- BERTHET P.L. (1964) — Field study of the mobility of Oribatei (Acari) using radioactive tagging. *J. Anim. Ecol.*, 33, 443-449.
- BERTIN L. (1940) — *La vie des animaux*. Larousse éd. (Paris).
- BETSCH J.-M. (1975) — Existence de deux phases juvéniles chez les Collemboles Symphypléones. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 281, 1601-1603.
- BETSCH-PINOT M.-Ch. (1977) — Les parades sexuelles primitives chez les Collemboles Symphypléones. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 14, 1, 15-19.
- BEUTE M.K. (1974) — A quantitative technique for the extraction of soil-inhabiting mites (Acarina) and spring-tails (Collembola) associated with pod rot disease of peanut. *Phytopathology*, 64, 4, 571-572.
- BEUTELSPACHER H. (1955) — Natürliche Fadenkolloide und Krümelbildung. *Landb.-Forsch.*, 5, 90-92.
- BHANDARI G.S., RANDHAWA N.S. et MASKINA M.S. (1967) — On the polysaccharide content of earthworm casts. *Curr. Sci.*, 36, 519-520.
- BHATTI H.K. (1962) — Experimental study of burrowing activities of earthworms. *Agric. Pakistan*, 13, 779-794.
- BIRCH L.C. et CLARK D.P. (1953) — Forest soil as an ecological community with special reference to the fauna. *Quart. Rev. Biol.*, 28-1, 13-36.
- BLACKITH R.M. (1975) — Interrelationships between small Arthropods and Nematodes in peat. *Proc. Roy. Irish. Acad.*, 75, sect. B, 26, 531-541.
- BLANCQUAERT J.-P. et MERTENS J. (1977) — Mating behaviour in *Sphaeridia pumilis* (Collembola). *Pedobiologia*, 17, 5, 343-349.
- BLANK E. et GIESECKE F. (1924) — Über den Einfluss der Regenwürmer auf die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Bodens. *Z. Pflanzenernähr. Düngung Bodenkde*, Dtsch., 3, 198-210.
- BLANKWAARDT H.F.H. et VAN DER DRIFT J. (1961) — Effet de la stérilisation du sol sur les vers de terre dans les serres chauffées (en hollandais). *Meded. Dir. Tuinb.*, 24, 490-496.
- BLOCK W. et BANAGE W.B. (1968) — Population density and biomass of earthworms in some Uganda soils. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, V, 3, 515-521.

- BLOWER J.G. (1955) — Millipedes and Centipedes as soil animals. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (London), 138-151.
- BLOWER J.G. (1956) — Some relations between millipedes and the soil. *6è Congr. Int. Sci. Sol* (Paris) III-28, 169-176.
- BOCQUIER G. (1973) — Genèse et évolution de deux toposéquences de sols tropicaux du Tchad. Interprétation biogéodynamique. *Mémoire ORSTOM* (Paris), n° 62, 350 p.
- BODOT P. (1967) — Étude écologique des termites dans les savanes de basse Côte d'Ivoire. *Insectes sociaux*, 14, 3, 229-258.
- BODOT P. (1971) — L'évolution de la faune de termites dans les savanes de basse Côte d'Ivoire. *Écologie* (Ann. Univ. Abidjan), sér. E, IV, 1, 195-207.
- BODVARSSON H. (1970) — Alimentary studies of seven common soil-inhabiting Collembola of southern Sweden. *Ent. scand.*, 1, 74-80.
- BOGOJEVIC J. (1967) — Étude préliminaire de la mésofaune dans le sol Gajnjacka près de Belgrade (en yougoslave). *Zbornik* (Belgrade), XV, 6p443, 1-10.
- BOMBOSCH S. (1960) — Über Auswirkungen landwirtschaftlicher Massnahmen auf die Insektenfauna von Kulturfeldern. *Z. Angew. Ent.*, 47, 116-122.
- BOND R.D. et HARRIS J.R. (1964) — The influence of the microflora on physical properties of soil. I - Effects associated with filamentous algae and fungi. *Austr. J. Soil Res.*, 2, 111-122.
- BONNET L. (1961) — Caractères généraux des populations thécamoebiennes endogées. *Pedobiologia*, 1, 1, 6-24.
- BONNET L. (1964) — Le peuplement thécamoebien des sols. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 1, 2, 123-408.
- BONNET L. (1967) — Le peuplement thécamoebien de quelques sols de la République du Congo-Brazzaville. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 3, 43-53.
- BONNET L. et THOMAS R. (1958) — Une technique d'isolement des Thécamoebiens (*Rhizopoda testacea*) du sol et ses résultats. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), T. 247, 1901-1903.
- BONT (de) A.F. (1964) — Termites et densité d'oiseaux. In «*Études sur les termites africains*», Coll. int. UNESCO, Univ. Lovanium, Léopoldville (Masson éd., Paris), 273-283.
- BORKOTT H. (1975) — A method for quantitative isolation and preparation of particle-free suspensions of bacteriophagous ciliates from different substrates for electronic counting. *Archiv. für Protistenkunde*, 117, 3, 261-268.
- BORNEBUSH C.H. (1930) — The fauna of forest soil. *Forstl. forsoksv. Danm.*, II, 1-225.
- BORNEBUSH C.H. (1950) — Soil fauna and its importance in soil type formation. *Trans. 4th. Int. Congr. Soil Sci.* (Amsterdam), I, 173-184.
- BORNEMISSZA G.F. (1957) — The first Projapygidae from Western Australia with some additional notes on the family and its allies. *W. Austr. Nat.*, 6, 3, 76-79.
- BORNEMISSZA G.F. (1960) — Could dung eating insects improve our pastures? *J. Austr. Inst. agric. Sci.*, 26, 54-56.

- BORNEMISSZA G.F. et WILLIAMS C.H. (1970) — An effect of dung beetle activity on plant yield. *Pedobiologia*, 10, 1, 1-7.
- BOUCHÉ M.B. (1966a) — Application de la volumétrie à l'évaluation quantitative de la faune endogée. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 3, 1, 19-30.
- BOUCHÉ M.B. (1966b) — Sur un nouveau procédé d'obtention de la vacuité artificielle du tube digestif des Lombriciens. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 3, 3, 479-482.
- BOUCHÉ M.B. (1967a) — Observations sur les Lombricides. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 4, 4, 597-609.
- BOUCHÉ M.B. (1967b) — Un nouvel appareil de tri pour la faune endogée. *Pedobiologia*, 7, 1, 88-92.
- BOUCHÉ M.B. (1969) — L'échantillonnage des peuplements d'Oligochètes terricoles. In «*Problèmes d'Écologie : L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*», Masson éd. (Paris), 273-287.
- BOUCHÉ M.B. (1970) — Remarques sur quelques Lumbricina de France et conséquences de la découverte des nouveaux taxons Vignysinae (Subfam. nov.) et Diporodrilidae (Fam. nov.). *Pedobiologia*, 10, 4, 246-256.
- BOUCHÉ M.B. (1971) — Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. In «*La Vie dans les Sols*», Gauthier Villars éd. (Paris), 187-209.
- BOUCHÉ M.B. (1972) — *Lombriciens de France, Écologie et Systématique*, Inst. Nat. Rech. Agro. ; Annales Zool.-Écol. animale, n° h.s., Publ. 72-2, 672 p.
- BOUCHÉ M.B. (1975) — Fonctions des Lombriciens. III - Premières estimations quantitatives des stations françaises du P.B.I., *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 1, 25-44.
- BOUILLON A. (1964a) — Préférence en matière de sol chez *Cubitermes exiguus* Mathot et rôle de guide joué par un *Microcerotermes* associé. In «*Études sur les Termites africains*», Coll. Int. UNESCO, Univ. Lovanium (Léopoldville), Masson éd. (Paris), 285-326.
- BOUILLON A. (1964b) — Structure et accroissement des nids d'*Apicitermes* Holmgren (Isoptera, Termitinae). In «*Études sur les Termites africains*», Coll. Int. UNESCO, Univ. Lovanium (Léopoldville), Masson éd. (Paris), 295-326.
- BOUILLON A. et KIDIERI S. (1964) — Répartition des termitières de *Bellicositermes bellicosus rex* Grassé et Noirot dans l'Ubangi, d'après les photos aériennes et corrélations écologiques qu'elles révèlent. Note préliminaire. In «*Études sur les Termites africains*», Coll. Int. UNESCO, Univ. Lovanium (Léopoldville), Masson éd. (Paris), 373-377.
- BOUILLON A. et MATHOT G. (1965) — *Quel est ce termite africain ?* «*Zooleo*», n° 1, 115 p., Univ. Léopoldville.
- BOULLARD B. (1967) — *Vie intense et cachée du sol. Essai de Pédobiologie végétale*. Coll. «*La Terre*», Flammarion éd. (Paris), 310 p.
- BOULLARD B. et MOREAU R. (1962) — *Sol, Microflore et Végétation*. Coll. «*Évolution des Sciences*», n° 20, Masson éd. (Paris), 172 p.
- BOWDEN J., HAINES I.H. et MERCER D. (1976) — Climbing Collembola. *Pedobiologia*, 16, 4, 298-312.
- BOYER Ph. (1956a) — Action des Termites constructeurs sur certains sols d'Afrique tropicale. *6è Congr. Int. Sci. Sol* (Paris), III, 16, 95-103.

- BOYER Ph. (1956b) — Les bases totales dans les matériaux de la termitière de *Bellicositermes natalensis* Hav. 6è Congr. Int. Sci. Sol (Paris), III, 17, 105-110.
- BOYER Ph. (1956c) — Relations entre la flore intestinale de *Bellicositermes natalensis* et celle du sol. 6è Congr. Int. Sci. Sol (Paris), III, 18, 111-113.
- BOYER Ph. (1958) — Sur les matériaux composant la termitière géante de *Bellicositermes rex*. C.R. Acad. Sci. (Paris), T. 247, 4, 488-490.
- BOYER Ph. (1959) — De l'influence des Termites de la zone intertropicale sur la configuration de certains sols. Rev. Geomorph. Dynam., 1-2/3-4, 41-44.
- BOYER Ph. (1969) — Les effets de l'implantation des termitières des *Bellicositermes* sur la configuration des sols des savanes de la République centrafricaine. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., T. 41, 2è sér., n° 3, 789-800.
- BOYER Ph. (1971) — Les différents aspects de l'action des Termites sur les sols tropicaux. In «La Vie dans les Sols», Gauthier Villars éd. (Paris), 279-334.
- BOYER Ph. (1973) — Action de certains Termites constructeurs sur l'évolution des sols tropicaux. Ann. Sci. Nat. Zoologie (Paris), 12è sér., T. 15, 329-498.
- BOYER Ph. (1975a) — Étude particulière de trois termitières de *Bellicositermes* et de leur action sur les sols tropicaux. Ann. Sci. Nat. Zoologie (Paris), 12è sér., T. 17, 273-446.
- BOYER Ph. (1975b) — Les différents aspects de l'action des *Bellicositermes* sur les sols tropicaux. Ann. Sci. Nat. Zoologie (Paris), 12è sér., T. 17, 447-504.
- BRADY-BIRKS S.G. (1930) — Notes on Myriapoda 33 : The economic status of Diplopoda, Chilopoda and their allies. J. Sth. E. Agric. Coll. Wye (Kent), 2è partie, 27, 103-146.
- BRAUNS A. (1954) — T. I : *Terricole Dipteren Larven*, 179 p. et T. II : *Puppen terricoler Dipteren Larven*, 156 p. ; Musterschmidt Wissenschaftlicher Verlag (Göttingen, Frankfurt, Berlin).
- BRETSCHER K. (1904) — Die xerophilen Enchytraeiden der Schweiz. Biol. Zentralbl., 24, 501-513.
- BREZNAK J.A., BRILL J., MERTINS J.W. et COPPEL H.C. (1973) — Nitrogen fixation in Termites. Nature (Lond.), 244, 5418, 577-580.
- BROWN E.B. et SWAIN R.W. (1974) — Influence of soil stability on *Longidorus elongatus* density. Nematologica, 20, 2, 257-258.
- BROWN M.E. et WALKER N. (1970) — Indolyl-3-acetic acid formation by *Azotobacter chroococcum*. Plant and Soil, 32, 250-253.
- BRUNEAU DE MIRE Ph. (1975) — A propos de la genèse des sols «harde» dans le Nord-Cameroun. L'Agronomie tropicale, 3, 271-275.
- BRUSEWITZ G. (1959) — Untersuchungen über den Einfluss des Regenwurms auf Zahl, Art und Leistung von Mikroorganismen im Boden. Arch. Mikrobiol., 33, 52-82.
- BUFFINGTON J.D. (1967) — Soil arthropod populations of the New Jersey pine barrens as affected by fire. Ann. Ent. Soc. Am., 60, 530-535.
- BULLOCK J.A. (1964) — A note on the soil fauna of a pyrethrum field. E. Afr. Agr. For. J., 30, 8-10.

- BUNTLEY G.J. et PAPENDICK R.I. (1960) — Worm-worked soils of eastern South Dakota, their morphology and classification. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 24, 2, 128-132.
- BUNYEA H. (1931) — *Famers Bull*, n° 1652, 63 (cité par LEROY C. St. dans *Ecology*, 1960, 41, 4, 779-782).
- BUTCHER J.W., SNIDER R. et SNIDER R.J. (1971) — Bioecology of edaphic Collembola and Acarina. *Ann. Rev. Ent.*, 16, 249-281.
- BYZOVA J.B. (1963) — La faune de Collembolles et d'Acariens des sols de la taiga d'Europe centrale (en russe). *Pedobiologia*, 3, 4, 286-303.
- BYZOVA B.J. (1966) — On the effect of oxygen tension upon the respiration rate in earthworms (Lumbricidae, Oligochaeta). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 3, 2, 273-276.
- CACHAN P., NGUYEN-THI-THU-CUC et CLÉMENT A. (1975) — Rôle des Carabes dans les biocénoses cultivées de Lorraine. *Bull. École Nat. Sup. Agronomie et Ind. alimentaires*, XVII, 1, 31-43.
- CAGNIANT H. (1972) — Essai d'établissement d'une relation entre le nombre d'espèces et le nombre de nids chez les fourmis terrioles en forêt d'Algérie. *Rev. Écol. Biol. Sol*, IX, 2, 197-214.
- CANCELA DA FONSECA J.-P. et VANNIER G. (1969) — Échantillonnage des Microarthropodes du sol. In «*Problèmes d'Écologie : L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*», Masson éd. (Paris), 207-236.
- CARTER W.W. et NIETO S. Jr. (1975) — Population development of *Meloidogyne incognita* as influenced by crop rotation and fallow. *Plant Disease Reporter*, 59, 5, 402-403.
- CASSAGNAU P. (1952) — Sur le régime alimentaire des *Friesia* Dalla Tore, *Vie et Milieu*, III, 304-305.
- CASSAGNAU P. (1961) — *Écologie du sol dans les Pyrénées centrales*. Act. Sci. Ind., Hermann éd. (Paris), n° 1283, 235 p.
- CASSAGNAU P. (1971) — Les différents types d'ecomorphose chez les Collembolles Isotomidae. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VIII, 1, 55-57.
- CASSAGNAU P. et ROUQUET O. (1962) — Les Collembolles édaphiques du jardin botanique de Toulouse (France). Essai de Biocénologie dynamique. *Pedobiologia*, 2, 1, 15-40.
- CASTRI F. (di) (1963) — État de nos connaissances sur les biocénoses édaphiques du Chili. In «*Soil Organisms*», North Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 375-385.
- CAYROL J.C. (1971) — Rôle des Nématodes dans l'équilibre biologique. Influence des traitements nématicides. In «*Les Nématodes des cultures*» (Journées Fr. Et. Inf., Paris, 3-5 nov. 1971), ACTA éd. (Paris), 66-142.
- CAYROL J.C. (1973) — Relations entre les Nématodes du genre *Meloidogyne* et les autres pathogènes de la rhyzosphère. *Bull. OEPP*, 3, 1, 49-54.
- CERNOSVITOV L. (1937) — System der Enchytraeiden. *Bull. Ass. Russe Rech. Prague ; Sect. Sci. Nat. et Math.*, 5, 263-295.
- CHABOUSSOU F. (1970) — Recherches sur les facteurs de pullulation des acariens phytophages de la vigne à la suite des traitements pesticides du feuillage. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 56, 18, 1141-1142.
- CHARDEZ D. (1974) — Sur les Thécamoebiens des rhyzosphères et des feuilles d'arbres. *Bull. Rech. Agro. Gembloux*, 9, 1, 3-12.

- CHARDEZ D., DELECOUR F. et WEISSEN F. (1972) — Évolution des populations thécamoebiennes de sols forestiers sous l'influence de fumures artificielles. *Rev. Écol. Biol. Sol*, IX, 2, 185-196.
- CHERNOV Yu.I. (1965) — Quelques caractéristiques de la population animale de toundras types (en russe). *Zool. Zh.*, 44, 507-512.
- CHERNOVA N.M. (1963a) — Zoological processes during the maturing of peat-manure compost. *Soviet Soil Sci.*, 9, 888-893.
- CHERNOVA N.M. (1963b) — Dynamique de la population de Collembolés (Insectes) dans un compost de feuilles tombées (en russe). *Zool. Zh.*, 42, 1370-1382 (Biol. Abstr., 45, 88537).
- CHOPARD L. (1947) — *Atlas des Aptérygotes et Orthoptères de France*. Boubée éd. (Paris), 111 p., 12 pl.
- CHRISTENSEN B. (1956) — Studies on Enchytraeidae. 6 - Technique for culturing Enchytraeidae, with notes on cocoon types. *Oikos*, 7, 2, 302-307.
- CHRISTIANSEN K. (1964) — Bionomics of Collembola. *Ann. Rev. Ent.*, 9, 147-178.
- COIFFAIT H. (1960) — *Les Coléoptères du sol*. Act. Sci. Ind., n° 1260, Hermann éd. (Paris), 204 p.
- COINEAU Y. (1973) — Les Caeculidae (Acariens Prostigmates). Quelques aspects de leurs particularités écoéthologiques. *Bull. Ecol. (Brunoy)*, IV, 4, 329-337.
- COINEAU Y. (1974) — *Introduction à l'étude des Microarthropodes du sol et de ses annexes*. Doin éd. (Paris), 118 p.
- COLE L.C. (1949) — The measurement of interspecific association. *Ecology*, 30, 411-424.
- COLEMAN D.C. et MACFADYEN A. (1966) — The recolonization of gamma-irradiated soil by small arthropods. *Oikos*, 17, 62-70.
- COLLETTE A. (1957) — *Humus agricole*. Soc. An. Imp. et Ed. du Nord (Lille).
- COLLINET J. (1969) — Contribution à l'étude des «stone-lines» dans la région du Moyen Ogooué (Gabon), *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, VII, 1, 3-42.
- COLLIS-GEORGE N. et BLAKE C.D. (1959) — The influence of the soil moisture regime on the expulsion of the larval mass of the nematode *Anguina agrostis* from galls. *Austr. J. Biol. Sci.*, 12, 247-256.
- COMMONER B. (1972) — *L'encerclement. Problème de survie en milieu terrestre*. Éd. du Seuil (Paris), 304 p.
- CONRAD G. 1959 — Importance et rôle des termites dans les formations pédologiques fossiles du quaternaire de la région de Béni-Abbès. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 249, 2089-2091.
- COOPER K.W. (1940) — Relations of *Pediculopsis graminum* and *Fusarium poae* to bud rot of carnation. *Phytopathologie*, 30, 10, 853-859.
- COUCKE P. (1965) — Effet des vers sur les propriétés microbiologiques des sols (en finlandais). *Meded. Landb Hogesch. OpzoekStns Gent*, 29, 1277-1285.
- COÛTEAUX M.M. (1967) — Une technique d'observation des Thécamoebiens du sol pour l'estimation de leur densité absolue. *Rev. Écol. Biol. Sol*, IV, 4, 593-596.
- COÛTEAUX M.M. (1975a) — Quelques aspects des relations entre les Thécamoebiens et les sols. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 1, 45-55.

- COÛTEAUX M.M. (1975b) — Estimation quantitative des Thécamoebiens par rapport à la surface du sol. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 281, 739-741.
- COÛTEAUX M.M. (1976) — Dynamisme de l'équilibre des Thécamoebiens dans quelques sols climaciques. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris)*, n.s., sér. A, Zool., T. XCVI, 183 p.
- CUÉNOT L. (1949) — Les Onychophores et les Tardigrades. *Traité Zool.*, Masson éd. (Paris), T. VI, 3-37 et 39-59.
- CURRY J.P. (1976) — Some effects of animal manures on earthworms in grassland. *Pedobiologia*, 16, 6, 425-438.
- CUTLER D.W. et BAL D.V. (1926) — Influence of Protozoa on the process of nitrogen fixation by *Azotobacter chroococcum*. *Ann. Appl. Biol.*, 13, 516-534.
- CUTLER D.W. et CRUMP L.M. (1921) — Daily periodicity in the number of active soil Flagellates. *Ann. appl. Biol.*, 7, 11-24.
- CUTLER D.W. et CRUMP L.M. (1935) — (cité dans NEF, 1957). *Problems of Soil Microbiology* (Londres).
- CZERWINSKI Z., JAKUBCZYK H. et NOWAK E. (1974) — Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (The Carpathians). XII - The effect of earthworms on the pasture soil. *Ekologia Polska*, 22, 3/4, 635-650.
- CZERWINSKI Z., JAKUBCZYK H. et PETAL J. (1969) — The influence of ants of the genus *Myrmica* on the physico-chemical and microbiological properties of soil within the compass of ant hills in the Strzeleckie meadows. *Pol. J. Soil Sci.*, 2, 51-58.
- CZERWINSKI Z., JAKUBCZYK H. et PETAL J. (1971) — Influence of ant hills on the meadow soils. *Pedobiologia*, 11, 4, 277-285.
- DAELE E. (van) et HEUNGENS A. (1974) — Gamasina mites from manure and litter in horticulture (Acari, Mesostigmata, Gamasina). *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen, Rijksuniversiteit Gent*, 39, 1, 148-157.
- DAGET J. et LECORDIER C. (1971) — Structure d'un peuplement de Carabiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. IFAN*, T. XXXIII, sér. A, n° 2, 425-435.
- D'AGUILAR J., BERNARD R. et BESSARD A. (1957) — Une méthode de lavage pour l'extraction des Arthropodes terricoles. *Ann. des Epiphyties*, 1, 91-99.
- D'AGUILAR J. et BESSARD A. (1963) — Activité biologique des larves de *Bibio* dans divers composts. In «*Soil Organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 103-108.
- DAHL F. (1891) — Die Nahrungsvorräte des Maulwurfs. *Zool. Anz.*, 14, 9.
- DAJOZ R. (1970) — *Précis d'Écologie*. Dunod éd. (Paris), 357 p.
- DAJOZ R. (1974) — Les insectes xylophages et leur rôle dans la dégradation du bois mort. In «*Écologie forestière*», Gauthier Villars éd. (Paris), 257-307.
- DALE D. (1913) — On the action of electrolytes on *Paramoecium*. *J. Physiol.*, 46, 2, 129-140.
- DALLAI R. (1971) — First data on the ultrastructure of the postantennal organ of Collembola. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VIII, 1, 11-29.

- DANIELS R.P. et ENGELMANN M.D. (1961) — Fungi as a source of food for soil mites. *Amer. J. Bot.*, 48, 538.
- DARBYSHIRE J.F. (1972) — Nitrogen fixation by *Azotobacter chroococcum* in the presence of *Colpoda steini*. I - The influence of temperature. II - The influence of agitation. *Soil Biol. Biochem.*, 4, 3, 359-369 et 371-376.
- DARBYSHIRE J.F., WHEATLEY R.E., GREAVES M.P. et INKSON R.H.E. (1974) — A rapid micromethod for estimating bacterial and protozoan populations in soil. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 11, 4, 465-475.
- DARWIN C. (1881) — *Earthworms and vegetable mould*. Publié par Murray à Londres et réédité par Faber & Faber en 1945 sous le titre «*On humus and the earthworms*», 153 p.
- DASH M.C. et CRAGG J.B. (1972) — Ecology of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Canadian Rocky Mountain Soils. *Pedobiologia*, 12, 5, 323-335.
- DASH M.C. et PATRA U.C. (1972) — A comparison of extraction methods for Megascolecidae (Olig.) and Ocnerodrilidae (Olig.) from agricultural soils of Berhampur, Orissa. *Current Sci.*, 41, 7, 254-255.
- DASH M.C., PATRA U.C. et THAMBI A.V. (1974) — Comparison of primary production of plant material and secondary production of Oligochaetes in a tropical grassland of southern Orissa, India. *Tropical Ecology*, 15, 1-2, 16-21.
- DAVIS B.N.K. et FRENCH M.C. (1969) — The accumulation and loss of organochlorine insecticide residues by beetles, worms and slugs in sprayed fields. *Soil Biol. Biochem.*, I, 1, 45-55.
- DAVIS B.N.K. (1971) — Laboratory studies on the uptake of dieldrin and DDT by earthworms. *Soil Biol. Biochem.*, 3, 3, 221-233.
- DAVIS R.C., HASSALL M. et SUTTON S.L. (1977) — The vertical distribution of isopods and diplopods in a dune grassland. *Pedobiologia*, 17, 5, 320-329.
- DAWSON R.C. (1947) — Earthworm Microbiology and the formation of water-stable soil aggregates. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 12, 512-516.
- DAY G.M. (1950) — Influence of earthworms on soil microorganisms. *Soil Sci.*, 69, 3, 175-184.
- DEBAUCHE H. (1958) — Problèmes de Biocénétique. *Rev. Questions Sci.* (Copenhague), 20, 1, 58-59.
- DEBAUCHE H. (1962) — The structural analysis of animal communities of the soil. In «*Progress in Soil Zoology*», Butterworths Sci. Publ. (Londres), 10-25.
- DE GUIRAN G. (1966) — Coloration des Nématodes dans les tissus végétaux par le bleu coton à froid. *Nematologica*, 12, 646.
- DE GUIRAN G. (1970) — Le problème *Meloidogyne* sur tabac à Madagascar. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 11, 187-208.
- DE GUIRAN G. et NETSCHER C. (1970) — Les Nématodes du genre *Meloidogyne*, parasites de cultures tropicales. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 11, 151-185.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE Cl. (1948) — Recherches sur les Collembolles termitophiles et myrmécophiles. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 85, 261-425.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE Cl. (1951) — *Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux*. Act. Sci. Ind., Hermann éd. (Paris), n° 1160, 360 p.

- DELETTRE Y.-R. et BAILLIOT S. (1977) — Sur la résistance des larves de Chironomidae Orthoclaadiinae à l'assèchement du sol. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 284, 17, 1717-1719.
- DEMEURE Y. (1976) — Persistance de l'infestation d'un sol par *Meloidogyne* sp. en saison sèche au Sénégal. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, XI, 3, 167-172.
- DEMEURE Y. et NETSCHER C. (1973) — Méthode d'estimation des populations de *Meloidogyne* dans le sol. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 21, 85-90.
- DENIS R. (1949) — Sous-classe des Aptérygotes. *Traité de Zool.*, Masson éd. (Paris), IX, 111-275.
- DESEO K. (1958) — Untersuchung des Makrofauna von Ruderalstellen am Winterende. *Acta agron. Acad. Sci. hung.*, 8, 77-101.
- DETCHEVA R.B. (1971-1972) — Recherches en Bulgarie sur les Protozoaires du sol. *Ann. Station Biol. de Besse-en-Chandesse*, n° 6/7, 273-284.
- DEUBERT A. (1963) — Recherches sur l'importance des Nématodes libres dans la décomposition des matériaux organiques (en allemand). *Nematologica*, 9, 495-501.
- DICKINSON C.H. et MAGGS G.H. (1974) — Aspects of the decomposition of sphagnum leaves in an ombrophilous mire. *New Phytol.*, 73, 6, 1249-1257.
- DIMBLEBY G.W. (1952) — Soil regeneration on the north-east Yorkshire moors. *J. Ecol.*, 40, 331-341.
- DIMO N.A. (1938) — Les vers de terre dans les sols de l'Asie centrale (en russe). *Pochvovedenie*, 4, 494-526.
- DIMO N.A. (1945) — *Hemilepistus (Porcellio)* and their role in desert-soil formation. *Pedology*, 2, 115-121.
- DIMOND J.B., BELYEA G.Y., KADUNGE R.E. et autres (1970) — DDT residues in robins and earthworms associated with contaminated forest soils. *Can. Ent.*, 102, 1122-1130.
- DIRLBEK J., BERANKOVA J. et BENDLOVA H. (1973) — Einfluss der Bodenbearbeitung auf die Dichte des Drahtwurmbesatzes - Coleoptera Elateridae. *Pedobiologia*, 13, 6, 441-444.
- DOANE J.F., LEE Y.W., KLINGLER J. et WESTCOTT N.D. (1975) — The orientation response of *Ctenicera destructor* and other wireworms (Coleoptera : Elateridae) to germinating grain and to carbon dioxide. *Canadian Entomologist*, 107, 12, 1233-1252.
- DOEKSEN J. (1950) — An electrical method of sampling soil for earthworms. *4è Congr. Int. Sci. Sol* (Amsterdam), vol. II, 129-130.
- DOEKSEN J. (1967) — Notes sur l'activité des vers. V - Quelques cas de migration en masse (en allemand). *Meded. Inst. Biol. Scheik. Onderz. LandbGewass*, 153, 119-121.
- DOEKSEN J., COUPERUS H. et VAN WINGERDEN C.G. (1968) — Notes sur l'activité des vers de terre. VII - Étude sur les densités de population (en allemand). *Jaarb. Inst. Biol. Scheik. Onderz. Landb-Gewass*, 55-59.
- DOEKSEN J. et MINDERMAN G. (1963) — Typical soil structures as the result of the activities of mud-worms. In «*Soil organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam). 134-136.
- DOMMERGUES Y. (1968) — *La Biologie des sols*. Coll. «Que sais-je ? », n° 399 (2è éd.). Pr. Univ. Fr. éd. (Paris), 128 p.

- DOTTERWEICH H. et FRANKE H. (1936) — Die Ausscheidung von Kalziumkarbonat, Strontiumkarbonat und Kalziumphosphat in den Kalkdrüsen von *Lumbricus terrestris*. *Zeit. vergl. Physiol.*, 23, 42-50.
- DOZSA-FARKAS K. (1973) — Saisondynamische Untersuchungen des Enchytraeiden-Besatzes im Boden eines ungarischen *Quercetum petraeae cerris*. *Pedobiologia*, 13, 5, 361-367.
- DRIEDAX L. (1931) — Untersuchungen über die Bedeutung der Regenwürmer für den Pflanzenbau. *Arch. Pflanzenbau*, 7, 413-467.
- DROZANSKI W. (1961) — The influence of bacteria on the excystment of soil amoebae. *Acta Microbiol. polon.*, 10, 147-153.
- DUBASH P.J. et GANTI S.S. (1964) — Earthworms and amino-acids in soil. *Curr. Sci.*, 33, 219-220.
- DUCHÉ J. (1950) — *La Biologie des sols*. Coll. «Que sais-je ? », n° 399 (1^è éd.). Pr. Univ. Fr. éd. (Paris), 128 p.
- DUDDINGTON C.L. (1955) — Inter-relations between soil microflora and soil nematodes. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Londres), 284-301.
- DUDDINGTON C.L. (1961) — The soils as an environment for animal life (C.R. Symposium Norwich, 1^{er} sept. 1961). *Nature* (Lond.), 192, 4800, 315-317.
- DUDDINGTON C.L. et DUTHOIT C.M.G. (1960) — Green manuring and cereal root eelworm. *Plant Path.*, 9, 7-9.
- DUDZIAK B. (1955) — Effet de la température et des bactéries du milieu sur l'enkystement et le développement des amibes du sol (en polonais). *Acta microbiol. polon.*, 4, 115-125.
- DUNGER W. (1956) — Untersuchungen über Laubzersetzung durch Collembolen. *Zool. Jahrb.* (Abt. Syst. Okol. Geogr. Tiere), 84, 75-98.
- DUNGER W. (1968a) — Comparaison entre la décomposition de la cellulose et les activités zoologiques du sol dans certains de ceux-ci (en allemand). *Tagber. dt. Akad. Landw. Wiss. Berl.*, 98, 183-187.
- DUNGER W. (1968b) — Produktionsbiologische Untersuchungen an der Collembolen-Fauna gestörter Böden. *Pedobiologia*, 8, 1, 16-22.
- DUNGER W. (1969) — Fragen der natürlichen und experimentellen Besiedlung Kultur feindlicher Böden durch Lumbriciden. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 146-151.
- DUPUIS J. et VERGER F. (1964) — Les microreliefs dus aux fourmis et leurs caractères pédologiques. *Revue Norois* (Poitiers, Fr.), 41, 5-15.
- DUTHOIT C.M.G. et GODFREY B.E.S. (1963) — Effect of green manure & predaceous fungi on cereal root eelworm in oats. *Plant Path.*, 12, 18-19.
- DUVIGNEAUD P. (1974) — *La synthèse écologique*. Doin éd. (Paris), 296 p.
- EDMUNDS J.E. (1966) — Nematode-fungus interactions with alfalfa roots with special reference to *Pratylenchus penetrans*, *Fusarium oxysporum* et *Trichoderma viride*. *Diss. Abstr.*, 26, 5637-5638.
- EDWARDS C.A. (1955) — Soil sampling for symphylids and a note on populations. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 152-156.
- EDWARDS C.A. (1964) — Changes in soil fauna populations caused by aldrin and DDT. *C.R. 8^è Congr. Int. Soil. Sci.* (Bucarest, Roumanie), III, 37, 879-886.

- EDWARDS C.A. (1967) — Relationships between weights, volumes and numbers of soil animals. In «*Progress in Soil Biology*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 585-594.
- EDWARDS C.A. (1974) — Macroarthropods. In «*Ecology of plant litter decomposition*», Vol. 2, DICKINSON C. et PUGH G.J.F. éd., Academic Press (Lond., New-York), 535-554.
- EDWARDS C.A. et DENNIS E.B. (1960) — Some effects of aldrin and DDT on the soils fauna of arable land., *Nature* (Lond.), 188, 4752, 767.
- EDWARDS C.A. et DENNIS E.B. (1962) — The sampling and extraction of Symphyla from soil. In «*Progress in Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 300-304.
- EDWARDS C.A., DENNIS E.B. et EMPSON D.W. (1967) — Pesticides and the soil fauna. 1 - Effects of aldrin and DDT in an arable field. *The annals of appl. Biol.*, 60, 1, 11-22.
- EDWARDS C.A. et FLETCHER K.E. (1971) — A comparison of extraction methods for terrestrial Arthropods. In «*Methods of study in quantitative Soil Ecology : Population, production and energy flow*», PHILLIPSON J. éd., IBP Handbook, n° 18, Blackwell Sci. Publ. (Oxford and Edinburgh), 150-185.
- EDWARDS C.A. et HEATH C.W. (1963) — The role of soil animals in breakdown of leaf material. In «*Soil Organisms*», DOEKSEN J. et van der DRIFT J. éd., North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 76-84.
- EDWARDS C.A. et JEFFS K. (1974) — Rate of uptake of DDT from soil by earthworms. *Nature* (lond.), 247, 5437, 157-158.
- EDWARDS C.A. et LOFTY J.R. (1972) — *Biology of Earthworms*. Chapman and Hall LTD (Lond.), 283 p.
- EDWARDS C.A. et THOMPSON A.R. (1973) — Pesticides and the soil fauna. *Residue Reviews*, 45, 1-79.
- EHLERS W. (1975) — Observations on earthworm channels and infiltration on tilles and untilled loess soil. *Soil Sci.*, 119, 3, 242-249.
- EITMINAVICIUTE I. (1958) — Dynamique d'Acariens Oribates dans des forêts mixtes et des prairies cultivées (en russe). *Liet TSR Mok. Akad. Darbai*, sér. B, 16, 230-231.
- EITMINAVICIUTE I. (1960) — Distribution des Acariens Oribates dans les forêts de conifères (en russe). *Liet TSR Mok. Akad. Darbai*, sér. C3, 23, 69-77.
- EITMINAVICIUTE I. (1965) — Dynamique du nombre des Oribates dans un sol demopodzolique érodé de Lituanie (RSS) (en russe). *Pedobiologia*, 4, 4, 281-287.
- EITMINAVICIUTE I. (1968) — Oribatid populations in the sandy soils under different pasture and bush association. Rés. In «*Progressos em Biodinâmica e Produtividade do Solo*», Primavesi éd. (Santa Maria, Brésil), 178.
- ELBADRY E.A. (1972) — Observations sur la biologie de *Pergamasus crassipes* (L.), acarien gamaside prédateur des sols de forêt en Bavière (Acarina, Mesostigmata, Parasitidae) (en allemand), *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 71, 3, 296-303.
- EL-DUWEINI A.K. et GHABBOUR S.I. (1963) — A study of the specific distribution of megaduline Oligochaetes in Egypt and its dependence on soil properties. *Bull. Zool. Soc. Egypt.*, 18, 21-30.

- EL-DUWEINI A.K. et GHABBOUR S.I. (1964a) — Observations on the burrowing activities of *Allolobopora caliginosa* f. *trapezoides*. *Bull. Zool. Soc. Egypt.*, 5, 19, 60-63.
- EL-DUWEINI A.K. et GHABBOUR S.I. (1964b) — Effect of pH and of electrolytes on earthworms. *Bull. Zool. Soc. Egypt.*, 5, 19, 89-100.
- EL-DUWEINI A.K. et GHABBOUR S.I. (1965a) — Population density and biomass of earthworms in different types of Egyptian soils. *J. Appl. Ecol.*, 2, 271-287.
- EL-DUWEINI A.K. et GHABBOUR S.I. (1965b) — Temperature relations of three egyptian oligochaete species. *Oikos*, 16, 9-15.
- EL-HALFAWI M.H., VAN CLEEMPUT O. et VAN DEN HENDE A. (1969) — Minéralisation and humification of soil organic matter following alternate wet and dry conditions. *Pedologie* (Gand), XVIII, 3, 322-332.
- EMERSON A.E. (1965) — A review of the Mastotermitidae (Isoptera) including a new fossil genus from Brazil. *Amer. Museum Novitates*, 2236, 1-46.
- ENNIK G.C. (1967) — Mole activity in relation to pasture management and nitrogen fertilization. *Neth. J. Agric. Sci.*, 15, 221-228.
- ENOCH H. et DASBERG S. (1971) — The occurrence of high CO₂ concentrations in soil air. *Geoderma*, 6, 1, 17-21.
- ERHART H. (1951a) — Sur l'importance des phénomènes biologiques dans la formation des cuirasses ferrugineuses en zone tropicale. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 233, 804-806.
- ERHART H. (1951b) — Sur le rôle des cuirasses termitiques dans la géographie des régions tropicales. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 233, 966-968.
- ERHART H. (1953) — Sur les cuirasses termitiques fossiles dans la vallée du Niari et dans le massif du Chaillu (Moyen-Congo, A.E.F.). *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 237, 431-433.
- ERHART H. (1956) — *La genèse des sols en tant que phénomène géologique*. Coll. «Évolution des Sciences», n° 8, Masson éd. (Paris), 90 p.
- ESTIENNE P. et GODARD A. (1970) — *Climatologie*. A. Colin éd. (Paris), 365 p.
- ETTERSHANK G. (1968) — The three dimensional gallery structure of the nest of the meat ant *Iridomyrmex purpureus* (SM) (Hymenoptera : Formicidae). *Austr. J. Zool.*, 16, 4, 715-723.
- EVANS A.C. (1947) — Method of studying the burrowing activity of earthworms. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 11, 14, 643-650.
- EVANS A.C. (1948a) — Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. II - Some effects of earthworms on soil structure. *Ann. Appl. Biol.*, 35, 1, 1-13.
- EVANS A.C. (1948b) — The identity of earthworms stored by moles. *Proc. Zool. Soc.*, 118, 356-359.
- EVANS A.C. et GUILD W.J. Mcl. (1947) — Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. I - Biological studies in the field. *Ann. Appl. Biol.*, 34, 307-330.
- EVANS A.C. et GUILD W.J. Mcl (1948) — Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. IV - On the life cycles of some British Lumbricidae. V - Field populations. *Ann. Appl. Biol.*, 35, 4, 471-484 et 485-493.

- FAUCK R. (1961) — *Étude des sols de la région d'Agonvy (Terres de barre du sud-est du Dahomey). 1^è partie : Les sols et leur utilisation*. Publ. ORSTOM, Centre de Cotonou.
- FAUCK R., MOUREAUX Cl. et THOMANN Ch. (1966) — *Bilans de l'évolution des sols de Sefa (Casamance, Sénégal) après 15 ans de culture continue*. Publ. ORSTOM (Paris).
- FEDER W.A. (d'après) (1961) — Le sucre poison violent pour les Nématodes. *La Nature Sci. Progrès*, n° 3317, p. 392.
- FEENEY A.M. (1967) — An improved method for extracting leatherjackets from soil and a evaluation of the Maerck's method. *Scient. Proc. R. Dubl. Soc.*, 2, 75-79.
- FEYTAUD M. (de) (1968) — Les Termites de Paris. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 10, 832-845.
- FINCK A. (von) (1952) — Ökologie und bodenkundliche Studien über die Leistungen der Regenwürmer für die Bodenfruchtbarkeit. *Zeitschr. Pflanzenernähr. Düng.*, 58, 103, 120-145.
- FISHER R.A. et YATES F. (1943) — *Statistical tables for biological agricultural and medical research*. 2^è éd. (Lond., Edinbourg).
- FISHLER D.W. et WINCHESTER J.A. (1965) — The effects of flooding on root-knot nematodes in organic soil. *Proc. Soil Crop Sci. Soc. Fla.*, 24, 150-154.
- FLAIG W. et HAIDER K. (1968) — Über die beteiligung von phenolem am aufbau von huminsäuren. *Trans. 9th. Int. Congr. Soil Sci.* (Adelaïde, Australie), III, 175-182.
- FLEMING W.E. et HAWLEY I.M. (1950) — A large-scale test with DDT to control the Japanese beetle. *J. Econ. Ent.*, 43, 5, 586-590.
- FORTUNER R. (1976) — Étude écologique des nématodes des rizières du Sénégal. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, XI, 3, 179-191.
- FOURMAN (1938) — Untersuchungen über die Bedeutung der Bodenfauna bei der biologischen Umwandlung des Bestandesabfalls forstlicher Standorte. *Mitt. aus Forstwirtschaft u. Forstwiss.*, 144-169.
- FOURNIER F. (1960) — *Climat et érosion*. Presses Univ. Fr. (Paris), 211 p.
- FOX I. (1957) — The insect family Japygidae (order Thysanura) in Puerto Rico. *J. Agric. Univ. Puerto Rico*, 41, 35-37.
- FOX C.J.S. (1967) — Effects of several chlorinated hydrocarbon insecticides on the springtails and mites of grassland soil. *J. Econ. Ent.*, 60, 77-79.
- FRANZ H. (1950) — *Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege*. Akademieverlag (Berlin).
- FRANZ H. (1953) — Dauer und Wandel der Lebensgemeinschaften. *Schr. Ver. Verbr. naturw. Kenntn* (Wien, Berl.), 93, Vereinsjahr., 27-45.
- FRANZ H. (1957) — Scydmaeniden aus dem Tschadgebiet (Französisch Äquatorial Afrika). *Koleopterologische Rundschau*, 35, 1-6.
- FRANZ H. (1960) — *Feldbodenkunde*. Verlag Georg Fromme & Co éd. (Vienne, Munich), 583 p.
- FRANZ H. (1968) — L'influence du climat sur la composition des zoocénoses terricoles et sa répercussion sur la formation de l'humus. In «*Semaine d'étude sur le thème de la matière organique et la fertilité du sol*». Pontificiae Acad. Sci. Scripta varia, 32, 615-630.

- FRIPIAT J.I., GASTUCHE M.C. et COUVREUR J. (1954) — Les argiles des sols de la vallée de la Ruzizi. *C.R. 5è Congr. Int. Sci. Sol* (Léopoldville), vol. IV, 262-273.
- FRIPIAT J.J., GASTUCHE M.C., VIELVOYE L. et SYS C. (1957) — Les argiles des sols de la région d'Élisabethville. *Pedologie* (Gand), 7, 12-18.
- GASDORF E.C. et GOODNIGHT C.J. (1963) — Studies on the ecology of soil arachnids. *Ecology*, 44, 261-268.
- GASPAR Ch. (1966a) — Étude myrmécologique des tourbières dans les hautes Fagnes en Belgique (Hyménoptères, Formicidae). *Rev. Écol. Biol. Sol*, III, 2, 301-312.
- GASPAR Ch. (1966b) — Les Fourmis et l'Agriculture (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Gembloux*, 72è année, 2è trim., 2, 235-243.
- GASPAR Ch. (1972) — Action des fourmis du genre *Lasius* dans l'écosystème prairie. *Ekologia Polska*, XX, 15, 145-152.
- GASPAR Ch. (1973) — Influence de la Pédofaune sur la fertilité du sol. *Bull. Rech. Agron. Gembloux*, hors sér. (C.R. Sem. Et. Sol et Fertilisation, 3-7 sept. 1973), 311-328.
- GATES G.E. (1961) — Ecology of some earthworms with special reference to seasonal activity. *Am. Midl. Nat.*, 66, 61-86.
- GAVRILOV K.A. et PEREL T.S. (1958) — Vers et autres invertébrés des sols de la région Vologda (en russe). *Pochvovedenie*, 8, 133-140.
- GAY F.J. et GREAVES T. (1940) — The population of a mound colony of *Coptotermes lacteus* (Frogg.). *J. Coun. Sci. Ind. Res. Austr.*, 13, 145-149.
- GELTZER J.G. (1963) — On the behaviour of soil amoebae in the rhizospheres of plants. *Pedobiologia*, 2, 4, 249-251.
- GERARD B.M. (1967) — Factors affecting earthworms in pastures. *J. Anim. Ecol.*, 36, 235-252.
- GHABBOUR S.I. (1966) — Earthworms in Agriculture : a modern evaluation. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, III, 2, 259-271.
- GHILAROV M.S. (1963) — Recherches pédozoologiques en URSS. *Ann. Epiphyt.*, 14, 74-80.
- GHILAROV M.S. (1964) — Methods of dry fixation of soil inhabiting insect larvae. *Pedobiologia*, 4, 4, 220-221.
- GHILAROV M.S. (1971) — Invertebrates which destroy the forest litter and ways to increase their activity. In «*Productivité des écosystèmes forestiers*» (Actes Coll. Bruxelles, 27-31 oct. 1969), UNESCO (Paris), 433-440.
- GHILAROV M.S. et MAMAJEV B.M. (1966) — Über die Ansiedlung von Regenwürmern in den artesisch bewässerten Oasen der Wüste Kysyl-Kum. *Pedobiologia*, 6, 3/4, 197-218.
- GHILAROV M.S. et MAMAEV B.M. (1967) — Das Einsetzen von Regenwürmern (Oligochaeta, Lumbricidae) in die Böden artesisch bewässerter Oasen als Massnahme zur Steigerung der biologischen Aktivität. In «*Progress in Soil Biology*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 275-281.
- GILLMAN L.R., JEFFERIES M.K. et RICHARDS G.N. (1972) — Non-soil constituents of Termite (*Coptotermes acinaciformis*) mounds. *Austr. J. Biol. Sci.*, 25, 5, 1005-1013.

- GILLON D. (1970) — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : Les effets du feu sur les arthropodes de la savane. *La Terre et la Vie*, 1, 80-93.
- GILLON Y. et GILLON D. (1973) — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Données quantitatives sur les Arthropodes. *La Terre et la Vie*, 27, 297-323.
- GILLON D., GILLON Y. et PERNES J. (1970) — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : Comparaison entre relevés de 25 m² et 100 m² pour l'étude de la faune de la strate herbacée. *La Terre et la Vie*, 1, 40-53.
- GILLON D. et PERNES J. (1968) — Étude de l'effet du feu de brousse sur certains groupes d'Arthropodes dans une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E : Écologie, T. I, fasc. 2, 113-197.
- GILMORE S.K. (1970) — Collembola ; Predation on Nematodes. *Search*, 1, 3, 1-12.
- GILMORE S.K. et RAFFENSPERGER E.M. (1970) — Foods ingested by *Tomocerus* spp. (Collembola, Entomobryidae) in relation to habitat. *Pedobiologia*, 10, 2, 135-140.
- GILYAROV M.S. (1957) — Diplopodes et leur rôle dans la formation du sol (en russe). *Pochvovedenie*, 6, 74-80.
- GILYAROV M.S. et FOLKMANOVA B. (1957) — Chilopodes de la zone steppique du sud-est de l'Europe SSR en tant qu'indicateurs de sol dans les plantations forestières (en russe). *Izv. Akad. Nauk*, sér. Biol., 2, 211-219.
- GISIN H. (1955) — Recherches sur la relation entre la faune endogée de Collemboles et les qualités agrologiques de sols viticoles. *Rev. Suisse Zool.*, 62, 601-648.
- GISIN H. (1956a) — L'action d'un amendement au krillium sur les Collemboles du sol. *6è Congr. Int. Sci. Sol* (Paris), Vol. C, III-1, 7-9.
- GISIN H. (1956b) — L'évolution du peuplement des Collemboles (Insectes aptérygotes) dans deux tas de feuilles compostés dans des conditions différentes. *6è Congr. Int. Sci. Sol* (Paris), Vol. C, III-2, 11-14.
- GISIN H. (1960) — *Collembolenfauna Europas*. Mus. Nat. Hist. Nat. (Genève), 312 p.
- GISIN H. (1970) — Liquides pour la fixation, l'étude, le montage et la conservation des Collemboles. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VII, 1, 45-49.
- GOFFART H. (1949) — Die Wirkung neuer insektizider Mittel auf Regenwürmer. *Anz. f. Schädlingskunde*, 22, 72-74.
- GOFFINET G. (1975) — Écologie édaphique des milieux naturels du Haut-Shaba (Zaire). 1 - Caractéristiques écotopiques et synécologie comparée des zoocénoses intercaliques. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 4, 691-722.
- GOFFINET G. (1976) — Écologie édaphique des écosystèmes naturels du Haut-Shaba (Zaire). III - Les peuplements en termites épigés au niveau des latosols. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 13, 3, 459-475.
- GOFFINET G. et FRESON R. (1972) — Recherches synécologiques sur la pédofaune de l'écosystème forêt claire (Miombo). *Bull. Soc. Écologie*, III, 2, 138-150.
- GOLDBERG J. (1971) — Mise en évidence du transport d'eau par le Terme de Saintonge. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), sér. D, T. 272, 22, 2820-2822.

- GOLDBERG J. (1974) — La construction chez le termite de Saintonge. L'adaptation des galeries-tunnels à la topographie et le tracé minimal. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 278, 24, 3127-3130.
- GOODLAND R.J.A. (1965) — Termitaria in a savanna ecosystem (Effects on soil chemistry). *Canadian J. Zool.*, 43, 4, 641-650.
- GORNI M. (1976) — Einige pedo-ökologische Probleme der Wirkung von industriellen Immissionen auf Waldstandorte. *Pedobiologia*, 16, 1, 27-35.
- GOTO H.E. (1963) — On the use of chlorazol black as an aid to the identification of Collembola. *Pedobiologia*, 3, 4, 256-258.
- GRAFF O. (1953) — *Die Regenwürmer Deutschlands*. Schriftenreihe der Forschungsanstalt f. Landwirtschaft, Braunschweig-Völkenrode, 7, 81 p.
- GRAFF O. (1955) — Kleintiere bei der Strohrotte im Ackerboden. *Landb.-Forsch.*, 5, 81-83.
- GRAFF O. (1969) — Regenwurmtätigkeit im Ackerboden unter verschiedenem Bedeckungsmaterial, gemessen an der Losungsablage. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 120-127.
- GRAFF O. (1971a) — Stickstoff, Phosphor und Kalium in der regenwurmlösung auf der wiesenversuchsfläche des söllingprojektes. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae* (Dijon, 14/19-IX-1970)», INRA, 504-511.
- GRAFF O. (1971b) — La nutrition des plantes est-elle affectée par les galeries de vers ? (en allemand). *Landbauforschung Völkenrode*, 21, 2, 103-108.
- GRANDISON G.S. (1973) — Soil moisture and nematods parasitism of plants. In «*Proceeding of soil and plant water symposium*», Palmerston North, New-Zealand, 10-12 avr. 1973 ; Information sér. New-Zealand Dep. Sci. Ind. Res., n°96, 115-119.
- GRANT W.C. (1955a) — Studies on moisture relationships in earthworms. *Ecology*, 36, 3, 400-407.
- GRANT W.C. (1955b) — Temperature relationships in the megascolecid earthworm. *Pheretima hupeiensis*. *Ecology*, 36, 3, 412-417.
- GRAS F. (1970) — Surfaces d'aplanissement et remaniement des sols sur la bordure orientale du Mayombe (Congo-Brazzaville). *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, VIII, 3, 273-294.
- GRASSÉ P.P. (1949) — Ordre des Isoptères ou Termites. *Traité de Zool.*, Masson éd. (Paris), T. IX, 408-544.
- GRASSÉ P.P. (1959) — Un nouveau type de symbiose : la meule alimentaire des Termites champignonnistes. *La Nature (Fr.)*, n° 3293, 385-389.
- GRASSÉ P.P. et NOIROT Ch. (1948) — La «climatisation» de la termitière par ses habitants et le transport de l'eau. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 227, 869-871.
- GRASSÉ P.P. et NOIROT Ch. (1957) — La genèse et l'évolution des termitières géantes en Afrique équatoriale française. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 244, 974-978.
- GRASSÉ P.P. et NOIROT Ch. (1959) — Rapports des termites avec les sols tropicaux. *Rev. Géomorph. dynamique*, 1-2/3-4, 35-40.
- GRAY E.A. (1951) — The ecology of ciliate fauna of Hobson's brook, a Cambridgeshire chalk stream. *J. Gen. Microbiol.*, 6, p. 108.

- GRAY E.A. (1954) — *Microbiology*. Crosby Lockwood and Son (Londres).
- GREENSLADE P.J.M. (1974) — Some relations of the meat ant, *Iridomyrmex purpureus* (Hymenoptera : Formicidae) with soil in south Australia. *Soil Biol. Biochem.*, 6, 1, 7-14.
- GRIFFITH G. (1938) — A note on termite hills. *E. Afr. Agr. J.*, 4, 70-71.
- GRIFFITH G. (1953) — Vesicular laterite. *Nature* (Lond.), 171, 4351, p. 530.
- GRIGG G.C. (1973) — Quelques conséquences de la forme et de l'orientation des termitières «magnétiques», *Austr. J. Zool.*, 21, 2, 231-237.
- GRIGG G.C. et UNDERWOOD A.J. (1977) — An analysis of the orientation of «magnetic» termite mounds. *Austr. J. Zool.*, 25, 1, 87-94.
- GRIGOREVA T.G. (1952) — L'action de l'hexachlorane introduit dans le sol sur la faune du sol (en russe). *Dokl. vsesoyuz. Akad. sel. - Khoz. Nauk. Lenina*, 17, 16-20 (Rev. appl. Ent. H, 41, 336).
- GRINFELD E.K. (1941) — The effects of soils. *Zool. Zhim* (URSS), 20, 100.
- GRUVEL J. et GRABER M. (1970) — Observations écologiques sur quelques espèces d'Acariens Oribates du Tchad. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VII, 1, 71-86.
- GUCKERT A., CHONE Th. et JACQUIN F. (1975) — Microflore et stabilité structurale des sols. *Rev. Écol. Biol. Sol*, XII, 1, 211-223.
- GUCKERT A., VALLA M. et JACQUIN F. (1975) — Adsorption of humic acids and soil polysaccharides on montmorillonite. *Soviet Soil Sci.*, 1, 89-95.
- GUILD W.J.McL. (1948) — The effect of soil type on the structure of earthworm populations. *Ann. appl. Biol.*, 35, 2, 181-192.
- GUILD W.J.McL. (1955) — Earthworms and soil structure. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 83-98.
- GUNTERTHART E. (1947) — Die Bekämpfung der Englinge mit Hexachlor-cyclohexampräparation. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, 20, 409-450.
- HAANTJENS H.A. (1965) — Morphology and origin of patterned ground in a humid tropical lowland area, New Guinea. *Austr. J. Soil Res.*, 3, 2, 111-129.
- HAARLOV N. (1955) — Vertical distribution of mites and collembola in relation to soil structure. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 167-179.
- HACKNEY R.W. et DICKERSON O.J. (1975) — Marigold, castor bean and chrysanthemum as controls of *Meloidogyne incognita* and *Pratylenchus allenii*. *J. Nematology*, 7, 1, 84-90.
- HAJRA B. (1959) — Species sensitivity of soil amoebae to trinitrophenol. *Naturwissenschaften* (Calcutta), 46, p. 582.
- HALE W.G. (1964) — A flotation method for extracting Collembola from organic soils. *J. anim. Ecol.*, 33, 363-369.
- HALE W.G. (1965a) — Observations on the breeding biology of Collembola. *Pedobiologia*, 5, n° 1/2, 146-152 (I), et n° 3, 161-177 (II).
- HALE W.G. (1965b) — Post-embryonic development in some species of Collembola. *Pedobiologia*, 5, 3, 228-243.

- HALE W.G. (1969) — Preliminary stereoscan studies of the genus *Onychiurus* Gervais (Collembola Onychiuridae). In «*The soil ecosystem*», The systematics association, Publ. n° 8, Londres, 168-188.
- HALLAS T.E. (1975) — Notes on the encystation in *Microcorycia radiata* (Testacea lobosa, Protozoa). *Pedobiologia*, 15, 2, 149-150.
- HALLAS T.E. et YEATES G.W. (1972) — Tardigrada of the soils and litter of a Danish beech forest. *Pedobiologia*, 12, 4, 287-304.
- HAMBLYN C.J. et DINGWALL A.R. (1945) — Earthworms. *New-Zealand J. Agric.*, 71, 55-58.
- HANSEN R.P. et CZOCHANSKA Z. (1975) — The fatty acid composition of the lipids of Earthworms. *J. Sci. Food. Agric.*, 26, 7, 961-971.
- HARDING D.J.L. et STUTTARD R.A. (1974) — Microarthropods. In «*Biology of plant litter decomposition*», vol. 2, Dickinson C.H. et Pugh G.J.F. éd., Academic Press (Lond., New-York), 489-532.
- HARRIS W.V. (1954) — Termites and tropical agriculture. *Trop. Agric.* (Lond.), 31, 1, 11-18.
- HARRIS W.V. (1955) — Termites and the soil. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 62-72.
- HARRIS W.V. (1961 et 1971, sec. éd.) — *Termites. Their recognition and control*. Longman éd. (Lond.), 187 p.
- HARTWIG E.K. (1966) — The nest and control of *Odontotermes latericius* (Haviland) (Termitidae : Isoptera). *S. Afr. J. Agric. Sci.*, 9, 407-418.
- HASBROUCK E. (1959) — Gold chloride and picric-acid-iodine as *in toto* stains for free-living and plant parasitic nematodes. *Phytopathology*, 49, 523-524.
- HASSAN MOAVAD, GUZEV V.S., BAB'YEVA I.P. et ZVYAGINTSEV D.G. (1974) — Adsorption of extracellular polysaccharide of the yeast *Lipomyces lipofer* on kaolinite. *Soviet Soil Sci*, 6, 6, 676-681.
- HAUSER P. (1977) — *L'action des Termites en milieu de savane sèche*. Mémoire de Maîtrise de Géographie, Univ. Paris VII (Jussieu), 205 p.
- HAVERTY M.I. (1976) — Termites. *Pest Control*, 44, 5, 12-17/46-69.
- HEAL O.W. (1970) — Methods of study of soil protozoa. In «*Méthodes d'étude de l'Écologie du sol*» (Actes Coll. UNESCO/PBI-Paris), 119-126.
- HEAL O.W. et FELTON M.J. (1970) — Soil amoebae : their food and their reactions to microflora exudates. In «*Animal Populations in relation to their food resources*», British Ecological Soc. Symp., A. Watson éd., n° 10, 145-162.
- HEALEY I.N. (1970) — The study of production and energy flow in populations of soft-bodied microarthropods. In «*Méthodes d'étude de l'Écologie du sol*» (Actes Coll. UNESCO/PBI-Paris), 175-182.
- HEATH G.W. (1965a) — Biology of forest soils : earthworms. *Rep. Forest Res. For. Comm.* (Lond.), 96-100.
- HEATH G.W. (1965b) — The part played by animals in soil formation. In «*Experimental Pedology*» (Proc. 11th Easter School agric. Sci., Univ. Nottingham). Butt. Sci. Publ. (Lond.), 236-243.
- HENIN S. (1954) — Nouveaux travaux concernant la synthèse des minéraux argileux. *C.R. 5è Congr. Int. Sci. Sol* (Léopoldville), vol. II, 505-508.

- HERBKE G. (1962) — Untersuchungen über das Vorkommen von Tausendfüßlern in landwirtschaftlich genutzten Böden des Dauerdüngungsversuches auf Dikopshof. *Z. Angew. Ent.*, numéro spécial, 18, 13-43.
- HERVEY R.J. et GREAVES J.E. (1941) — Nitrogen fixation by *Azotobacter chroococcum* in the presence of soil Protozoa. *Soil Sci.*, 51, 85-100.
- HERZOG D.C., REAGAN T.E., SHEPPARD D.C. et autres (1976) — *Solenopsis invicta* Buren : influence on Louisiana pasture soil chemistry. *Environmental Entomology*, 5, 4, 160-162.
- HESSE P.R. (1955) — A chemical and physical study of the soils of termite mounds in East Africa. *J. Ecology*, 43, n° 2.
- HEUNGENS A. (1969) — The physical decomposition of pine litter by earthworms. *Plant and Soil*, XXXI, 1, 22-30.
- HEWITT W.B., RASKI D.J. et GOHEEN A.C. (1958) — Nematode vector of soil-borne fanleaf virus of grapevines. *Phytopathology*, 48, 11, 586-595.
- HILL T.H. (1916) — The relation of Protozoa to certain groups of soil bacteria. *J. Bact.*, 1, 4, 423-433.
- HINTON H.E. (1960) — A fly larva that tolerates dehydration and temperatures of -270° to +102°C. *Nature* (Lond.), 188, 4747, 336-337.
- HITCHCOCK B.E. (1953) — Investigations into the microfauna of sugar cane soils and their susceptibility to BHC. *Proc. Queensland Soc. Sugar Cane Technol.*, 20, 135-139.
- HOEKSEMA K.J. et EDELMAN C.H. (1960) — The role of biological homogenisation in the formation and transformation of gray-brown podzolic soils. *Trans 7th Int. Congr. Soil Sci.* (Madison, USA), Comm. V, vol. IV, 56, 402-405.
- HOEKSEMA K.J., JONGERIUS A. et VAN DER MEER K. (1957) — Over de invloed van regenwormen op de bodemstructuur in gemulchte boomgaarden. *Overdruck uit Boor en Spade*, VII.
- HOFF J.K. et MAI W.F. (1964) — Comparison of heat and quick freezing for relaxing nematodes prior to permanent mounting. *Phytopathology*, 54, 869.
- HOFFMAN C.H. et MERKEL E.P. (1948) — *J. Econ. Ent.*, 41, 464-473.
- HOFFMAN C.H., TOWNES H.K., SWIFT H.H. et SAILER R.I. (1949) — Field studies on the effects of aeroplane applications of DDT on forest invertebrates. *Ecological Monographs*, 19, 1-46.
- HOFFMAN R.L. et PAYNE J.A. (1969) — Diplopods as carnivores. *Ecology*, 50, 6, 1096-1098.
- HOLDAWAY F.G., GAY F.J. et GREAVES T. (1935) — Termite population of a mound colony of *Eutermes exitiosus* Hill. *J. Coun. Sci. Ind. Res.* (Melbourne, Australia), 8, 160-165.
- HOLDAWAY F.G. et GRAY F.J. (1948) — Temperature studies of the habitat of *Eutermes exitiosus* with special reference to the temperatures within the mound. *Austr. J. Sci. Res.*, B1, 464-493.
- HÖLLER G. (1959) — Die Wirkung der Klärschlammrotte auf die Bodenmilben. *Z. Angew. Ent.*, 44, 405-424.
- HÖLLER G. (1962) — Die Bodenmilben des rheinischen Lösslehms in ihrer Abhängigkeit von Düngung und anderen Standortfaktoren. *Z. Angew. Ent.*, numéro spécial, 18, 44-79.

- HÖLLER-LAND G. (1958) — Der Einfluss des Grasmulches auf Kleinarthropoden des Bodens. *Z. Acker- u. PflBau.*, 105, 108-117.
- HÖLLER-LAND G. (1959) — Über die Besiedlung des Bodens mit Collembolen bei Düngung mit verschieden behandeltem Klärschlamm. *Z. Angew. Ent.*, 44, 425-444.
- HÖLLER-LAND G. (1962) — Die Abhängigkeit der bodenbewohnenden Collembolen von Düngung und anderen Standortfaktoren unter Dikopshofer Verhältnissen. *Z. Angew. Ent.*, numéro spécial, 18, 80-120.
- HOLMES G.A. (1952) — Molybdenum responses at Invermay. *Proc. New-Zealand Grassland Ass.*, 198-201.
- HOOPER D.J. (1970a) — Culturing nematodes. In «*Laboratory Methods for work with plant and soil nematodes*», Ministry of Agr., Fish. and Food (Lond.). Techn. Bull., n° 2, 5è éd., 96-114.
- HOOPER D.J. (1970b) — Handling, fixing, staining and mounting nematodes. In «*Laboratory methods for work with plant and soil nematodes*», Ministry of Agr., Fish. and Food (Lond.), Techn. Bull., n° 2, 5è éd., 39-54.
- HOPP H. (1947) — The Ecology of Earthworms in cropland. *Proc. Soil Sci. Amer.*, 12, 503-507.
- HOPP H. et SLATER C.S. (1948) — Influence of Earthworms on soil productivity. *Soil Sci.*, 66, 6, 421-428.
- HOPP H. et SLATER C.S. (1949) — The effect of Earthworms on the productivity of agricultural soil. *J. Agr. Res.*, 78, 10, 325-341.
- HORVATH J. (1950) — Contributions to studies on soil protozoa of the Ciliata group, with special regard to their adaptation to soil conditions. *Magyar Biol. Kutatéintézet Evk.*, 19, 151-162.
- HOWSE P.E. (1966) — Air movement and Termite behaviour. *Nature* (Lond.), 210, 5039, 967-968.
- HUBERT B., LEPRUN J.-C. et POULET A. (1977) — Importance écologique des facteurs édaphiques dans la répartition spatiale de quelques rongeurs au Sénégal. *Mammalia*, 41, 1, 35-59.
- HUGIE V.K. et PASSEY H.B. (1963) — Cicadas and their effect upon soil genesis in certain soils in Southern Idaho, Northern Utah and Northeastern Nevada. *Soil Sci. Proc.*, 27, 1, 78-82.
- HUNGATE R.E. (1946) — Studies on cellulose fermentation. II - An anaerobic cellulose decomposing actinomycete *Micromonospora propionici* n. sp. *J. Bact.*, 51, 51-56.
- HUNTER P.J. et RUNHAM N.W. (1971) — Limaces : un problème mondial. *Tropical Sci.*, XIII, 3, 191-198.
- HURST H.M. et BURGESS N.A. (1967) — Lignin and humic acids. In «*Soil Biochemistry*», Mc Laren et Peterson éd. Marcel Dekker Inc. (New-York), 260-286.
- HUTCHINSON S.A. et KAMEL M. (1956) — The effect of earthworms on the dispersal of soil fungi. *J. of Soil Sci.*, 7, 213-218.
- IRELAND M.P. (1975) — The effect of earthworm *Dendrobaena rubida* on the solubility of lead, zinc and calcium in heavy metal contaminated soil in Wales. *J. of Soil Sci.*, 26, 3, 313-318.
- IRELAND M.P. et WOOTON R.J. (1976) — Variations in the lead, zinc and calcium content of *Dendrobaena rubida* (Oligochaeta) in a base metal mining area. *Environmental Pollution*, 10, 3, 201-208.
- JAKUBCZYK H., CZERWINSKI Z. et PETAL J. (1972) — Ants as agents of the soil habitat changes. *Ekologia Polska*, XX, 16, 153-161.

- JEANNEL R. (1945) — *Introduction à l'Entomologie* (3 fasc.). Boubée éd. (Paris).
- JEANSON C. (1960a) — Étude expérimentale de l'action de *Lumbricus herculeus* (Savigny) (Oligochète Lumbricide) sur la stabilité structurale des terres. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T 250, 18, 3041-3043.
- JEANSON C. (1960b) — Évolution de la matière organique du sol sous l'action de *Lumbricus herculeus* Savigny (Oligochète Lumbricide). *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 250, 21, 3500-3502.
- 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. Sci. (Paris)*, T. 253, 22, 2571-2573.
- JEANSON C. (1964) — Micromorphologie et Pédozoologie expérimentale : Contribution à l'étude sur plaques minces de grandes dimensions d'un sol artificiel structuré par les Lombricides. In «*Soil Micromorphology*», Elsevier éd. (Amsterdam, Lond., New-York), 47-55.
- JEANSON C. (1971) — Étude expérimentale de l'action des vers de terre sur les sols artificiels. In «*La vie dans les sols*», Gauthier Villars éd. (Paris), 211-277.
- JEANSON C. (1972) — Étude microscopique de dépôts de fer, de manganèse et de calcium dans un sol expérimental ; leur association avec des microorganismes. *Rev. Écol. Biol. Sol*, IX, 3, 479-489.
- JEFFERSON P. (1958) — Studies on the earthworms of turf. C—Earthworms and casting. *J. Sports Turf Res. Inst.*, 9, 437-452.
- JEGEN G. (1920) — Zur Biologie und Anatomie einiger Enchytraeiden. *Vjschr. Naturforsch. Ges. Zürich*, 65, 100-208.
- JELICA PANIC (von) (1963) — Das Verhalten von Ameisen gegenüber bodenbewohnenden Kleinarthropoden. *Pedobiologia*, 2, 3, 223-234.
- JEUNIAUX Ch. et MOREAU-COLLINET Chr. (1975) — Étude expérimentale de l'influence de la composition de la litière sur les édaphocénoses d'acariens de deux types de chênaies. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 1, 91-99.
- JOACHIM A.W.R. et KANDIAH S. (1940) — A comparison of soils from Termite mounds and adjacent land. *Trop. Agriculturist*, 95, 333-338.
- JONES F.G.W. (1975) — The soil as an environment for plant parasitic nematodes. *Ann. Appl. Biol.*, 79, 2, 113-139.
- JONES F.G.W., LARBEY D.W. et PARROTT D.M. (1969) — The influence of soil structure and moisture on nematodes, especially *Xiphinema*, *Longidorus*, *Trichodorus* et *Heterodera* ssp. *Soil Biol. Biochem.*, 1, 153-165.
- JONGERIUS A. et REIJMERINK A. (1963) — Le degré de perforation ainsi appelé et sa signification dans les études de profils pédologiques (en allemand). *Boor en Spade*, 13, 178-192.
- JOSENS G. (1971) — Le renouvellement des meules à champignons construites par quatre Macrotermitinae (Isoptères) des savanes de Lamto-Pacobo (Côte d'Ivoire). *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 272, 26, 3329-3332.
- JOSENS G. (1974) — Les Termites de la savane de Lamto. In «*Analyse d'un écosystème tropical humide : La savane de Lamto (Côte d'Ivoire). V - Les organismes endogés*». Bull. liaison Chercheurs de Lamto, numéro spécial, fasc. V, 91-131.

- JOSENS G. et CORVEAULE D. (1973) — Le peuplement en termites des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Aperçu de quelques données quantitatives. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E, Écologie, VI, 2, 99-104.
- JOSHI N.V. et KELKAR B.V. (1952) — The role of earthworms in soil fertility. *Indian J. agric. Sci.*, XXII, 2, 189-196.
- JUBERTHIE-JUPEAU L. (1973) — Action de la température sur la ponte chez *Glomeris marginata* (Villers), Myriapode, Diplopode. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 10, 4, 575-588.
- JUBERTHIE C. et MASSOUD Z. (1977) — Étude ultrastructurale des poils sécréteurs de cire chez *Dicyrtoma atra* L. (Collembola, Dicyrtomidae). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 14, 1, 125-137.
- KAJAK A., BREYMEYER A., PETAL J. et OLECHOWICZ E. (1972) — The influence of ants on the meadow invertebrates. *Ekologia Polska*, XX, 17, 163-171.
- KALSHOVEN L.G.E. (1941) — A soil reconnaissance journey through parts of Tanganyika territory. December 1935 to February 1936. *Tectona*, 34, 568-582.
- KARG W. (1963) — Die edaphischen Acarina in ihren Beziehungen zur Mikroflora und ihre Eignung als Anzeiger für Prozesse der Bodenbildung. In «*Soil Organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 305-315.
- KARG W. (1964) — Untersuchungen über die Wirkung von Dinitroorthokresol (DNOC) auf die Mikroarthropoden des Bodens unter Berücksichtigung der Beziehungen zwischen Mikroflora und Mesofauna. *Pedobiologia*, 4, 3, 138-157.
- KARG W. (1967) — Synökologische Untersuchungen von Bodenmilben aus forstwirtschaftlich und landwirtschaftlich genutzten Böden. *Pedobiologia*, 7, 2/3, 198-214.
- KARPACHEVSKY L.O., PEREL T.S. et BARTSEVICH V.V. (1968) — The role of Bibionidae larvae in decomposition of forest litter. *Pedobiologia*, 8, 2, 146-149.
- KATZNELSON H. et HENDERSON V.E. (1962) — Studies on the relationships between nematodes and other soil microorganisms. I - The influence of actinomycetes and fungi on *Rhabditis (Cephaloboides) oxyerca*, de Man. *Canad. J. Microbiol.*, 8, 875-882.
- KATZNELSON H. et HENDERSON V.E. (1964) — Studies on the relationships between nematodes and other soil microorganisms. II - Interaction of *Aphelenchoides parietinus* (Bastian, 1865) Steiner 1932 with actinomyces, bacteria and fungi. *Canad. J. Microbiol.*, 10, 37-41.
- KATZNELSON H., GILLESPIE D.C. et COOK F.D. (1964) — Studies on the relationships between nematodes and other soil microorganisms. III - Lytic action of soil myxobacters on certain species of nematodes. *Canad. J. Microbiol.*, 10, 5, 699-704.
- KATZNELSON H. et HENDERSON V.E. (1963) — Ammonium as an «attractant» for a soil nematode. *Nature* (Lond.), 198, 907-908.
- KCHODACHOVA K.S. (1971) — Influence des rongeurs souterrains en masse sur la productivité biologique des steppes-prairies. In «*Organismes du sol et production primaire, IV Colloquium pedobiologiae (Dijon 14/19-IX-1970)*», INRA, 49-55.
- KEMPSON D., LLOYD M. et GHELARDI R. (1963) — A new extractor for woodland litter. *Pedobiologia*, 3, 1, 1-21.
- KENNETH C. (1964) — Bionomics of Collembola. *Ann. Rev. Ent.*, 9, 147-178.

- KERMARREC A. et BERGE J.B. (1972) — Méthodes d'estimation des populations de nématodes des sols et des racines. *Bull. Soc. Écologie*, III, 2, 151-169.
- KERMARREC A. et SCOTTO LA MASSESE C. (1972) — Données nouvelles sur la composition et la dynamique de la Nématofaune des sols des Antilles françaises. *Ann. Zool. Ecol. animale*, 4, 4, 513-527.
- KEVAN D.K.McE (1962) — *Soil Animals*. H.F. & G. Witherby éd. (Lond.), 237 p.
- KHAN A.M., ALAM M.M. et AHMAD R. (1974) — Mechanism of the control of plant parasitic nematodes as a result of the application of oil-cakes to the soil. *Indian J. Nematology*, 4, 1, 93-96.
- KHODASHOVA K.S. et DINESMAN L.G. (1961) — Rôle des petites marmottes dans la formation du sol complexe couvrant la Transvolga semi-aride et argileuse (en russe). *Pochvovedenie*, 1, 68-76.
- KING H.G.C. et HEATH G.W. (1967) — The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationship between the disappearance and composition of leaves. *Pedobiologia*, 7, 2/3, 192-197.
- KIPENVARLIC A.F. (1963) — Problème de l'influence de la chaux et des engrais sur la faune des sols (en russe). *Pedobiologia*, 3, 4, 274-285.
- KIRKPATRICK J.D., MAI W.F., FISHER E.G. et autres (1959) — Relation of nematode populations to nutrition of sour cherries. *Abstr. in Phytopathology*, 49, 9, p. 543.
- KISS I. (1957) — Activité de l'invertase dans les déjections des vers et les sols de fourmilières (en roumain). *Agrokém, Talajt* (Bolyai Univ. Cluj, Roumanie), 6, 65-68.
- KLEE G.E. (1971) — Degradation of DDT in forest humus by soil and litter microarthropods. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon 14/19-IX-1970)*», INRA, 219-224.
- KLEE G.E., BUTCHER J.W. et ZABIK M. (1973) — DDT movement and metabolism in forest litter microarthropods. *Pedobiologia*, 13, 3, 169-185.
- KOBAYASHI M. (1971) — Role of photosynthetic bacteria in paddy soils. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon, 14/19-IX-1970)*», INRA, 29-35.
- KOLLMANNSPERGER F. (1952) — Über die Bedeutung der Regenwürmer für die Fruchtbarkeit des Bodens. *Decheniana*, 105/106, 165-187.
- KOLLMANNSPERGER F. (1955) — Über rhythmien bei Lumbriciden. *Decheniana*, 108, 81-92.
- KOLLMANNSPERGER F. (1956) — Lumbriciden in humiden und ariden gebieten und ihre bedeutung für die fruchtbarkeit des Bodens. *6è Congr. Int. Sci. Sol* (Paris), III, 49, 293-297.
- KONONOVA M.M. (1961, 1è éd. ; 1966, 2è éd.) — *Soil organic matter, its nature, its role in soil formation and in soil fertility*. Pergamon Press éd. (Oxford, Lond., Edinburg,...), 450 p. (1è éd.), 544 p. (2è éd.).
- KORGANOVA G.A. et GELTSER Ju.G. (1977) — Stained smears for the study of soil Testacida Protozoa, Rhizopoda. *Pedobiologia*, 17, 3, 222-225.
- KORSCHOLT E. (1914) — Über Transplantationsversuche, Ruhezustände und Lebensdauer der Lumbriciden. *Zool. Anz.*, 43, 537-555.
- KOSLOVA A.V. (1951) — Accumulation de nitrate dans les termitières du Turkemenian (en russe). *Pochvovedenie*, 626-631.

- KOZLOVSKAYA L.S. (1959) — Caractéristiques de la faune de sols de forêts marécageuses du centre de la Taïga (en russe). *Pochvovedenie*, 8, 35-39.
- KOZLOVSKAYA L.S. (1969) — Der Einfluss der Exkrementen von Regenwürmern auf die Aktivierung der mikrobiellen Prozesse in Torfböden. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 158-164.
- KOZLOVSKAYA L.S., FADEEVA T.N. et ZAGURAL'SKAYA L.M. (1964) — Effet des invertébrés sur la décomposition d'un sol à sphaignes dans un marais de tourbière haute (en russe). *Izv. Sib. Otd. Akad. Nauk. SSSR*, 12 ; *Sér. Biol. méd. Nauk*, 3, 50-56/R.Zh., 1965 (23.57.60).
- KOZLOVSKAYA L.S. et ZHDANNIKOVA E.N. (1961) — Activité simultanée des vers et de la microflore dans les sols de forêt (en russe). *Dokl. Akad. Nauk.*, 139, 470-473.
- KRANTZ G.W. (1970) — *A manual of Acarology*. O.S.U. Book Stores Inc. (Corvallis, Oregon, USA), 335 p.
- KRETZSCHMAR A. (1978) — Étude du transit intestinal des lombriciens anéciques. I - Méthode d'acquisition des données et traitement statistique. *Pedobiologia*, 18, 1, 64-75.
- KRIVOLUTSKY D.A. (1965) — Types morphologiques d'Acariens Oribates (en russe). *Zool. Zh.*, 44, 1176-1189.
- KRIVOLUTSKY D.A. (1969) — Some observations on the quantitative distribution of Oribatid mites in the zonal soil types of USSR. *Acarology* (Proc. 2è Int. Congr. Acarology), Akademiai Kiado (Budapest), 39-41.
- KRIVOLUTSKY D.A. (1975) — Oribatoid mite complexes as the soil type bioindicator. In «*Progress in Soil Zoology*» Proc. 5th. Int. Coll. Soil Zool. (Prague), Jan Vanek éd., Dr W. Junk (La Hague) et Academia (Prague), 217-221.
- KRIVOSHEINA N.P. (1962) — Larves européennes de Bibions (Diptères, Nématocères) avec tables définitives pour quelques espèces (en russe). *Pedobiologia*, 1, 3, 210-227.
- KUBIENA W.L. (1953) — *The soils of Europe*. Thomas Murby éd. (Lond.).
- KUBIENA W.L. (1955) — Animal activity in soils as a decisive factor in establishment of humus forms. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.) 73-82.
- KUHNELT W. (1950) — *Bodenbiologie mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt*. Herold éd. (Vienne), 368 p.
- KUHNELT W. (1955) — A brief introduction to the major groups of soil animals and their biology. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 29-43.
- KUHNELT W. (1961) — *Soil Biology*. Faber & Faber éd. (Lond.), 397 p.
- KUHNELT W. (1969) — *Écologie générale*. Masson éd. (Paris), 360 p.
- KUMAR KRISHNA (1969) — Taxonomy, Phylogeny and Distribution of Termites. In «*Biology of Termites*», K. Krishna et Weesner éd., Acad. Press éd. (New-York, Lond.), Vol. II, chap. 4, 127-152.
- KUNICKI-GOLDFINGER W., DROZANSKI W., BASZCZAK D. et autres (1957) — Bactéries servant de nourriture aux amibes du sol. *Acta Microbiol. polon.*, 6, 331-334.
- KURCHEVA G.F. (1960) — Le rôle des invertébrés dans la décomposition des feuilles de chêne tombées (en russe). *Pochvovedenie*, 4, 16-23.

- 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, 2/3, 228-238.
- KURCHEVA G.F. (1971) — Die Rolle der Bodenwirbellosen in der Zersetzung der Grasvegetation. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon, 14/19-IX-1970)*», INRA, 361-369.
- KURIR A. (1965) — *Fridericia galba* (Enchytraeidae) als Fichtenschädling in einem Forstgarten. *Pedobiologia*, 4, 4, 269-280.
- LACOSTE G. (1958) — Non, la pluie ne vient pas des nuages. *Sci. et Avenir*, 137, 348-352.
- LAEMMLEN F.F. et HALL D.H. (1973) — Interdependance of a mite *Siteroptes reniformis* and a fungus *Nigrospora oryzae* in the Nigrospora lint rot of cotton. *Phytopathologie*, 63, 308-315.
- LAFRANCE J. (1967) — The life history of *Agriotes mancus* (Sav.) (Coleoptera : Elateridae) in the organic soils in southwestern Quebec. *Phytoprotection*, 48, 53-57.
- LAFRANCE J. (1968) — The seasonal movements of wireworms (Coleoptera : Elateridae) in relation to soil moisture and temperature in the organic soils of south-western Quebec. *Canad. Ent.*, 100, 801-807.
- LAFRANCE J. (1970) — Méthodes de capture des taupins (Coléoptères, Elateridae) dans les sols organiques, au sud-ouest du Québec. *Ann. Soc. Ent. Québec*, 15, 2, 66-70.
- LAUDELOUT H., MEYER J. et PEETERS A. (1960) — Les relations quantitatives entre la teneur en matières organiques du sol et le climat. *Agricultura*, Inst. Agr. (Parc d'Arenberg, Heverlee, Belgique), 8, 103-140.
- LAVELLE P. (1971a) — *Étude démographique et dynamique des populations de Millsonia anomala (Acanthodrilidae, Oligochètes)*. Thèse (Paris, 19-4-1971), 88 p.
- LAVELLE P. (1971b) — Étude préliminaire de la nutrition d'un ver de terre africain *Millsonia anomala* (Acanthodrilidae, Oligochète). In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon, 14/19-IX-1970)*», INRA, 133-145.
- LAVELLE P. (1973) — Peuplement et production des vers de terre dans les savanes de Lamto. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E, Écologie, VI, 2, 79-98.
- LAVELLE P. (1974) — Les vers de terre de la savane de Lamto. In «*Analyse d'un écosystème tropical humide : La savane de Lamto (Côte d'Ivoire). V - Les organismes endogés*». Bull. liaison Chercheurs de Lamto, numéro spécial, fasc. V, 133-166.
- LAVELLE P. (1975) — Consommation annuelle de terre par une population naturelle de vers de terre (*Millsonia anomala* Omodeo, Acanthodrilidae-Oligochètes) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 1, 11-24.
- LAVELLE P., DOUHALEI N. et SOW B. (1974) — Influence de l'humidité du sol sur la consommation et la croissance de *Millsonia anomala* (Oligochètes-Acanthodrilidae) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E, Écologie, VII, 1, 305-314.
- LAVERACK M.S. (1961) — Responses to acid pH solutions. *Comp. Biochem. Physiol.*, 2, 22-34.
- LAVERACK M.S. (1963) — *The Physiology of Earthworms*. Int. Ser. Monogr. on pure and appl. Biol., Pergamon Press (Oxford, Lond., New-York, Paris), 206 p.

- LAYCOCK W.A. et RICHARDSON B.Z. (1975) — Long-term effects of pocket gopher control on vegetation and soils of a subalpine grassland. *Journal of Range Management*, 28, 6, 458-462.
- LE BERRE J.R. (1969) — Les méthodes de piégeage des invertébrés. In «*Problèmes d'Écologie*», Masson éd. (Paris), 55-96.
- LEE K.E. (1959) — *The Earthworm fauna of New-Zealand*. New-Zealand Dep. sci. ind. Res. Bull., 130, 486 p.
- LEE K.E. (1967) — Microrelief features in a humid tropical lowland area, New Guinea, and their relation to earthworm activity. *Austr. J. Soil Res.*, 5, 263-274.
- LEE K.E. (1974) — The significance of soil animals in organic matter decomposition and mineral cycling in tropical forest and savanna ecosystems. *Trans. 10th. Congr. Soil Sci* (Moscou), III, 43-51.
- LEE K.E. et WOOD T.G. (1968) — Preliminary studies of the role of *Nasutitermes exitiosus* (Hill) in the cycling of organic matter in a yellow podzolic soil under dry sclerophyll forest in south Australia. *C.R. 9^e Int. Congr. Soil Sci.* (Adelaide, Australie), II, 11-18.
- LEE K.E. et WOOD T.G. (1971a) — Physical and chemical effects on soils of some australian termites, and their pedological significance. *Pedobiologia*, 11, 5, 376-409.
- LEE K.E. et WOOD T.G. (1971b) — *Termites and Soils*. Acad. Press (Lond., New-York), 251 p.
- LEPAGE M. (1972) — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Données préliminaires sur l'Écologie des Termites. *La Terre et la Vie*, 26, 3, 383-409.
- LEPAGE M. (1974) — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Influence de la sécheresse sur le peuplement en termites. *La Terre et la Vie*, 1, 76-94.
- LEPAGE M., MOREL G. et RESPLENDINO Cl. (1974) — Découverte de galeries de termites atteignant la nappe phréatique profonde dans le nord du Sénégal. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), sér. D, T. 278, 14, 1855-1858.
- LEPRUN J.-C. (1976) — Une construction originale hypogée pour le stockage de l'eau par les Termites en régions sahélo-soudaniennes de Haute-Volta. *Pedobiologia*, 16, 6, 451-456.
- LEPRUN J.-C. et ROY-NOËL J. (1976) — Minéralogie des argiles et répartition des nids épigés de deux espèces du genre *Macrotermes* au Sénégal occidental (presqu'île du Cap-Vert). *Insectes Sociaux* (Masson éd., Paris), 23, 4, 535-547.
- LÉVÊQUE A. (1969) — Les principaux événements géomorphologiques et les sols sur le socle granitogneissique du Togo. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, VII, 2, 203-224.
- LÉVÊQUE A. (1975) — Pédogenèse sur le socle granitogneissique du Togo. Différenciation des sols et remaniements superficiels. *Thèse ORSTOM* (Paris), 301 p.
- LEVIEUX J. (1966) — Traits généraux du peuplement en fourmis terrioles d'une savane de Côte d'Ivoire. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), sér. D, T. 262, 14, 1583-1585.
- LEVIEUX J. (1969) — L'échantillonnage des peuplements de fourmis terrioles. In «*Problèmes d'Écologie*», Masson éd. (Paris), 289-300.
- LEVIEUX J. (1972a) — Le rôle des fourmis dans les réseaux trophiques d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, sér. E, Écologie*, V, 1, 145-240.

- LEVIEUX J. (1972b) — Quelques remarques au sujet des méthodes d'échantillonnage des peuplements de fourmis terricoles. *Ekologia Polska*, XX, 1, 1-7.
- LEVIEUX J. (1973) — Étude du peuplement en fourmis terricoles d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 10, 3, 379-428.
- LEVIEUX J. (1976) — Deux aspects de l'évolution des fourmis (Hymenoptera, Formicidae) sur le sol d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Bull. Écologie* (Soc. Écologie, Brunoy), 7, 3, 283-295.
- LEWIS T. (1960) — A method for collecting Thysanoptera from gramineae. *Entomologist*, 93, 27-28.
- LIPA J.J. (1958) — Effect on Earthworm and Diptera populations of BHC dust applied to soil. *Nature* (Lond.), 181, p. 863.
- LIPKOW E. (von) (1968) — Zum Eiablage Verhalten der Staphyliniden. *Pedobiologia*, 8, 2, 208-213.
- LITTLEWOOD C.F. (1969) — A surface sterilisation technique used in feeding algae to Oribatei. *Acarology* (Proc. 2è Int. Congr. Acarology), Akademiai Kiado (Budapest), 53-56.
- LJUNGSTROM P.O. et REINECKE A.J. (1969) — Ecology and natural history of microchaetid earthworms of South Africa. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 152-157.
- LOKSINA I.E. (1965) — Diplopodes des sols de forêt de la Pusca de Belovezskaya (en russe). *Pedobiologia*, 4, 4, 299-309.
- LOOS R. (1964) — A sensitive anemometer and its use for the measurement of air currents in the nests of *Macrotermes natalensis* (Haviland). In «*Études sur les termites africains*» (Coll. Int. UNESCO, Univ. Lovanium, Léopoldville), Masson éd. (Paris), 363-372.
- LOOTS G.C. et RYKE P.A.J. (1967) — The ratio Oribatei : Trombidiformes with reference to organic matter content in soils. *Pedobiologia*, 7, 2/3, 121-124.
- LOUB W. (1963) — Zur Synökologie der Bodenpilze. In «*Soil organisms*», Doeksen et Van der Drift éd., North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 420-426.
- LUBINSKI G. (1949) — A galvano-tactic procedure for the concentration of *Balantidium coli* in feces. *J. Lab. clin. Med.*, 34, 1154-1161.
- LUC M. (1958) — Les Nématodes et le flétrissement des cotonniers dans le sud-ouest de Madagascar. *Coton et Fibres tropicales*, XIII, 2, 239-256.
- LUC M. et HOESTRA H. (1960) — Les Nématodes phytoparasites des sols de cocoteraie du Togo. Essai d'interprétation du peuplement. *L'Agr. Trop.*, 5, 497-512.
- LUNT H.A. et JACOBSON H.G.M. (1944) — The chemical composition of earthworms casts. *Soil Sci.*, 58, 367-375.
- LUSCHER M. (1951) — Significance of «fungus gardens» in termite nests. *Nature* (Lond.), 167, 4236, 34-35.
- LUSCHER M. (1955) — Der Sauerstoffverbrauch bei Termiten und die ventilation des Nestes bei *Macrotermes natalensis* (Haviland). *Acta Tropica*, 12, 287-307.
- LUXTON M. (1975) — Studies on the Oribatid mites of a Danish beech wood soil. II - Biomass, calorimetry, and respirometry. *Pedobiologia*, 15, 3, 161-200.
- LYFORD W.H. (1963) — Importance of ants to brown podzolic soil genesis in New-England. *Harvard For. Pap.*, n° 7, p. 18 (*Geomorph. Abstr.*, 17, p. 59).

- LYSEK H. (1963) — Effect of certain soil organisms on the eggs of parasitic roundworms. *Nature* (Lond.), 199, 4896, p. 925.
- MACFADYEN A. (1961) — Metabolism of soil invertebrates in relation to soil fertility. *Ann. appl. Biol.*, 49, 215-218.
- MACFADYEN A. (1968) — The animal habitat of soil bacteria. In «*The Ecology of soil bacteria*», Liverpool Univ. Press., 66-76.
- MACQUEEN A. et BEIRNE B.P. (1975) — Dung burial activity and fly control potential of *Onthophagus nuchicornis* (Coleoptera ; Scarabaeidae) in British Columbia. *Canadian Entomologist*, 107, 11, 1215-1220.
- McINTOSH R. (1967) — An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology*, 48, 3, 392-404.
- McMILLAN J.H. et HEALEY I.N. (1971) — A quantitative technique for the analysis of the gut contents of Collembola. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VIII, 2, 295-300.
- McRILL M. et SAGAR G.R. (1973) — Earthworms and seeds. *Nature* (Lond.), 243, 5408, p. 482.
- MADGE D.S. (1969) — Field and laboratory studies on the activities of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia*, 9, 3, 188-214.
- MAES G., PAULUS J. et CHARDEZ D. (1972) — Thécamoebiens d'un sol forestier zaïrois. *Bull. Rech. Agro. Gembloux*, VII, 1-4, 230-232.
- MAESENER J. (de) (1963) — Observations écologiques sur les nématodes libres des prairies. *Nematologica*, 9, 255-261.
- MAIS K. (1969) — Zur Kenntnis der Ökologischen Valenz von *Onychiurus cavernicolus* und *O. vornatscheri* (Collembola, Insecta apterygota). Über Temperature, Feuchtigkeits- und Lichtreaktionen. *Pedobiologia*, 9, 4, 282-287.
- MALDAGUE M.E. (1958) — Relations entre microfaune et microflore du sol dans la région de Yangambi (Congo belge). *Agricultura* (Louvain), 2è sér., VI, 2, 339-351.
- MALDAGUE M.E. (1959) — Importance et rôle de la microfaune du sol. *Bull. Agric. Congo belge*, Vol. L, 1, 5-34.
- MALDAGUE M.E. (1961a) — Conservation et Microfaune du sol. *C.R. 3è Conf. Interafric. Sols* (Dahab 1959), London C.C.T.A., 485-493.
- MALDAGUE M.E. (1961b) — Relations entre le couvert végétal et la microfaune. Leur importance dans la conservation biologique des sols tropicaux. *Publ. Inst. Nat. Agr. Congo*, sér. Sci., 90, 122 p.
- MALDAGUE M.E. (1964) — Importance des populations de termites dans les sols équatoriaux. *C.R. 8è Congr. Int. Soil Sci.* (Bucarest, Roumanie), III, 24, 743-752.
- MALDAGUE M.E. (1970) — Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers. *Publ. Inst. Nat. Et. Agro. Congo* (I.N.E.A.C.), Sér. Sci., 112 (Rép. Dém. Congo), 245 p.
- MALDAGUE M.E., HARDY Y. et DEMERS J. (1967) — Influence de la température sur la consommation d'oxygène chez différentes espèces de fourmis. *Pedobiologia*, VII, 2/3, 247-258.
- MANGENOT F., JACQUIN F. et METCHE M. (1965) — A propos des interactions plante-sol. 1 - Les exsudats foliaires peuvent-ils être une source de substances humiques ? *Oecol. Planta*, Gauthier-Villars éd. (Paris), 1, 79-102.

- MANKAU R. et MANKAU S.K. (1963) — The role of mycophagous nematodes in the soil. I - The relationships of *Aphelenchus avenae* to phytopathogenic soil fungi. In «*Soil Organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 271-280.
- MANLEY G.V., BUTCHER J.W. et ZABIK M. (1976) — DDT transfer and metabolism in a forest litter macro-arthropod food chain. *Pedobiologia*, 16, 2, 81-98.
- MANNINGER E. et VARGA L. (1957) — Activité de la microflore et de la microfaune dans des fumiers de ferme différemment fermentés (en hongrois). *Magy. Tud. Akad. Agrartud Oszt. Köszl.*, 1/2, 23-50.
- MANSKAYA S.M. et KODINA L.A. (1968) — Aromatic structures of lignins and their role in the formation of humic acids. *Soviet Soil Sci.*, 8, 1102-1107.
- MARAIS E. (1950) — *Mœurs et coutumes des Termites. La fourmi blanche de l'Afrique du Sud*. Payot éd. (Paris), 196 p. (Traduction de «The Soul of the White Ant», 6^e éd., Methuen éd. (Lond.).
- MARCUZZI G. (1964) — Observations on the relationships between Tenebrionid fauna and Soil. *Pedobiologia*, 4, 3, 210-219.
- MARCUZZI G. (1970) — Experimental observations on the role of *Glomeris* spp. in the process of humification of litter. *Pedobiologia*, 10, 6, 401-406.
- MARCUZZI G. et VENEZIA L.D. (1968) — Recherches sur les Ténébrions de Dalmatie. II - Relation entre les Ténébrions et les sols (en italien). *Natur.* 126, 305-318 (Chem. Abstr., 40249).
- MARGALEF F. (1969) — Diversity and Stability : A practical proposal and a model of interdependence. In «*Diversity and Stability in Ecological Systems*», Brookheven Symposia in Biology, Brookheven Nat. Lab. (Upton, New-York 11973), n° 22, 25-37.
- MARTIN J.P. (1971) — Decomposition and binding action of polysaccharides in soil. *Soil Biol. Biochem.*, 3, 1, 33-41.
- MASON C.F. (1974) — Mollusca. In «*Biology of plant litter decomposition*», Vol. 2, Dickinson G.H. et Pugh G.J.F. éd., Academic Press (Lond., New-York), 555-591.
- MASSOUD Z. (1971) — Un élément caractéristique de la pédofaune : Les Collembolés. In «*La vie dans les sols*», Gauthier Villars éd. (Paris), 335-388.
- MASSOUD Z. (1976a) — Essai de synthèse relatif à l'action des insecticides sur les Collembolés et les Acariens. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 13, 1, 35-42.
- MASSOUD Z. (1976b) — Essai de synthèse sur la phylogénie des Collembolés. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 13, 1, 241-252.
- MASSOUD Z. et BETSCH J.M. (1970) — Premiers éléments sur l'étude du dimorphisme sexuel affectant les antennes des Sminthuridinae (Collembolés Symphypléones) au microscope électronique à balayage. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), sér. D, T. 270, 1, 90-92.
- MASSOUD Z. et NAJT J. (1976) — Importance des techniques pour l'étude du régime alimentaire des Collembolés. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 13, 1, 147-153.
- MASSOUD Z. et PINOT M.C. (1973) — Comportement de ponte chez les Collembolés. *Arrhopalites* Börner. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 10, 2, 197-210.
- MASSOUD Z., POINSOT N. et POIVRE Cl. (1968) — Contribution à l'étude du comportement constructeur chez les Collembolés. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 5, 2, 283-286.

- MASSOUD Z. et VANNIER G. (1965) — Présence de sécrétions cireuses chez les Collembolés. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 260, 4819-4820.
- MATIC Z. et BUNESCU V. (1977) — Aspects concernant la densité et la biomasse des Thécamoébiens (Protozoa : Rhizopoda, Testacea) des sols des Monts Bucegi-Roumanie. *Pedobiologia*, 17, 5, 297-304.
- MAY R.-M. (1948) — *La vie des Tardigrades*. Coll. Hist. Nat., n° 8, Galimard éd. (Paris), 133 p.
- MEIKLEJOHN J. (1965) — Microbiological studies on large termite mounds. *Rhodesia Zambia Malawi J. Agric. Res.*, 3, 67-79.
- MELLANBY K. (1960) — The biological importance of the invertebrate soil fauna. *Soils and Fertilizers*, XXIII, 1, 8-9.
- MELLANBY K. (1967) — Food and activity in the mole *Talpa europaea*. *Nature (Lond.)*, 215, 5106, 1128-1130.
- MENHINICK E.F. (1962) — Comparison of invertebrate populations of soil and litter of mowed grassland in areas treated and untreated with pesticides. *Ecology*, 43, 556-561.
- MERNY G. (1970) — Les Nématodes phytoparasites des rizières inondées de Côte d'Ivoire. I - Les espèces observées. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 11, 3-43.
- MERNY G. et DÉJARDIN J. (1970) — Les Nématodes phytoparasites des rizières inondées de Côte d'Ivoire. II - Essai d'estimation de l'importance des populations. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 11, 45-67.
- MERNY G. et LUC M. (1969) — Les techniques d'échantillonnage des peuplements de Nématodes dans le sol. In «*Problèmes d'Écologie. L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*». Masson éd. (Paris), 237-272.
- MEYER F.H. (1964) — The role of the fungus *Cenococcum graniforme* (Sow.) Ferd. et Winge in the formation of mor. In «*Soil Micromorphology*», Elsevier éd. (Amsterdam, Lond., New-York), 23-31.
- MEYER J.A. (1960) — Résultats agronomiques d'un essai de nivellement des termitières réalisé dans la cuvette centrale congolaise. *Bull. Agric. Congo*, 51, 1047-1059.
- MEYER J. et MALDAGUE M. (1957) — Observations simultanées sur la microflore et la microfaune de certains sols du Congo belge. *Pédologie (Gand)*, 7, 110-118.
- MEYER L. (1943) — Experimenteller Beitrag zu makrobiologischen Wirkungen auf Humus- und Bodenbildung. *Bodenk.u.Pflanzenernähr.*, 29, 74, 119-140.
- MICHELbacher A.E. (1938) — The biology of the garden centipede *Scutigera immaculata*. *Hilgardia*, II, 3, 55-148.
- MICHELbacher A.E. (1949) — The ecology of Symphyla. *Pan-Pacif. Ent.*, 25, 1-12.
- MILES H.B. (1963) — Soil Protozoa and Earthworm nutrition. *Soil Sci.*, 95, 6, 407-409.
- MILLAR C.E. et TURK L.M. (1951) — *Fundamentals of Soil Science*. J. Wiley and Sons Inc. (New-York).
- MILLER L.K. (1969) — Freezing tolerance in an adult insect. *Science*, 166, 3901, 105-106.
- MILLER P.M. et AHRENS J.F. (1969) — Marigolds, a biological control of meadow nematodes in gardens. *Bull. Conn. agric. Exp. St.*, 701, p. 10.
- MILLER P.M. et WAGGONER P.E. (1963) — Interaction of plastic mulch, pesticides & fungi in the control of soil-borne nematodes. *Plant & Soil*, 18, 1, 45-52.

- MILNE G. (1947) — A soil reconnaissance journey through parts of Tanganyika territory. *J. Ecol.*, 35, 192-265.
- MILNE S. (1962) — Phenology of a natural population of soil Collembola. *Pedobiologia*, 2, 1, 41-52.
- MILNER C. et BALL D.F. (1970) — Factors affecting the distribution of the mole *Talpa europaea* in Snowdonia (North Wales). *J. Zool. (Lond.)*, 162, 61-69.
- MOLLER F. (1969) — Ökologische Untersuchungen an terricolen Enchytraeidenpopulationen. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 114-119.
- MOLODOVA L.P. (1976) — Pedozoological data for characterization of soil types on the Southern Sakhalin. *Pedobiologia*, 16, 6, 401-417.
- MONNIER G. (1965) — Action des matières organiques sur la stabilité structurale des sols. *Ann. Agro.*, XVI, 4, 327-400 et 5, 471-534.
- MONNIER G. et JEANSON C. (1965) — Studies on the stability of soil structure : influence of moulds and soil fauna. In «*Experimental Pedology*» Proc. 11th Easter School in Agric. Sci. (Univ. Nottingham), 244-254.
- MORDKOVICH V.G. et VOLKOVINTSER V.V. (1965) — Population animale des rives des lacs salés du sud de la République de Khakassiya et de la République de Tuva (en russe). *Zool. Zh.*, 44, 1747-1760.
- MOREAU Ch. (1965) — Sur l'efficacité de l'appareil de Tullgren en fonction du volume de l'échantillon de sol soumis à l'extraction. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, 2, 4, 507-510.
- MOSZNSKI A. (1930) — Répartition quantitative des Enchytraeidae dans différents milieux (en polonais). *Ann. Mus. Zool. Polonici*, IX, 7, 65-127.
- MOUTAIN W.B. (1955) — A method for culturing plant-parasitic nematodes under sterile conditions. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 22, 1, 49-52.
- MOURS Amr.A. (1962) — The attractiveness of CO₂ and N₂ to soil Arthropoda. *Pedobiologia*, 1, 4, 299-302.
- MROHS E. (1961) — Colonisation faunique d'un compost préparé avec différents engrais minéraux selon la méthode du tas peu profond de P. Auguste Heissing (en allemand). *Z. angew. Ent.*, 48, 345-376.
- MULLEN G.J., JELLEY R.M. et McALEESE D.M. (1974) — Effects of animal treading on soil properties and pasture production. *Irish J. Agric. Res.*, 13, 2, 171-180.
- MULLER G. (1957) — Recherche sur les relations entre les engrais minéraux et l'activité biologique dans le sol (en allemand). *Dtsch. Landw.*, 8, 24-31.
- MULLER P.E. (1950) — Forest-soil studies, a contribution to silvicultural theory. III - On compacted ground deficient in mull, especially in beach forests. *Dansk. Skovför. Tidsskr.*, I, 10-61.
- 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, 1/2, 91-99.
- MURPHY P.W. (1955) — Long-term changes in Collembolan populations with special reference to moorland soils. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 99-124.
- MURPHY P.W. (1957) — Soil fauna investigations. *Report on Forest Res. for the year ending march* (Lond.), 91-94.

- MURPHY P.W. (1962) — Extraction methods for soil animals. I - Dynamic methods with particular reference to funnel processes. In «*Progress in Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 75-114.
- NADVORNIJ V.G. (1971) — Vertical migrations of wireworms (Coleoptera, Elateridae) in cultivated lands of Smolensk region. *Pedobiologia*, 11, 1, 46-57.
- NAGEL H.G. (1969) — *Western harvester ants in Kansas : Colony founding, nest structure and function, factors affecting density, and effect on soil formation*. Kansas State Univ., 197 p. (f. sign. Entomology, 30, 5543-B).
- NAGLITSCH F. (1965) — Methodische Untersuchungen über den Einfluss von Bodenarthropoden auf die Humifizierung organischer Substanzen. *Pedobiologia*, 5, 1/2, 50-64.
- NAGLITSCH F. et GRABERT D. (1968) — Zu Fragen des biogenen Abbaues von Stroh unter kontrollierten Versuchsbedingungen. *Pedobiologia*, 7, 4, 353-361.
- NAWAB KHAN et KARIMULLAH (1964) — Chemical composition of Earthworm castings and their parent soils. *Pakistan J. Sci. Res.*, XVI, 3/4, 89-93.
- NAZAROFF P.S. (1931) — Note on the spongy ironstone of Angola. *Geological Magazine*, 68, 443-446.
- NEEDHAM A.E. (1957) — Components et nitrogenous excreta in the earthworms *L. terrestris* L. et *E. foetida* (S.). *J. exp. Biol.*, 34, 425-446.
- NEF L. (1957) — État actuel de nos connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières de forêt. *Agricultura*, Vol. V, 2è sér., n° 3, 245-316.
- NEF L. (1971) — Influence de l'humidité sur le géotactisme des Oribates (Acarina) dans l'extracteur de Berlese-Tullgren. *Pedobiologia*, 11, 6, 433-435.
- NEKRASOVA K.A., KOZLOVSKAJA L.S., DOMRACEVA L.I. et STINA E.A. (1976) — The influence of invertebrates on the development of algae. *Pedobiologia*, 16, 4, 286-297.
- NETSCHER C. (1970) — Les Nématodes parasites des cultures maraîchères au Sénégal. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 11, 209-229.
- NETSCHER C. et LUC M. (1974) — Nématodes associés aux cultures maraîchères en Mauritanie. *Agronomie Tropicale*, 29, 6/7, 697-701.
- NEUHAUSER E.F. et HARTENSTEIN R. (1978) — Phenolic content and palatability of leaves and wood to soil isopods and diplopods. *Pedobiologia*, 18, 2, 99-109.
- NEWELL P.F. (1971) — Molluscs. In «*Methods of study in quantitative soil Ecology : Population, production and energy flow*». Phillipson J. éd., IBP Handbook n° 18, Blackwell Sci. Publ. (Oxford, Edinburgh), 128-149.
- NEWMAN J.F. (1970) — The extraction of arthropods from soil by flotation and differential wetting. *Crop loss assessment methods, FAO manual on the evaluation and prevention of losses by pests, diseases and weeds*. FAO (Rome), 3.1.2, 1-10.
- NIELSEN C.O. (1949) — Studies on the soil microfauna. II - The soil inhabiting nematodes. *Natura Jutlandica*, 2, 1-131.
- NIELSEN C.O. (1955a) — Survey of a year's results obtained by a recent method for the extraction of soil-inhabiting Enchytraeid worms. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 202-214.

- NIELSEN C.O. (1955b) — Studies on Enchytraeidae. V - Factors causing seasonal fluctuations in numbers. *Oikos*, 6, 153-169.
- NIELSEN C.O. (1961) — Respiratory metabolism of some populations of Enchytraeid worms and free-living Nematodes. *Oikos*, 12, 1, 17-35.
- NIELSEN C.O. (1962) — Carbohydrases in soil and litter invertebrates. *Oikos*, 13, 2, 200-215.
- NIELSEN C.O. (1967) — Nematoda. In «*Soil Biology*», Burges et Raw éd., Academic Press (Lond.), 197-212.
- NIELSEN C.O. et CHRISTENSEN B. (1959) — The Enchytraeidae. Critical revision and taxonomy of european species (Studies on Enchytraeidae VII). *Natura Jutlandica*, vol. 8/9, 160 p., et repris en publication du Naturhistorisk Museum (Aarhus, Danemark).
- NIELSON R.L. (1953) — Recent research work. Earthworms. *N.-Z. J. Agric.*, 86, 374.
- NIELSON R.L. (1965) — Presence of plant growth substances in earthworms demonstrated by paper chromatography and the went pea test. *Nature* (Lond.), 208, 1113-1114.
- NIJIMA K. (1971) — Seasonal changes in collembolan population in a warm temperate forest of Japan. *Pedobiologia*, 11, 1, 11-26.
- NIJIMA K. (1973) — Experimental studies on the life history fecundity and growth of *Sinella curviseta* (Apterygota, Collembola). *Pedobiologia*, 13, 3, 186-204.
- NIJIMA K. (1975) — Seasonal changes in collembolan populations in a warm temperate forest of Japan. II - Population dynamics of the dominant species. *Pedobiologia*, 15, 1, 40-52.
- NIKOLJUK V.F. (1963) — Les Protozoaires du sol et leur signification biologique (en russe). *Pedobiologia*, 3, 4, 259-273.
- NIKOLJUK V.F. (1969) — Some aspects of the study of soil protozoa. *Acta Protozool.*, 7, 99-109.
- NIKOLJUK V.F. et TAPILSKAJA N.V. (1969) — Bodenamöben als Produzenten von biotisch aktiven Stoffen. *Pedobiologia*, 9, 3, 182-187.
- NOIROT Ch. (1969) — The nests of Termites. In «*Biology of Termites*», Kumar Krishna et Frances M. Weesner éd., Academic Press (New-York, Lond.), Vol. 2, chap. 3, 73-125.
- NOIROT Ch. et NOIROT-TIMOTHÉE C. (1962) — Construction et reconstruction du nid chez *Cubitermes fungifaber* Sjöst. *Symp. Genet. Biol. Ital.*, 11, 180-188.
- NOIROT Ch. et NOIROT-TIMOTHÉE C. (1969) — The digestive-system. In «*Biology of Termites*», Kumar Krishna et Frances M. Weesner éd., Academic Press (New-York, Lond.), Vol. 1, chap. 3, 49-88.
- NONAKA F. (1959) — On the relation between the stem rot caused by *Leptosphaeria salvinii* and the rice nematode disease «white tip», and on the changes of the respiration rate and activities of respiratory enzymes of the «white tip» plants. *Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, XVII, 1, 1-8.
- NORDSTROM S. (1975) — Seasonal activity of lumbricids in southern Sweden. *Oikos*, 26, 3, 307-315.
- NORDSTROM S. et RUNDGREN S. (1972) — Methods of sampling lumbricids. *Oikos*, 23, 3, 344-352.
- NORDSTROM S. et RUNDGREN S. (1974) — Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden. *Pedobiologia*, 14, 1, 1-27.

- NORDSTROM S. et RUNDGREN S. (1976) — *Lumbricus polyphemus* in the Kaiserstuhl area, southwestern Germany. *Pedobiologia*, 16, 5, 373-378.
- NOSEK J. (1975) — Niches of Protura in Biogeocoenoses. *Pedobiologia*, 15, 4, 290-298.
- NOSEK J. et AMBROZ Z. (1964) — Apterygotenbesatz und mikrobielle Aktivität in Böden der Niederen Tatra. *Pedobiologia*, 4, 4, 222-240.
- NOWAK E. (1975) — Population density of earthworms and some elements of their production in several grassland environments. *Ekologia Polska*, XXIII, 3, 459-491.
- NUTTING W.L. (1969) — Flight and colony foundation. In «*Biology of Termites*», Kumar Krishna et Frances M. Weesner éd., Academic Press (New-York, Lond.), Vol. 1, chap. 8, 233-282.
- NYE P.H. (1955) — Some soil-forming processes in the humid tropics. IV - The action of the soil fauna. *J. of Soil Sci.*, 6, 1, 73-83.
- O'CONNOR F.B. (1958) — Age class composition and sexual maturity in the Enchytraeid worm population of a coniferous forest soil. *Oikos*, 9, 2, 272-281.
- O'CONNOR F.B. (1962) — Oxygen consumption and population metabolism of some populations of Enchytraeidae from North Wales. In «*Soil Organisms*», Doeksen J. et Van Der Drift J. éd., North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 32-48.
- ODUM E.P. (1959) — *Fundamentals of Ecology*, 2^e éd. W.B., Saunders Co. (Philadelphie), XVII, 546 p.
- ODUM E.P. (1960) — Organic production and turnover in old field succession. *Ecology*, 41, 34-49.
- ODUM E.P. (1976) — *Écologie*. Doin éd. (Paris), 254 p.
- OLECHOWICZ E. (1976) — The role of coprophagous Dipterans in a mountain pasture ecosystem. *Ekologia Polska*, 24, 2, 125-165.
- OLIVIER P.G. et RYKE P.A.J. (1965) — Seasonal fluctuations of the mesofauna in soil under Kikuyu grass. *Mem. Inst. Inv. Cient. Moçambique*, 7, A, 235-279.
- OPPERMANN J. (1968) — Die Nahrung des Maulwurfs *Talpa europaea* in unterschiedlichen Lebensräumen. *Pedobiologia*, 8, 1, 59-74.
- PARKER G.H. et METCALF C.R. (1906) — The reaction of earthworms to salts : a study in protoplasmic stimulation as a basis of interpreting the sense of taste. *Am. J. Physiol.*, XVII, 55-74.
- PARLE J.M. (1963) — A microbiological study of earthworm casts. *J. Gen. Microbiol.*, 31, 1-22.
- PAULY F. (1952) — Die copula der Oribatiden (Moosmilben). *Die Naturwissenschaften*, 24, 572-573.
- PEACH M. (1955) — Soil fungi that prey on Protozoa. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 302-310.
- PEACHEY J.E. (1963) — Studies on the Enchytraeidae (Oligochaeta) of Moorland Soil. *Pedobiologia*, 2, 2, 81-95.
- PEACHEY J.E. éd. (1969) — *Nematodes of tropical crops*. Commonwealth Bureau of Helminthology, Techn. Comm. n° 40, 355 p.
- PEARSON K. (1904) — *On the theory of contingency and its relation to association and normal correlation*. Drapers'Co. Mem., Biometric sér., n° 1 (Lond.).
- PELLERIN P. (1970) — *Nature, attention : poisons !* Stock éd. (Paris), 128 p.

- PENDLETON R.L. (1941) — Some results of Termite activity in Thailand soils. *Thailand Sci. Bull.*, 3, 29-53.
- PEREDEL'SKII A.A., BOGATYREV I.O. et KARAVYANSKII N.S. (1960) — Effet des vers et des larves fil de fer sur l'absorption par les plantes des isotopes radio-actifs Ca^{45} et Sr^{90} du sol (en russe). *Dokl. Akad. Nauk.*, 134, 1450-1452.
- PEREDEL'SKII A.A., PORYADKOVA N.A., RODIONOVA L.Z. et autres (1957) — Rôle des vers dans la purification d'un sol contaminé par des isotopes radio-actifs (en russe). *Dokl. Akad. Nauk.*, 115, 809-812.
- PEREL T.S., KARPACHEVSKY L.O. et YEGOROVA E.V. (1971) — The role of Tipulidae (Diptera) larvae in decomposition of forest litter-fall. *Pedobiologia*, 11, 1, 66-70.
- PETAL J. (1974) — Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (The Carpathians). XV - The effect of pasture management on ant population. *Ekologia Polska*, 22, 3/4, 679-692.
- PETERSEN H. (1971) — Parthénogenèse chez deux espèces communes de Collembolles : *Tullbergia krausbaueri* (Börner) et *Isotoma notabilis* Schäffer. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VIII, 1, 133-138.
- PETERSON E.A. et KATZNELSON H. (1965) — Studies on the relationships between nematodes and other soil micro-organisms. IV - Incidence of nematode-trapping fungi in the vicinity of plant roots. *Canad. J. Microbiol.*, 11, 491-495.
- PHILLIPSON J. (1970) — *Ecological Energetics*. The Institute of Biology's, Study 1, Edward Arnold Publ. (Lond.), 57 p.
- PIEKARCZYK K. (1959) — Effet du type de sol sur l'hibernation du Coléoptère Colorado (*Leptinotarsa decemlineata*) Say. (en polonais). *Biul. Inst. Ochr. Roslin*, 5, 19-39.
- PIERRARD G. (1969) — Nocuité des Diplopodes aux plantes cultivées dans les pays chauds. *Coton et Fibres Trop.*, XXIV, 4, 429-441.
- PIERRE F. (1958) — *Écologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental*. CNRS, Publ. Centre Rech. Sahar., sér. Biol., n° 1, 333 p.
- PLOEY J. (de) (1964) — Nappes de gravats et couvertures argilo-sableuses au Bas-Congo ; leur genèse et l'action des Termites. In «*Études sur les Termites africains*», Coll. Int. UNESCO, Univ. Lovanium (Léopoldville), Masson et Cie éd. (Paris), 399-414.
- POCHON J. et de BARJAC H. (1958) — *Traité de Microbiologie du sol*. Dunod éd. (Paris), 685 p.
- POINSOT N. (1966) — Sur un comportement constructeur chez le Collembolle *Isotomurus* sp. Relation entre ce comportement et le phénomène de l'écomorphose. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 3, 4, 585-588.
- POINSOT N. (1968) — Cas d'anhydrobiose chez le Collembolle *Subisotoma variabilis* Gisin. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 5, 4, 585-586.
- POINSOT N. (1971) — Contribution à l'étude du comportement constructeur chez les Collembolles. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VIII, 1, 163-165.
- POINSOT N. (1974) — Comportement de certains Collembolles dans les biotopes xériques méditerranéens : un nouveau cas d'anhydrobiose. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 278, 17, 2213-2215.
- POLIVKA J.B. (1960) — Grub population in turf varies with pH level in Ohio soils. *J. Econ. Ent.*, 53, 860-863.

- POMEROY D.E. (1976a) — Studies on a population of large termite mounds in Uganda. *Ecological Entomology*, 1, 1, 49-61.
- POMEROY D.E. (1976b) — Some effects of mound-building termites on soils in Uganda. *J. of Soil Sci.*, 27, 3, 377-394.
- POMEROY D.E. (1977) — The distribution and abundance of large termite mounds in Uganda. *J. appl. Ecol.*, 14, 2, 465-475.
- PONOMAREVA S.I. (1950) — Le rôle des vers de terre dans la création d'une structure stable dans les rotations de prairie (en russe). *Pochvovedenie*, 476-486.
- PONOMAREVA S.I. (1953) — Activité des vers dans la création d'une structure stable d'un sol podzolique (en russe). *Trudy Pochv. Inst. Dokuchaeva*, 41, 304-378.
- POOLE T.B. (1957) — Soil Collembola in a Douglas fir plantation. *For Comm. Rep. For. Res.*, 109-111.
- POOLE T.B. (1961) — An ecological study of the Collembola in a coniferous forest soil. *Pedobiologia*, 1, 2, 113-137.
- PREVOT A.R. (1970) — *Humus. Biogenèse, Biochimie, Biologie*. Ed. de la Tourelle (Paris), 342 p.
- PRIESNER E. (von) (1961) — Nahrungswahl und Nahrungsverarbeitung bei der Larve von *Tipula maxima*. *Pedobiologia*, 1, 1, 25-37.
- PRISYAZHNYUK A.A. (1950) — Usage du 666 pour le contrôle des larves de hanneton (en russe). *Agrobiologiya*, 5, 141-142 (cité par SATCHELL J.E. (1955b)).
- PULLAN R.A. (1970) — *The soils, soil landscapes and geomorphological evolution of a metasedimentary area in northern Nigeria*. Univ. of Liverpool, Dept. Geogr., Res. Paper 6, 144 p.
- PUSSARD M. (1967) — Les Protozoaires du sol. I - Systématique. Techniques d'étude et de numération. Importance et fluctuations numériques. Caractères adaptatifs. *Ann. Epiphyties*, 18, 3, 335-360.
- PUSSARD M. (1971) — Les Protozoaires du sol. In «*La Vie dans les Sols*». Gauthier Villars éd. (Paris), 147-185.
- QUASTEL J.K. (1955) — Soil Metabolism. *Proc. Royal Soc.*, sér. B, 911, 143, 159-178.
- RAHM G. (1923-1927) — Publications citées dans MAY R.-M. (1948).
- RAMANN E. (1911) — *Bodenkunde*. J. Springer éd. (Berlin).
- RANAIVOSOA H. (1971) — Lutte biologique contre les escargots phytophages à Madagascar et aux Comores. *L'Agronomie Tropicale*, XXVI, 3, 341-347.
- RAPOPORT E.H. (1959) — *Algunos aspectos de la biología de suelos*. Univ. Nac. del surextension cultural, Bahia Blanca (Argentine), 23 p.
- RAPOPORT E.H. (1966) — Comentarios sobre la diataxis de algunos animales del suelo, con especial referencia a su distribución espacial. In «*Monografías I, Progresos en Biología del Suelo*», Actas del primer Col. latinoamericano del Biol. del Suelo, Univ. Nac. Bahia Blanca (Argentina). Centro coop. cient. UNESCO para América latina, Montevideo (Uruguay), 283-297.
- RAPOPORT E.H. (1969) — Gloger's rule and pigmentation of Collembola. *Evolution* (U.S.A.), 23, 4, 622-626.

- RAPOPORT E.H. et GRACIELA CANGIOLI (1963) — Herbicides and the soil fauna. *Pedobiologia*, 2, 3, 235-238.
- RAPOPORT E.H. et SANCHEZ L. (1966) — Algunos efectos de las inundaciones sobre la fauna geoatmóbionte y geohidrobionte. In «*Monografías 1. Progresos en Biología del Suelo*», Actas del primer Col. latino-americano del Biol. del Suelo, Univ. Nac. Bahja Blanca (Argentina). Centro coop. cient. UNESCO para america latina, Montevideo (Uruguay), 505-520.
- RAPOPORT E.H. et TSCHAPEK M. (1967) — Soil water and soil fauna. *Rev. Écol. Biol. Sol*, IV, 1, 1-58.
- RAW F. (1956) — The abundance and distribution of Protura in grassland. *J. Anim. Ecol.*, 25, 15-21.
- RAW F. (1960) — Earthworm population studies : a comparison of sampling methods. *Nature* (Lond.), 187, 4733, p. 257.
- RAW F. (1961) — The agricultural importance of the soil mesofauna. *Soils and Fertilizers*, XXIV, 1, 1-2.
- RAW F. (1962) — Studies of earthworm populations in orchards. I - Leaf burial in apple orchards. *Ann. appl. Biol.*, 50, 389-404.
- RECA A. et RAPOPORT E.H. (1975) — Wire gauze size and the efficiency of Berlese Tullgren funnels. *Pedobiologia*, 15, 5, 330-335.
- REEVES R.M. (1969) — Seasonal distribution of some forest soil Oribatei. *Acarology* (Proc. 2è Int. Congr. Acarology), Akademiai Kiado (Budapest), 23-30.
- REINECKE A.J. (1975) — The influence of acclimatization and soil moisture on the temperature preference of *Eisenia rosea* (Lumbricidae). In «*Progress in Soil Zoology*» Proc. 5th. Int. Coll. Soil Zool. (Prague), Jan Vanek éd., Dr W. Junk (La Hague) et Academia (Prague), 341-349.
- REINECKE A.J. et LJUNGSTROM P.O. (1969) — A ecological study of earthworms from the banks of the Mooi river in Potchefstroom, South Africa. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 106-111.
- RENOUX J. (1972) — Le nid du termite *Schedorhinotermes lamanianus* (Sjöstedt) (Isoptera, Rhinotermitidae). *Annls. Univ. Brazzaville*, VIII, sér. C, 43-68.
- RICHARDS B.N. (1974) — *Introduction to the soil ecosystem*. Longman Inc. (New-York), 266 p.
- RICHARDS J.G. (1955) — Earthworms. *New Zealand J. Agric.*, 91, 559.
- RICHARDSON H.L. (1938) — The nitrogen cycle in grassland soils with especial reference to the Rothamsted Perk grass experiment. *J. Agric. Sci.*, 28, 73-121.
- RICHTER G. (1953) — Die Auswirkung von Insektiziden auf die terricole Makrofauna (Quantitative untersuchungen begifteter und unbegifteter Waldboden). *Nachr. dtsch. Pflanzenschutzdienst*, 4, 61-72.
- RICOU G. (1967) — Recherches sur les populations de Tipules. Action de certains facteurs écologiques sur *Tipula paludosa* Meig. *Ann. Epiphyties*, 18, 4, 451-481.
- RICOU G. (1975) — Production de *Tipula paludosa* Meig en prairie en fonction de l'humidité du sol. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 1, 69-89.
- RIHA G. (1951) — Zur Ökologie der Oribatiden in Kalksteinböden. *Zool. Jb. Syst.*, 80, 407-450.
- RIQUIER J. (1969) — Contribution à l'étude des «stone-lines» en régions tropicales et équatoriales. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, VII, 1, 71-111.

- RITSCHIE J. (1920) — *The influence of man on animal life* (Cambridge) (cité par KUHNELT W., 1961).
- RITTER M. (1971) — Les Nématodes et l'Agriculture. In «*Les Nématodes des cultures*», ACTA éd. (Paris), 6-65.
- ROBINSON J.B.D. (1958) — Some chemical characteristics of «Termites soils» in Kenya coffee fields. *J. of Soil Sci.*, 9, 1, 58-65.
- ROCKETT C.L. et WOODRING J.P. (1966) — Oribatid mites as predators of soil nematodes. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 59, 669-671.
- RODE HANS (von) (1965) — Über einige Methoden zur Verhaltensforschung bei Nematoden. *Pedobiologia*, 5, 1/2, 1-16.
- ROMANS J.C.C. et ROBERTSON L. (1975) — Some characteristics of the freely drained soils of the Ettrick association in East Scotland. *Geoderma*, 14, 4, 297-317.
- ROONWAL M.L. (1975) — Observations au champ et autres sur le termite moissonneur *Anacanthotermes macrocephalus* (Deoneux) (Hodotermitidae) du désert indien (en allemand). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 78, 4, 424-440.
- ROOSE E.J. (1976) — *Contribution à l'étude de l'influence de la mésofaune sur la pédogenèse actuelle en milieu tropical*. Publ. ronéotypée ORSTOM, Centre d'Adiopodoumé, Abidjan (Côte d'Ivoire).
- ROOTS B.I. (1956) — The water relations of earthworms. II - Resistance to desiccation and immersion and behaviour when submerged and when allowed a choice of environment. *J. exp. Biol.*, 33, 29-44.
- RÖSSNER J. (1972) — Distribution verticale des nématodes de racines migrants dans le sol en relation avec la teneur en eau et l'extension du système racinaire (en allemand). *Nematologica*, 18, 3, 360-372.
- ROTH M. (1974) — *Initiation à la morphologie, la systématique et la biologie des insectes*. Coll. Initiations, Docum. Techn. ORSTOM, n° 23, 213 p., 44 pl.
- RUELLE J.E. (1964) — L'architecture du nid de *Macrotermes natalensis* et son sens fonctionnel. In «*Études sur les termites africains*», Coll. Int. UNESCO, Univ. Lovanium Léopoldville, Masson éd. (Paris), 327-363.
- RUSCHMANN G. (1953) — Über Antibiosen und Symbiosen von Bodenorganismen und ihre Bedeutung für die Bodenfruchtbarkeit. 3 - Regenwurm Symbiosen und-Antibiosen. *Z. Acker-u. PflBau.*, 96, 201-218.
- RUSEK J. (1975) — Die bodenbildende Funktion von Collembolen und Acarina. *Pedobiologia*, 15, 4, 299-308.
- RUSSEL E.J. (1910) — The effect of earthworms on soil productivity. *J. Agric. Sci.*, 3, 246-257.
- RUSSELL J. (1923) — *The microorganisms of the soil* (Londres).
- RUSSELL J. (1961) — The soil as an environment for animal life. *Nature* (Lond.), 192, 4800, 315-317.
- RYKE P.A.J. et LOOTS G.C. (1967) — The composition of the microarthropod fauna in South African soils. In «*Progress in Soil Biology*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 538-546.
- RYSVY B. (1969) — Lumbricidae, an important parasitological factor in helminthoses of domestic and wild animals, *Pedobiologia*, 9, 1/2, 171-174.

- SACCHI C.F. et TESTARD P. (1971) — *Écologie animale. Organismes et milieu*. Doin éd. (Paris), 480 p.
- SALEM M.Z. et HOLE F.D. (1968) — Ant (*Formica exsectoides*) pedoturbation in a frost soil. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.*, 32, 563-567.
- SANDS W.A. (1965) — Termite distribution in man-modified habitats in West Africa, with special reference to species segregation in the genus *Trinervitermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *J. Anim. Ecol.*, 34, 557-571.
- SANNASI A. (1969) — Possible factor responsible for the specific growth of *Xilaria nigripes* in the «fungus gardens» of the mounds of the termite *Odontotermes redemani*. *Entomologia exp. appl.*, 12, 183-190.
- SARMA V.A.K. et DAKSHINAMURTI C. (1971) — Relative efficiency of bacterial gum and organic matter extract as aggregating agents in sand-clay mixtures. *Curr. Sci.*, 40, 35-36.
- SATCHELL J.E. (1955a) — Some aspects of earthworm ecology. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 180-201.
- SATCHELL J.E. (1955b) — The effects of B.H.C., D.D.T. and Parathion on soil Fauna. *Soils and Fertilizers*, XVIII, 4, 279-285.
- SATCHELL J.E. (1955c) — An electrical method of sampling earthworm populations. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 356-364.
- SATCHELL J.E. (1958) — Earthworms biology and soil fertility. *Soils and Fertilizers*, 21, 4, 209-219.
- SATCHELL J.E. (1960) — Earthworms and soil fertility. *The new Scientist*, 7, 165, 79-81.
- SATCHELL J.E. (1963) — Nitrogen turnover by a woodland population of *Lumbricus terrestris*. In «*Soil Organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 60-66.
- SATCHELL J.E. (1967) — Lumbricidae. In «*Soil Biology*», A. Burgess and F. Raw éd., Academic Press (Lond., New-York), 259-322.
- SATCHELL J.E. (1970) — Measuring population and energy flow in earth worms. In «*Méthodes d'étude de l'Écologie du sol*», Actes Coll. Paris, Coll. Écologie et conservation, n° 2, UNESCO (Paris), 261-267.
- SATCHUTHANANTHAVAL V. et COOKE R.C. (1967) — Carbohydrate nutrition of some nematode trapping fungi. *Nature* (Lond.), 214, 5085, 321-322.
- SAURIN E. et ROCH E. (1958) — Observations sur des formations «latéritiques» au Cambodge et au Viet-Nam Sud. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), T. 247, 1358-1360.
- SAUSSEY M. (1956) — Observations sur les relations entre la composition physico-chimique du sol et son peuplement en Lumbricides. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 93, 3, 123-134.
- 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. Sci.* (Paris), T. 245, 231-234.
- SAUSSEY M. (1966) — Contribution à l'étude des phénomènes de diapause et de régénération caudale chez *Allolobophora icterica* (Savigny) (Oligochète Lombricien). *Mém. Soc. Linn. Normandie*, nouv. sér., sect. Zool., 3, mém. 1, 1-158.

- SAUSSEY M. (1971) — Une technique d'élevage des Lombriciens dans les conditions naturelles et ses applications. Comportement d'*Allolobophora terrestris* (Savigny) f. *typica* après amputation de la moitié postérieure du corps. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon 14/19-IX-1970)*», INRA, 569-577.
- SAUSSEY M. (1974) — Variations des potentialités régénératrices en fonction des saisons chez *Nicodrilus giardi* (Ribaucourt) (Oligochète, Lumbricidae). *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 279, n° 8, 667-669.
- SAYRE R.M. et POWERS E.M. (1967) — A predaceous soil Turbellarian that feeds on free-living and plant-parasitic nematodes. *Nematologica*, 12, 619-629.
- SCHALLER F. (1950) — Biologische Beobachtungen an humusbildenden Bodentieren, insbesondere an Collembolen. *Zool. Jb. (Syst.)*, Vol. 78, 506-525.
- SCHALLER F. (1953) — Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie arthropleoner Collembolen. *Z. Morph. U. Ökol. Tiere*, Vol. 41, 265-277.
- SCHALLER F. (1968) — *Soils Animals*. Ann Arbor, The Univ. of Michigan Press, 144 p.
- SCHILT H.G. et COHN E. (1975) — Pathogenicity and population increase of *Paratrichodorus minor* as influenced by some environmental factors. *Nematologica*, 21, 1, 71-80.
- SCHONBORN W. (von) (1965) — Untersuchungen über die Ernährung boden-bewohnender Testaceen. *Pedobiologia*, 5, 3, 205-210.
- SCHULZ E. (1958) — Einige Beobachtungen über Kurzfristige Veränderungen im Boden auf kleinstem Raum. *Z. PflErnähr. Düng.*, 80, 66-70.
- SCHUSTER R. (1956) — Der Anteil von Oribatiden an der Zersetzungs Vorgängen im Boden. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, vol. 45, 1-33.
- SCHUTZ W. et FELBER E. (1956) — Welche Mikroorganismen spielen im Regenwurmdarm bei der Bildung von Bodenkrümeln eine Rolle ? *Z. Acker-u. PflBau.*, 101, 471-476.
- SEARS P.D. (1953) — Pasture growth and soil fertility. *New-Zealand J. Sci. Technol.*, 35A, suppl. 1.
- SÉGALEN P. (1969) — Le remaniement des sols et la mise en place de la «stone-line» en Afrique. *Cahier ORSTOM, sér. Pédol.*, VII, 1, 113-127.
- SEIFERT J. (1965) — Ecology of soil microbes. *Acta Univ. Carolinae-Biologica*, 3, 245-272.
- SEINHORST J.W. (1959) — A rapid method for the transfer of Nematodes from fixative to anhydrous glycerin. *Nematologica*, 4, 2, 67-69.
- SHALER (1891) — The origin and nature of soils. *Twelfth Ann. Report U.S. Geol. Survey*, 213-345.
- SHARMA G.D. et KEVAN McE.D.K. (1963a) — Observations on *Isotoma notabilis* (Collembola, Isotomidae) in Eastern Canada. *Pedobiologia*, 3, 1, 34-47.
- SHARMA G.D. et KEVAN McE.D.K. (1963b) — Observations on *Folsomia similis* (Collembola, Isotomidae) in Eastern Canada. *Pedobiologia*, 3, 1, 48-61.
- SHARMA G.D. et KEVAN McE.D.K. (1963c) — Observations on *Pseudosinella petterseni* and *Pseudosinella alba* (Collembola, Entomobryidae) in Eastern Canada. *Pedobiologia*, 3, 1, 62-74.

- SHARPLEY A.N. et SYERS J.K. (1976) — Potential role of earthworm casts for the phosphorus enrichment of run-off waters. *Soil Biol. Biochem.*, 8, 5, 341-346.
- SHEALS J.G. (1955) — The effects of DDT and BHC on soil Collembola and Acarina. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 241-252.
- SHEALS J.G. (1956) — Soil population studies. I - The effects of cultivation and treatment with insecticides. *Bull. Ent. Res.*, 47, 803-822.
- SHELFORD V.E. (1911) — Physiological animal geography. *J. Morph.*, 22, 551-618.
- SHTINA E.A. (1968) — Algae as producers of soil organic matter. *Sov. Soil Sci.*, 1, 67-70.
- SHTINA E.A., NEKRASOVA K.A. et DOMRACHEVA L.I. (1974) — Le rôle des algues dans la formation des cénotoses microbiennes (en russe). *Trans. 10è Congr. Soil Sci.* (Moscou), III, 22-28.
- SIMPSON E.H. (1949) — Measurement of diversity. *Nature* (Lond.), 163, 688.
- SINGH B.N. (1941) — Selectivity in bacterial food by soil amoebae in pure mixed culture and in sterilized soil. *Ann. appl. Biol.*, 28, 52.
- SINGH B.N. (1942) — Selection of bacterial food by soil flagellates and amoebae. *Ann. appl. Biol.*, 29, 18.
- SINGH B.N. (1945) — The selection of bacterial food by soil amoebae, and the toxic effects of bacterial pigments and other products on soil protozoa. *Brit. J. Exp. Path.*, 26, 316-325.
- SINGH B.N. (1946) — A method of estimating the numbers of soil Protozoa specially Amoebae based on their differential feeding on Bacteria. *Ann. appl. Biol.*, 33, 112-119.
- SINGH B.N. (1948) — Studies on giant amoeboid organisms. 1 - The distribution of *Leptomyxa reticulata* Goodey in the soils of Great Britain and the effect of bacterial food on growth and cyst formation. *J. gen. Microbiol.*, 2, 8-14.
- SINGH B.N. (1955) — Culturing soil Protozoa and estimating their numbers in soil. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 403-411.
- SINGH B.N. (1964) — Soil Protozoa and their probable role in soil fertility. *Bull. Nat. Inst. Sci. India*, 26, 238-244.
- SINGH B.N. et CRUMP L.M. (1953) — The effect of partial sterilization by steam and formalin on the numbers of amoebae in field soil. *J. gen. Microbiol.*, 8, 421-426.
- SINGH J. et PILLAI K.S. (1975) — A study of soil micro-arthropods communities in some fields. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 3, 579-590.
- SINGH J. et PILLAI K.S. (1976) — The use of a flotation method in the collection of microarthropod from arable soil in India. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 13, 2, 321-335.
- SINGH R.S. et SITARAMAIAH K. (1966) — Incidence of root knot of okra and tomatoes in oil-cake amended soil. *Pl. Dis. Repr.*, 50, 668-672.
- SLEPETENE Ju.A. (1965) — Comportement des nématodes dans des sols érodés, gazonnés, marécageux et argileux (en russe), *Pedobiologia*, 4, 4, 288-298.
- SMYTHE R.V. et WILLIAMS L.H. (1972) — Feeding and survival of two subterranean termite species at constant temperatures. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 65, 1, 226-229.

- SOERENSEN T. (1948) — A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species contents and its application to analyses of the vegetation on Danish Commons. *Vid. Selsk. Biol. Skr.*, 5, 4.
- SONDHEIMER E. et SMEONE J.B. (1970) — *Chemical Ecology*. Academic Press (New-York, Lond.), 336 p.
- SOPRUNOV F.F. et SOPRUNOVA N. Ya. (1952) — Relations entre champignons prédateurs du sol et nématodes (en russe). *Mikrobiologiya*, 21, 23-30.
- SPEARS B.M., UECKERT D.N. et WHIGHAM T.L. (1975) — Desert termite control in a shortgrass prairie : effect on soil physical properties. *Environmental Entomology*, 4, 6, 899-904.
- SPRINGETT J.A. (1963) — The distribution of three species of Enchytraeidae in different soils. In «*Soil Organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 414-419.
- STACH J. (1947, 1949, 1951, 1954, 1956, 1957, 1959, 1960, 1963) — Bibliographie détaillée de cet auteur dans *Rev. Écol. Biol. Sol*, 13, 2 (1976), 255-260, dont : *The Apterigan fauna of Poland in relation to the world fauna of this group of insects* (en 9 volumes). Panstowe Wydawnictwo Naukowe, Krakow.
- STANDEN V. (1973) — The life cycle and annual production of *Trichoniscus pusillus pusillus* (Crustacea : Isopoda) in a Cheshire wood. *Pedobiologia*, 13, 4, 273-291.
- STANILAND L.N. (1950) — Notes on the use of iodine and chlorphenol against certain plant nematodes. *J. Helminth*, 24, 91-99.
- STEBAEV I.V. (1963) — Les modifications de la population animale des sols au cours de l'évolution des sols à partir des rochers et des produits d'altération dans les paysages de forêt et de prairie du sud de l'Oural (en russe). *Pedobiologia*, 2, 4, 265-309.
- STEBAEV I.V., NAPLEKOVA N.N. et VOLKOVINCER V.V. (1968) — Epigäische Zoo-Mikrobionten-Komplexe mit Orthopteren und Tenebrioniden im südöstlichen Altaj-Gebirge und ihre Beziehungen zu bodenbildenden Prozessen. *Pedobiologia*, 8, 3, 345-386.
- STEBAEVA S.K. (1963) — Répartition écologique des Collembolles dans les forêts et les steppes du sud de Touva (U.R.S.S.) (en russe). *Pedobiologia*, 3, 1, 75-85.
- STEBAYEV N.V., NAPLEKOVA N.I. et GUKASYAN A.B. (1964) — Locusts (Acrididae) and darkling beetles (Tenebrionidae) as stimulators of microbiological processes in the dry steppe soils of Tuva autonomous Republic. *Soviet Soil Sci.*, 9, 964-968.
- STEWART K.M. (1974) — A three-dimensional wet sieve for extracting Tipulidae (Diptera) larvae from pasture soil. *The J. of applied Ecology*, 11, 2, 427-430.
- STOCKDILL S.M.J. (1959) — Earthworms improve pasture growth. *New-Zealand J. Agr.*, 98, 227-233.
- STOCKDILL S.M.J. (1966) — The effect of earthworms on pastures. *Proc. N.-Z. Ecol. Soc.*, 13, 68-74.
- STOCKLI A. (1928) — Studien über den Einfluss des Regenwürmes auf die Beschaffenheit des Bodens. *Landwiss. Jb. Schweiz*, 42, 1-121.
- STOCKLI A. (1943) — Über Methoden zur quantitativen Bestimmung der im Boden freilebenden Nematoden. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, 53A, 160-174.
- STOCKLI A. (1949) — Einfluss der Mikroflora und Fauna auf die Beschaffenheit des Bodens. *Z. Pflanzenernähr. Düngung Bodenkde*, 45, 90, 41-51.

- STOCKLI A. (1950) — Die Ernährung der Pflanze in ihrer Abhängigkeit von der Kleinlebewelt des Bodens. *Z. Pflanzenernähr. Düngung Bodenkd.*, 48, 264-279.
- STOCKLI A. (1952) — Studien über Bodennematoden mit besonderer Berücksichtigung des Nematoden-gehaltes von Wald-, Grünland-und ackerbaulich genutzten Böden. *Z. Pflanzenernähr. Düngung Bodenkd.*, 59, 97-139.
- STOCKLI A. (1957) — Die Metazoenfauna von Wiesen und Ackerböden aus der Umgebung von Zürich. *Landw. Jb. Schweiz*, 6, n. sér., 571-591.
- STOCKLI A. (1958) — Die Regenwurmart in landwirtschaftlich genutzten Böden des Schweizerischen Mittellandes. *Landw. Jb. Schweiz*, 7, n. sér., 699-725.
- STOOPS G. (1964) — Application of some pedological methods to the analysis of termite mounds. In «*Études sur les termites africains*» Coll. Int. UNESCO, Univ. Lovanium (Léopoldville), Masson éd. (Paris), 379-398.
- STOOPS G. (1968) — Micromorphology of some characteristic soils of the lower Congo (Kinshasa). *Pedologie* (Gand), XVIII, 1, 110-149.
- STOUT J.D. (1960) — Biological studies of some tussock-grassland soils : XVIII - Protozoa of two cultivated soils. *N.-Z. J. Agric. Res.*, 3, 237-243.
- STOUT J.D. (1963) — Some observations on the protozoa of some beech wood soils on the chiltern hills. *J. Anim. Ecol.*, 32, 281-287.
- STOUT J.D. (1968) — The significance of the protozoan fauna in distinguishing mull and mor of beech (*Fagus silvatica* L.). *Pedobiologia*, 8, 3, 387-400.
- STOUT J.D. (1973) — The relationship between protozoan population and biological activity in soils. *Amer. Zool.*, 13, 193-201.
- STOUT J.D. (1974) — Protozoa. In «*Ecology of plant litter decomposition*», Vol. 2, C.H. Dickinson et G.J.F. Pugh éd., Academic Press (Lond., New-York), 385-420.
- STREBEL O. (1938) — Wiesen Collembolen ans den Randowbruch (Pommern). *Sonder. aus Dohrniana*, XVII, 113-133.
- STRICKLAND A.H. (1965) — Pest control and productivity in British agriculture. *J. Roy. Soc. Arts*, 113, n° 5102, 62-81.
- STRIGANOVA B.R. (1962) — Cité dans «Symposium on soil fauna in Kiev» (analyse de Gilyarov M.S.), *Soviet Soil Sci.*, 9, p. 993.
- STRIGANOVA B.R. (1967) — Über die Zersetzung von überwinterter Laubstreu durch Tausendfüssler und Landasseln. *Pedobiologia*, 7, 2/3, 125-134.
- STRIGANOVA B.R. (1968) — Study of the role of woodlice and earthworms in the formation of decomposing wood. *Soviet Soil Sci.*, 8, 1108-1112.
- STRIGANOVA B.R. (1971) — Significance of diplopod activity in leaf litter decomposition. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon 14/19-IX-1970)*», INRA, 409-415.
- STRIGANOVA B.R. (1975a) — Activité nutritionnelle des larves de Tipules (Diptera) du sol (en russe). *Zoologicheskyy zhurnal* (Moscou), LIV, 3, 377-383.

- STRIGANOVA B.R. (1975b) — Dispersion patterns of Diplopods and their activity in the litter decomposition in the Carpathian foothills. In «*Progress in Soil Zoology*», Proc. 5th. Int. Coll. Soil Zool. (Prague), septembre 1973, Jan Vanek éd., Dr W. Junk (La Hague) et Academia (Prague), 161-173.
- STRIGANOVA B.R. et VALLACHMEDOV B.V. (1976) — Beteiligung bodenbewohnender Saprophagen an der Zersetzung der Laubstreu in Pistazienwäldern. *Pedobiologia*, 16, 3, 219-227.
- STURM H. (1959) — Die Nahrung des Proturen. Beobachtungen an *Acerentomon doderoi* Silv. und *Eosentomon transitorium* Berl. *Die Naturwiss*, 46, 90-91.
- SUTTON S.L. (1968) — The population dynamics of *Trichoniscus pusillus* and *Philoscia muscorum* (Crustacea, Oniscoidea) in Limestone grassland. *J. Anim. Ecol.*, 37, 425-444.
- SUTTON S.L. (1972) — *Woodlice*. Ginn and Company Lim. (Lond.).
- SWABY R.J. (1950) — The influence of earthworms on soil aggregation. *J. of Soil Sci.*, 1, 2, 195-197.
- SYROECHKOVSKII E.E. (1959) — Rôle des animaux dans la formation des premiers sols sous les conditions des régions circumpolaires (Antarctique) (en russe). *Zool. Zh.*, 38, 1770-1775.
- SYS C. (1957) — L'aménagement des sols de la région d'Élisabethville d'après leurs caractéristiques morphologiques et analytiques. *Bull. Agric. Congo belge*, XLVIII, 6, 1425-1432.
- SZABO I., BARTFAY T. et MARTON M. (1967) — The role and importance of the larvae of St. Mark's fly in the formation of a rendzina soil. In «*Progress in Soil Biology*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 475-489.
- SZABO I., MARTON M. et PARTAI G. (1964) — Micro-milieu studies in the A-horizon of a mull-like rendzina. In «*Soil Micromorphology*», Jongerius A. éd., Elsevier Publ. Company (Amsterdam, Lond., New-York), 33-45.
- SZABO I., MARTON M., VARGA L. et SCHONFELD S. (1962) — Complex soil-biological investigations of rendzinas. *Soviet Soil Sci.*, 10, 1179-1187.
- TALTASSE P. (1957) — Les Cabeças de Jacaré et le rôle des Termites. *Rev. Geomorph. dynam.* 11/12, 8è année, 166-170.
- TAMURA H. (1976) — Biases in extracting Collembola through Tullgren funnel. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 13, 1, 21-34.
- TAPILSKAJA N.V. (von) (1967) — *Amoeba albida* Nägler und ihre Beziehungen zur dem Pils *Verticillium dahliae* Kleb, dem Erreger der Welkekrankheit von Baumwollpflanzen. *Pedobiologia*, 7, 2/3, 156-165.
- TESSIER F. (1959) — La latérite du Cap Manuel à Dakar et ses termitières fossiles. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 248, 23, 3320-3322.
- TETRY A. (1939) — Contribution à l'étude de la faune de l'Est de la France (Lorraine). *Mém. Soc. Sci. Nancy*, III, 453 p.
- THIELE H.U. (1959) — Experimentelle Untersuchungen über die Abhängigkeit bodenbewohnender Tierarten von Kalkgehalt des Standorts. *Z. angew. Ent.*, 44, 1-21.
- THIENEMANN A. (1920) — Die Grundlagen der Biocoenotik und faunistische Prinzipien. *Festschr.f. Zschokke*, IV, 1-14.
- THOMAS D.C. (1947) — Some observations on damage to potatoes by slugs. *Ann. appl. Biol.*, 34, 246-251.

- THOME J.P. et DESIERE M. (1975) — Évolution de la densité numérique des populations de Collemboles dans les excréments de Bovidés et d'Equidés. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 3, 627-641.
- THOMSON A.J. et DAVIES D.M. (1974) — Production of surface casts by the earthworm *Eisenia rosea*. *Canad. J. Zool.*, 52, 5, p. 659.
- THORP J. (1949) — Effects of certain animals that live in soils. *Sci. Monthly*, 69, 3, 180-191.
- THORP J. (1967) — Effects of certain animals that live in soils..In «*Selected papers in soil formation & classification*», J.V. Drew éd., SSSA special publ., sér. n° 1, Soil Sci. Soc. of America (Madison, Wisconsin, U.S.A.), 191-208.
- TIETZE F. (1968) — Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Bodenfeuchte und Carabidenbesiedlung in Wiesengesellschaften. *Pedobiologia*, 8, 1, 50-58.
- TISCHLER W. (1955a) — Influence of soil types on the epigeic fauna of agricultural land. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 125-137.
- TISCHLER W. (1955b) — Effect of agricultural practice on the soil fauna. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 215-230.
- TISCHLER W.-H. (1976) — Untersuchungen über die tierische Besiedlung von Aas in verschiedenen Strata von Waldökosystemen. *Pedobiologia*, 16, 2, 99-105.
- TORNE E. (von) (1965) — Hilfsmittel zum Fang und zur Zählung von Kleinem Bodentieren. *Pedobiologia*, 4, 4, 265-268.
- TORNE E. (von) (1966) — Ergänzende Bemerkungen zur Anzucht von kleinen Bodentieren und zur Massenzucht von Collembolen. *Pedobiologia*, 6, 3/4, 288-292.
- TORNE E. (von) (1967) — Beispiele für mikrobiogene Einflüsse auf den Massenwechsel von Bodentieren. *Pedobiologia*, 7, 3/4, 296-305.
- TOROSSIEN C. et PEPPONNET F. (1968) — Rôle de *Formica polyctena* Forst. dans le maintien des équilibres biologiques forestiers des forêts de feuillus du plateau de Lannemezan. *Ann. Epiphyties*, 19, 1, 97-111.
- TRACEY M.V. (1951) — Cellulase and chitinase of earthworms. *Nature* (Lond.), 167, 776-777.
- TRAN-VINH-AN (1973) — L'action des vers de terre, genre *Hyperiodrilus africanus*, sur quelques propriétés pédologiques d'un sol sablonneux de la région de Kinshasa (Zaire). *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, XI, 3/4, 249-256.
- TRAVE J. (1965) — Quelques techniques de récolte, de triage, d'observation et de conservation des Oribates (Acariens) et autres Microarthropodes. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 2, 1, 23-47.
- TREHEN P., BAILLIOT S. et DELETTRE Y. (1975) — Introduction à la dynamique des populations de Diptères dans les sols de lande rase armoricaine de la région de Paimpont. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 1, 101-112.
- TRICART J. (1957) — Observations sur le rôle ameublisseur des Termites. *Rev. Géomorph. dynam.* n° 11/12, 8è année, 170-172 et 179.
- TSAI PANG-HWA et CHEN NING-SHENG (1964) — Problèmes sur la classification et la faune des Termites en Chine (en chinois), *Acta Ent. Sinica*, XIII, 1, 25-37.

- TSHERNYSHEV W.B., ERSHOVA N.I., TIKHONOVA E.V. et SHAKHANOVA E.M. (1973) — Influence of electrical charges of earth surface on some soil Arthropods. *Pedobiologia*, 13, 6, 437-440.
- TSUKAMOTO J. et WATANABE H. (1977) — Influence of temperature on hatching and growth of *Eisenia foetida* (Oligochaeta, Lumbricidae). *Pedobiologia*, 17, 5, 338-342.
- TUXEN S.L. (1964) — *The Protura*. Act. Sci. Ind., Hermann éd. (Paris), n° 1311, 360 p.
- TWINN D.C. (1974) — Nematodes. In «*Ecology of plant litter decomposition*», vol. 2, C.H. Dickinson et G.J.F. Pugh éd., Academic Press (Lond, New-York), 421-465.
- UECKERT D.N., BODINE M.C. et SPEARS B.M. (1976) — Population density and biomass of the desert termite *Gnathamitermes tubiformans* (Isoptera, Termitidae) in a shortgrass prairie : relationship to temperature and moisture. *Ecology*, 57, 6, 1273-1280.
- UHLEN G. (1953) — Preliminary experiments with earthworms. *Forskning og, forsøk i landbruket*, 161-183.
- USHER M.B. (1969) — Some properties of the aggregations of soil arthropods : Collembola. *J. Anim. Ecol.*, 38, 607-662.
- USHER M.B. (1970) — Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods : Collembola. *Pedobiologia*, 10, 3, 224-236.
- USHER M.B. (1971) — Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods : Mesostigmata. *Pedobiologia*, 11, 1, 27-39.
- USHER M.B. (1975) — Some properties of the aggregations of soil arthropods : Cryptostigmata. *Pedobiologia*, 15, 5, 355-363.
- USUKI I. (1955) — Earthworms and some environmental factors, especially oxydation-reduction potentials. *Sci. Rep. Tôhoku Univ. Ser.* (Japon), 4, 21, 13-23.
- VAHLKAMPF (1905) — Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Amoeba limax* einschliesslich der Züchtung auf Künstlichen Nährböden. *Arch. für Protistenkunde*, 5, 2, 167-220.
- VAN DE BUND C.F. (1965) — Changes in the soil fauna caused by the application of insecticides. *Boll. Zool. Agr. Bachic. Ser.* (Plant Protection Serv., Wageningen), 2, 7, 185-212.
- VANDEL A. (1961) — Les Cloportes, fertilisent-ils les terres arides ? *La Nature, Science Progr.*, n° 3319, 492-495.
- VAN DER DRIFT J. (1949) — De bodenfauna in onze bossen. *Ned. Bosb. Tijdschr.*, 21, 2/3, 31-43 et 67-76.
- VAN DER DRIFT J. (1951) — Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Meded. Inst. Toegep. biol. Onderz. Nat.*, 9, 1-168.
- VAN DER DRIFT J. (1955) — Invloed van wormen op humusvorming. *Tuinbouwk. Onderz. Jversl.*, 31-32.
- VAN DER DRIFT J. (1961) — Oorzaken en gevolg van verschillen in bodemfauna in verschillende typen eikenbos. *Ned. Bosbouw*, 33, 4, 90-108.
- VAN DER DRIFT J. (1962) — The soil animals in an oak-wood with different types of humus formation. In «*Progress in Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 343-347.
- VAN DER DRIFT J. (1964) — Soil fauna and soil profile in some inland-dune habitats. In «*Soil Micromorphology*», Elsevier éd. (Amsterdam, Lond., New-York), 69-81.

- VAN DER DRIFT J. (1965) – The effects of animal activity in the litter layer. In «*Experimental Pedology*», Proc. 11th Easter School agric. Sci., Univ. Nottingham, 227-235.
- VAN DER DRIFT J. et WITKAMP M. (1960) – The significance of the break-down of oak-litter by *Enoicyla pusilla* Burm. *Arch. Néerl. Zool.*, XIII, 486-492.
- VAN DER HAMMEN L. (1972) – Spinachtigen Arachnidea. IV - Mitjen, Acarida. Algemene inleiding in de acarologie. *Koninklijke nederlandse natuurhistorische vereniging*, 91, 1-71.
- VAN HOOK R.I. (1974) – Cadmium, Lead and Zinc distributions between earthworms and soils : potentials for biological accumulation. *Bull. of Environmental Contamination and Toxicology*, 12, 4, 509-512.
- VANNIER G. (1964a) – Description d'un appareil à trier la microfaune. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 1, 1, 67-71.
- VANNIER G. (1964b) – Extracteur automatique de microfaune du sol à programmation pour études écologiques. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 1, 3, 421-441.
- VANNIER G. (1965) – Coupelle à trier la microfaune du sol. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 2, 1, 49-52.
- VANNIER G. (1966) – Le prélèvement de sol en plaques pour l'étude des Microarthropodes. *Rev. Écol. Biol. Sol*, III, 4, 549-556.
- VANNIER G. (1967a) – Définition des rapports entre les Microarthropodes et l'état hydrique des sols. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 265, 22, 1741-1744.
- VANNIER G. (1967b) – Étude in situ des réactions de la microfaune au dessèchement progressif d'un type de sol donné. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 265, 25, 2090-2092.
- VANNIER G. (1970) – Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Techniques relatives à l'extraction des Arthropodes du sol. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VII, 2, 289-309.
- VANNIER G. (1971a) – Signification de la persistance de la pédofaune après le point de flétrissement permanent dans les sols. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VIII, 3, 343-365.
- VANNIER G. (1971b) – I - Techniques d'étude des populations des Microarthropodes du sol. II - Exemple d'une étude écologique : les Microarthropodes et l'état hydrique du sol. In «*La Vie dans les Sols*», Gauthier Villars éd. (Paris), 83-109 et 111-146.
- VANNIER G. (1971c) – Les Fourmis, prédateurs permanents de certains types de Collemboles. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VIII, 1, 119-132.
- VANNIER G. (1973a) – Étude de la transpiration chez un insecte Collembole au cours de son exuviation. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 277, 20, 2231-2234.
- VANNIER G. (1973b) – Incidence du climat sur les Microarthropodes d'un sol forestier en région tempérée. *Bull. d'Écologie*, IV, 3, 151-185.
- VANNIER G. (1974) – Variation du flux d'évaporation corporelle et de la résistance cuticulaire chez *Tetradontophora bielensis* (Waga), insecte collembole vivant dans une atmosphère à régime hygrométrique variable. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 11, 2, 201-211.
- VANNIER G. (1975) – Étude de la rétention hydrique chez l'insecte Collembole *Tetradontophora bielensis*. *Pedobiologia*, 15, 1, 68-80.
- VANNIER G. et ALPERN I. (1968) – Techniques de prélèvements pour l'étude des distributions horizontales et verticales des microarthropodes du sol. *Rev. Écol. Biol. Sol*, V, 2, 225-235.

- VANNIER G. et CANCELA DA FONSECA J.P. (1966) — L'échantillonnage de la microfaune du sol. *La Terre et la Vie*, 1, 77-104.
- VANNIER G. et MASSOUD Z. (1967) — Productions cireuses chez les Collemboles Neelidae. *Rev. Écol. Biol. Sol*, IV, 1, 123-130.
- VANNIER G. et THIBAUD J.M. (1968) — Le concept de disponibilité en eau appliqué à une population de Collemboles Hypogastruridae vivant dans le guano de grotte. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 267, 7, 778-781.
- VANNIER G. et VIDAL P. (1965) — Sonde pédologique pour l'échantillonnage des Microarthropodes. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 2, 3, 333-337.
- VAN RHEE J.A. (1965) — Earthworm activity and plant growth in artificial cultures. *Plant and Soil*, XXII, 1, 45-48.
- VAN RHEE J.A. (1969a) — Inoculation of earthworms in a newly drained polder. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 128-132.
- VAN RHEE J.A. (1969b) — Development of earthworm populations in polder soils. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 133-140.
- VAN RHEE J.A. et NATHANS S. (1961) — Observations on earthworm populations in orchard soils. *Netherlands J. of Agr. Sci.*, 9, 2, 94-100.
- VAN RHEE J.A. et NATHANS S. (1973) — Ecological aspects of earthworm populations in relation to weather conditions. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 10, 4, 523-533.
- VERNA A. (1967) — Un appareil de tri à comptage automatique pour la microfaune du sol. *Rev. Écol. Biol. Sol*, IV, 1, 113-117.
- VIMMERSTEDT J.P. et FINNEY J.H. (1973) — Impact of earthworm introduction on litter burial and nutrient distribution in Ohio strip-mine spoil banks. *Soil Sci. Soc. America Proc.*, 37, 3, 388-391.
- VOISIN A. (1960) — *Dynamique des herbages*. La Maison rustique éd. (Paris), 320 p.
- VOLTERRA V. (1928) — Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *J. Conseil*, 3, 1-51, cité dans «Fundamentals of Ecology» d'Odum, 3è éd. (1971).
- VOLZ P. (1954) — Über die Rolle der Tierwelt in Waldböden, besonders beim Abbau der Fallstreu. *Z. Pflanzenernähr. Düngung Bodenkd.*, 64, 230-237.
- VOLZ P. (1972) — Über Trockenresistenz und Wiederaufleben der Mikrofauna (insbesondere Protozoen) des Waldbodens. *Pedobiologia*, 12, 2, 156-166.
- VORONOV N.P. (1968) — Über die Wühltätigkeit des Maulwurfes — *Talpa europaea* L. *Pedobiologia*, 8, 1, 97-122.
- WAKERLEY S.B. (1963) — Effect of lime and phosphate on soil Collembola. *Ann. appl. Biol.*, 51, 171-172.
- WALKER J.T., SPECHT C.H. et BEKKER J.F. (1966) — Nematicidal activity to *Pratylenchus penetrans* by culture fluids from actinomycetes and bacteria. *Canad. J. Microbiol.*, 12, 347-351.
- WALLACE H.R. (1959) — Further observations on some factors influencing the emergence of larvae from cysts of the beet eelworm *Heterodera schachtii* Schmidt. *Nematologica*, 4, 245-252.

- WALLACE H.R. (1962) — The movement of Nematodes in relation to some physical properties of soil. In «*Progress in Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 328-333.
- WALLACE H.R. et DONCASTER C.C. (1964) — A comparative study of the movement of some microphagous, plant-parasitic and animal-parasitic nematodes. *Parasitology*, 54, 313-326.
- WALLACE M.M.H. (1968) — The ecology of *Sminthurus viridis*. II - Diapause in the aestivating egg. *Austr. J. Zool.*, 16, 871-883.
- WALLWORK J.A. (1958) — Notes on the feeding behaviour of some forest soil acarina. *Oikos-Acta oecologica scandinavica*, 9, 2, 260-271.
- WALLWORK J.A. (1959) — The distribution and dynamics of some forest soil mites. *Ecology*, 40, 4, 557-563.
- WALLWORK J.A. (1976) — *The distribution and diversity of soil fauna*. Academic Press (London, New-York, San Francisco), 355 p.
- WASAWO D.P.S. et VISSER S.A. (1959) — Swampworms and tussock mounds in the swamps of Teso, Uganda. *East Afric. Agric. J.*, XXV, 2, 86-90.
- WASILEWSKA L. (1974a) — Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (The Carpathians). XIII - Quantitative distribution, respiratory metabolism and some suggestion on production of nematodes. *Ekologia Polska*, 22, 3/4, 651-668.
- WASILEWSKA L. (1974b) — Number, biomass and metabolic activity of nematodes of two cultivated fields in Turew. *Zeszyty Problemowe Postepow Nauk Rolniczych*, 154, 419-442.
- WATANABE H. (1975) — On the amount of cast production by the megascolecid earthworm *Pheretima hupeiensis*. *Pedobiologia*, 15, 1, 20-28.
- WATANABE H. et TSUKAMOTO J. (1976) — Seasonal change in size class and stage structure of Lumbricid *Eisenia foetida* population in a field compost and its practical application as the decomposer of organic waste matter. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 13, 1, 141-146.
- WATERHOUSE J.S. (1968) — Studies on the garden Symphylan, *Scutigerella immaculata*, Symphyla : Scutigerellidae. *Canad. Ent.*, 100, 172-178.
- WATERS R.A.S. (1952) — Earthworms and the fertility of pasture. *Proc. 13th Conf. New-Zealand Grassland Assoc.*, 168-175.
- WATERS R.A.S. (1955) — Numbers and weights of Earthworms under a highly productive pasture. *New-Zealand J. Sci. Techno.*, A36, 516-525.
- WATSON J.P. (1962) — The soil below a termite mound. *Soil Sci.*, 13, 1, 46-51.
- WATSON J.P. (1967) — A termite mound in an Iron Age burial ground in Rhodesia. *J. Ecol.*, 55, 663-669.
- WATSON J.P. (1969) — Water movement in two termite mounds in Rhodesia. *J. Ecol.*, 57, 441-451.
- WATSON J.P. (1970) — Contribution of termites to development of zinc anomaly in Kalahari sand. *Trans. Inst. Mining Metall.*, sect. B (App. Earth Sci.), 79, 53-59.
- WATSON J.P. (1972) — The distribution of gold in termite mounds and soils at a gold anomaly in Kalahari sand. *Soil Sci.*, 113, 5, 317-321.

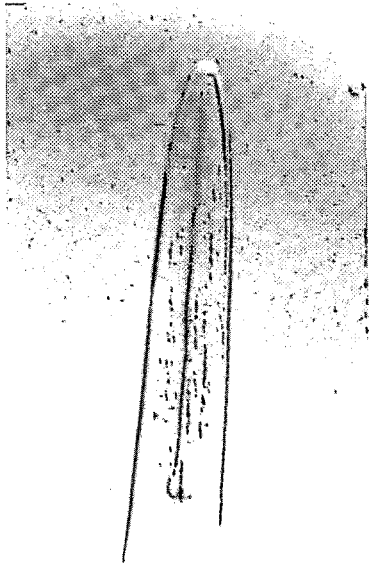
- WATSON J.P. (1974) — Termites in relation to soil formation groundwater, and geochemical prospecting. *Soils and Fertilizers*, 37, 5, 111-114.
- WATSON J.P. (1975) — The composition of termite (*Macrotermes spp.*) mounds on soil derived from basic rock in three rainfall zones of Rhodesia. *Geoderma*, 14, 2, 147-158.
- WATSON J.P. (1977) — The use of mounds of the termite *Macrotermes falciger* (Gerstäcker) as a soil amendment. *Journal of Soil Science*, 28, 4, 664-672.
- WATSON J.A.L. et GAY F.J. (1970) — Role of grass-eating termites in the degradation of a mulga ecosystem. *Search* 1, n° 1, 43 ; CSIRO Abstr., 18, 131.
- WEBER G. (1953) — Die Makrofauna leichter und schwerer Ackerböden und ihre Beeinflussung durch Pflanzenschutzmittel. *Z. Pflanzenernähr. Dungung Bodenkde*, 61, 107-118.
- WEBER N.A. (1966) — Fungus growing ants and soil nutrition. In «*Monografias I, Progressos en Biologia del Suelo*», Actas del primer Col. latinoamericano del Biol. del Suelo, Univ. Nac. Bahia Blanca (Argentina). Centro Coop. Cient. UNESCO para america latina, Montevideo (Uruguay), 221-256.
- WEBSTER J.M. (1964) — Interaction of temperature and suction in relation to movement of eelworms. *Nature* (Lond.), 202, n° 4932, 574-575.
- WEESNER F.M. (1960) — Evolution and biology of Termites. *Ann. Rev. Ent.*, 5, 153-170.
- WEISSEN F. (1973) — Evolution d'une litière de hêtraie après fertilisation. *Bull. Rech. Agro. Gembloux*, VIII, 1, 42-55.
- WHITE J.J. (1968) — Bioenergetics of the woodlouse *Tracheoniscus rathkei* Brandt in relation to litter decomposition in a deciduous forest. *Ecology*, 49, 4, 694-704.
- WIECEK C.S. et MESSENGER A.S. (1972) — Calcite contributions by earthworms to forest soils in northern Illinois. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 36, 3, 478-480.
- WIKEN E.B., BROERSMA K., LAVKULICH L.M. et FARSTAD L. (1976) — Biösynthetic alteration in a British Columbia soil by ants (*Formica fusca* L.). *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, 40, 3, 422-426.
- WILCKE D.E. (1963) — Untersuchungen über den Einfluss von Bodenverdichtungen auf das tierische Edaphon landwirtschaftlich genutzter. *Flächen. Z. Acker-u.PflBau.*, 118, 1-44.
- WILCKE D.E. (1966) — Humidité et Nématodes dans le sol (en allemand). *Z. PflKrankh. PflPath. PflSchutz*, 73, 14-27.
- WILCOCKS C.R. et OLIVER E.H.A. (1971) — A rapid mechanical method for extracting soil arthropods. *N.-Z. Journal Agric. Res.*, 14, 725-734.
- WILLIAMS C.B. (1951) — Diversity as an measurable character of an animal or plant population. *L'année biologique*. 27, 2, 129-141.
- WILLIAMS J.E. et WIEGERT R.G. (1971) — Effects of naphtalene application on a coastal plain broomsedge (*Andropogon*) community. *Pedobiologia*, 11, 1, 58-65.
- WILLIS E.R. et ROTH L.M. (1962) — Soil and moisture relations of *Scaptocoris divergens* Froeschner (Hemiptera, Cydnidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 55, 21-33.
- WILSON W.R. et FRENCH N. (1975) — Population studies of stem eelworm (*Ditylenchus dipsaci*) in microplots, field plots and fields in the north of England under different crop rotations. *Plant Pathology*, 24, 3, 176-183.

- WINCHESTER J.A. (1968) — Plant parasite nematodes of three widely separated areas in the american tropical rain forest. In «*Progressos em Biodinâmica e Produtividade do Solo*», Primavesi éd. (Santa Maria, Brésil), 185-186.
- WISE K.A.J. (1965) — News records of Collembola and Acarina in Antarctica. *Pacific Insects*, 6, 522-523.
- WITKAMP M. et VAN DER DRIFT J. (1961) — Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. *Plant and Soil*, XV, 4, 295-311.
- WOOD T.G. (1965) — Comparison of a funnel and a flotation method for extracting Acari and Collembola from moorland soils. *Pedobiologia*, 5, 1/2, 131-139.
- WOOD Th. G., JOHNSON R.A. et OHIAGU Cl. (1977) — Populations of termites (Isoptera) in natural and agricultural ecosystems in southern Guinea savanna near Mokwa, Nigeria. *Géo.-Eco.-Trop.*, 1, 2, 139-148.
- WOODRING J.P. et COOK E.F. (1962) — The biology of *Ceratozetes cisalpinus*, *Scheloribates laevigatus* and *Oppia nana* with a description of all stages. *Acarologia*, 4, 101-137.
- WRIGHT M.A. (1972) — Factors governing ingestion by the earthworm *Lumbricus terrestris* (L.) with special reference to apple leaves. *Ann. appl. Biol.*, 70, 2, 175-188.
- YAKUSHEV V.M. (1968) — Influence of termite activity on the development of laterite soil. *Soviet Soil Sci.*, 1, 109-111.
- YEATES G.W. (1968) — An analysis of annual variation of the nematode fauna in dune sand, at Himatangi Beach, New Zealand. *Pedobiologia*, 8, 2, 173-207.
- YEATES G.W. (1976) — Earthworm population of a pasture spray-irrigated with dairy shed effluent. *New-Zealand J. Agric. Res.*, 19, 3, 387-391.
- ZACHARIAE G. (1963) — Was leisten Collembolen für den walddhumus ? In «*Soil Organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 109-124.
- ZACHARIAE G. (1964) — Welche bedeutung haben Enchytraeen im Waldboden ? In «*Soil Micromorphology*», Elsevier éd. (Amsterdam, Lond., New-York), 57-67.
- ZACHEO G. et LAMBERTI F. (1974) — Méthode rapide pour séparer les œufs de nématode du sol et des tissus de plantes (en italien). *Nematologia Mediterranea*, 2, 1, 55-59.
- ZAHER F., ISENBERG H.D., ROSENFELD M.H. et autres (1953) — Distribution of soil actinomycetes antagonistic to protozoa. *J. Parasitol.*, 39, 33-37.
- ZAJONC I. (1971a) — Synusia analysis of earthworms (Lumbricidae-Oligochaeta) in the oak-horn-beam forest in south-west Slovakia. In «*Productivité des écosystèmes forestiers*», Actes Coll. Bruxelles (27/31 oct. 1969), UNESCO (Paris), 443-452.
- ZAJONC I. (1971b) — La distribution quantitative des lombrics (Lumbricidae Oligochaeta) dans les grands types mondiaux d'écosystèmes forestiers. In «*Productivité des écosystèmes forestiers*», Actes Coll. Bruxelles (27/31 oct. 1969), UNESCO, 453-462.
- ZAJONC I. (1971c) — Participation des Lombrics (Lumbricidae) dans la libération des éléments minéraux des feuilles mortes d'une forêt de hêtres et de chênes. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium Pedobiologiae (Dijon, 14/19-IX-1970)*», INRA, 387-395.

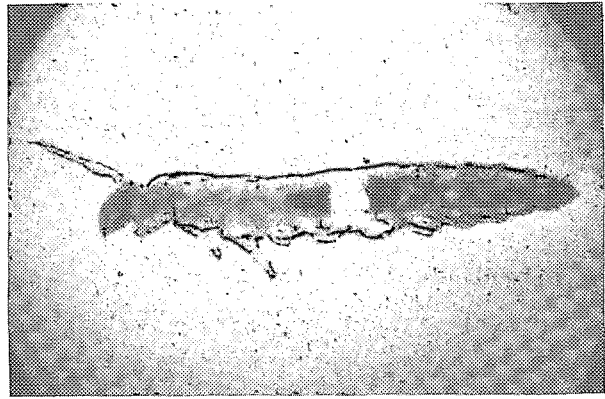
- ZAJONC I. (1975) — Variations in meadow associations of earthworms caused by the influence of nitrogen fertilizers and liquid-manure irrigation. In «*Progress in Soil Zoology*», Proc. 5th. int. Coll. Soil Zool. (Prague), Jan Vanek éd., Dr W. Junk (La Hague) et Academia (Prague), 497-503.
- ZICSI A. (1954) — Determination of number and size of sampling unit for estimating Lumbricides populations of arable soils. *Agro. stud.*, 1, 14, 1-20.
- ZICSI A. (1959) — Beitrag zur geographischen Verbreitung und Ökologie von *Allolobophora antipai* (Michaelsen) 1891 (Oligochaeta). *Ann. Univ. Sci. Budapest, sect. Biol.*, 2, 283-292.
- ZICSI A. (1966) — Laboratory observations on the feeding ecology of earthworm species in Hungary. In «*Monografías I, Progressos en Biología del Suelo*», Actas del primer Col. latinoamericano del Biol. del Suelo, Univ. Nac. Bahia Blanca (Argentina). Centro Coop. Cient. UNESCO para América latina, Montevideo (Uruguay), 267-282.
- ZICSI A., HARGITAI L. et POBOZSNY M. (1971) — Über die Auswirkung der Tätigkeit der Regenwürmer *Lumbricus polyphemus* Fitz. auf die Veränderungen der Humusqualität im Boden. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium Pedobiologiae (Dijon, 14/19-IX-1970)*», INRA, 397-408.
- ZIMKA J. (1966) — The predacity of the field frog (*Rana arvalis* Nilsson) and food levels in communities of soil macrofauna of forest habitats. *Ekologia Polska*, sér. A, XIV, 30, 589-605.
- ZINKLER D. (1966) — Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von Collembolen (Apterygota) und Anderen Bodenkleinarthropoden. *Z. vergl. Physiol.*, 52, 2, 99-144.
- ZINKLER D. (1971) — Carbohydrasen streubewohnender Collembolen und Oribatiden. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon, 14/19-IX-1970)*», INRA, 329-334.
- ZLOTIN R.I. (1971) — Invertebrate animals as a factor of the biological turnover. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon, 14/19-IX-1970)*», INRA, 455-501.
- ZUBKOVA L.V. (1971) — Effet des rejets des sousliks sur les propriétés chimiques des solonetz-solontchak du semi désert argileux de la région Trans-Volga (en russe). *Pochvovedenie*, 4, 73-80.
- ZYROMSKA-RUDZKA H. (1974) — Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (The Carpathians). XIV - The occurrence of Oribatid mites, intermediate hosts of Cestodes. *Ekologia Polska*, 22, 3/4, 669-678.

PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

- 1 – Stylet d'un Nématode phytophage (long. 0,2 mm)
- 2 – Protoure (long. 0,5 mm)
- 3 – Collemboule Entomobryidae (long. 5 mm)
- 4 – Bouquets de soies d'un Enchytréide (long. 0,06 mm)
- 5 – Organe pseudostigmatique d'un Acarien Oribate (long. 0,09 mm)
- 6 – Coléoptère Ptiliidae des litières (long. 0,8 mm)



1



2



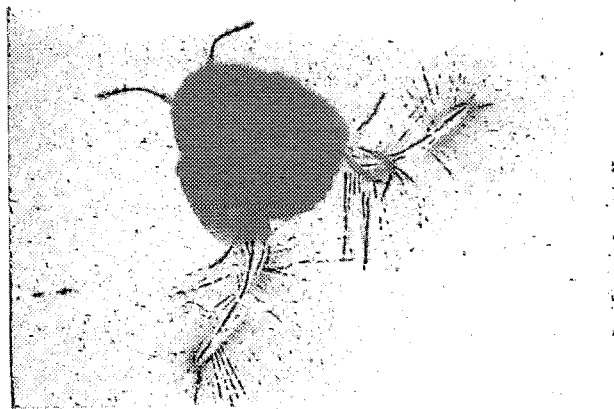
3



4



5



6

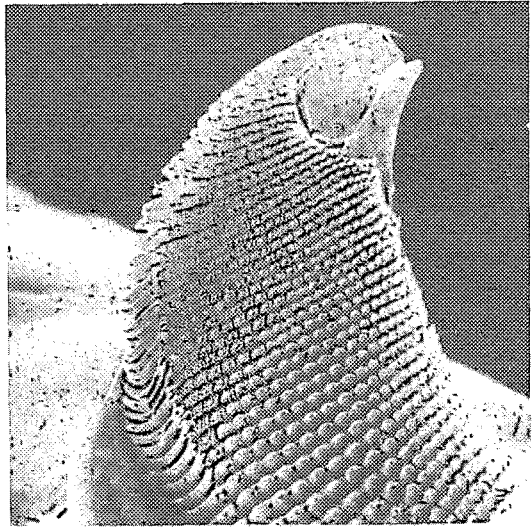
PLANCHE I

Observations à la loupe binoculaire et au microscope ordinaire.

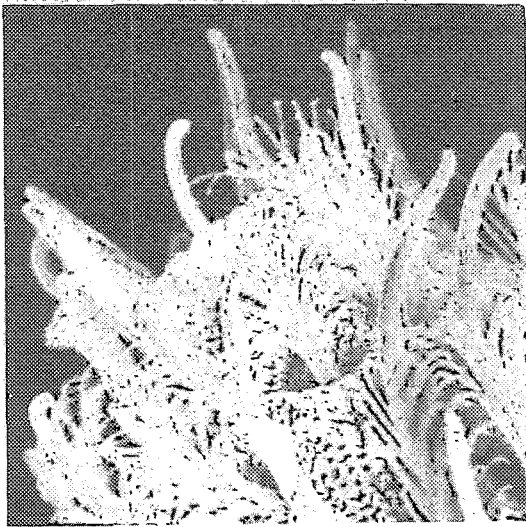
- 1 – Vue antérieure de la bouche de *Pseudosinella* sp. (Collembole)
x 1530 Photo STOMP.
- 2 – Surface de la partie basale de la « plaque molaire » mandibulaire de *Tomocerus minor* (Collembole)
x 1330 in ELLIS, 1974.
- 3 – Abondance des récepteurs sensoriels sur l'apex antennaire d'*Orchesella villosa* (Collembole)
x 3470 Photo MASSOUD.
- 4 – Apex antennaire de *Stylopauropus pedunculatus* (Pauropode)
x 1330 Photo MASSOUD.
- 5 – Organe post-antennaire de *Typhlogastrura mendizabali* (Collembole)
x 1400 Photo THIBAUD.
- 6 – Tégument et écailles de *Tomocerus minor* (Collembole) avec, au centre, une soie sensorielle.
x 1070 Photo ELLIS.



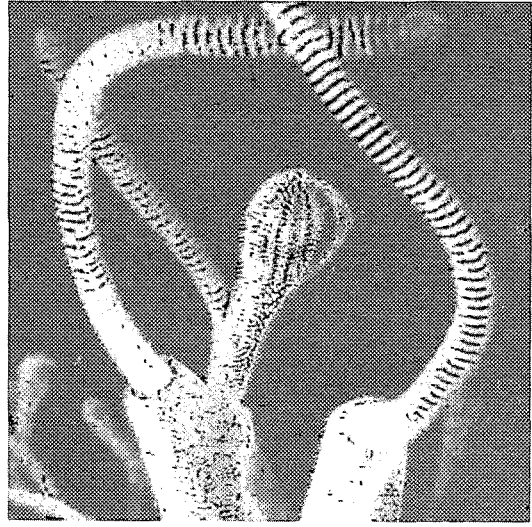
1



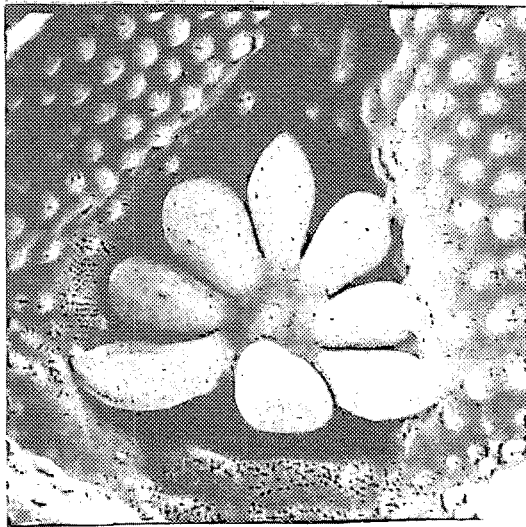
2



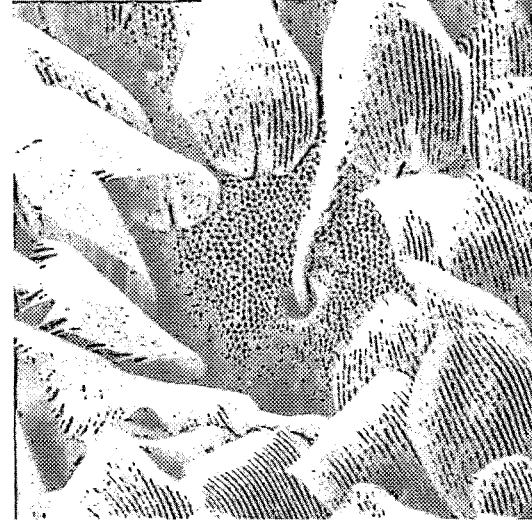
3



4



5

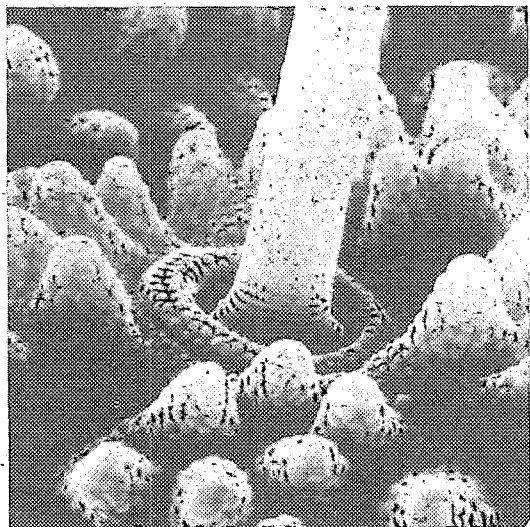


6

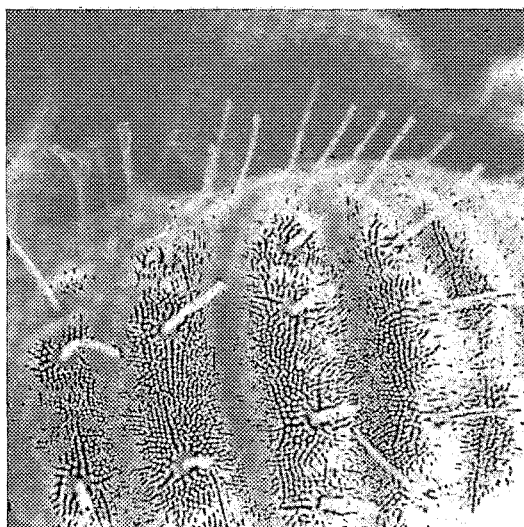
PLANCHE II

Intérêt et beauté des observations faites au microscope électronique à balayage.

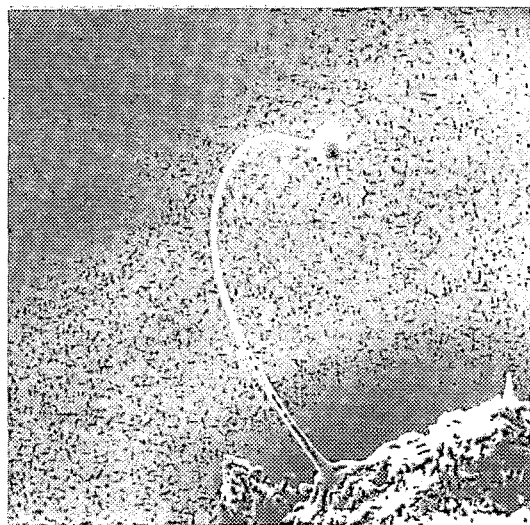
- 1 — Phanère et grains tégumentaires sur le côté droit de l'abdomen I de *Neamura muscorum* (Collembole)
x 3330 Photo MASSOUD.
- 2 — Poils glandulaires cireux du grand abdominal de *Dicyrtomina atra* (Collembole)
x 370 in JUBERTHIE C., MASSOUD Z., 1977.
- 3 — Spermatophore d'*Allacma fusca* (Collembole)
x 130 Photo MASSOUD.
- 4 — Oeufs de *Typhlogastrura balazuci* (Collembole)
x 150 Photo THIBAUD.
- 5 — Vue de profil du mucron (dernier article de l'appareil saltatoire) chez *Orchesella villosa* (Collembole)
x 1300 Photo ELLIS.
- 6 — Tégument et soie sensorielle postérieure de *Labidostomma barbea* (Acarien Trombidiforme)
x 1530 Photo ROBAUX.



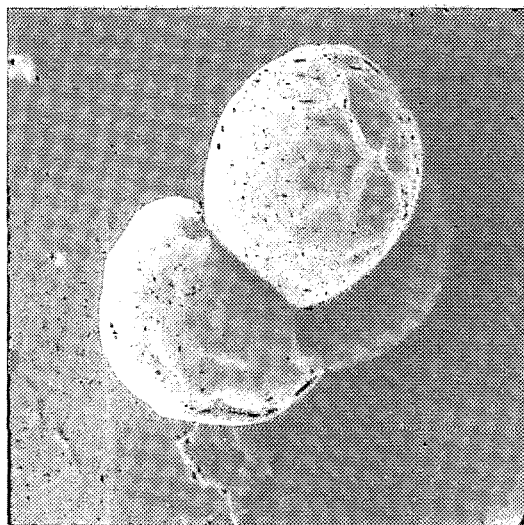
1



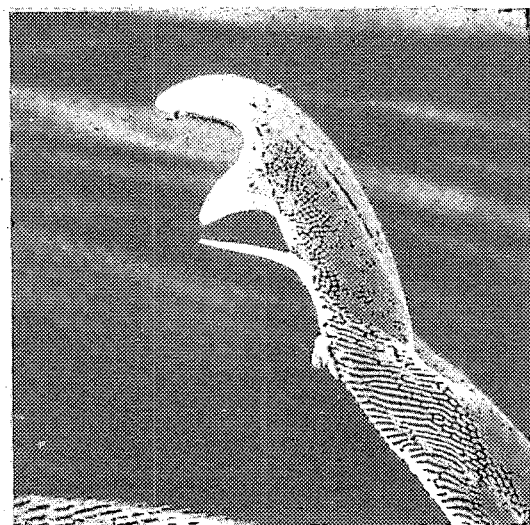
2



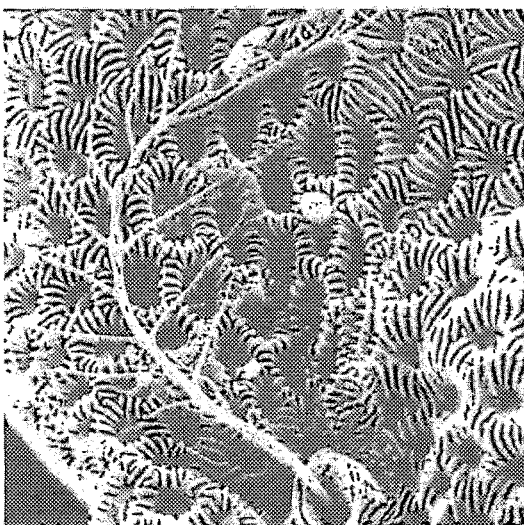
3



4



5



6

PLANCHE III

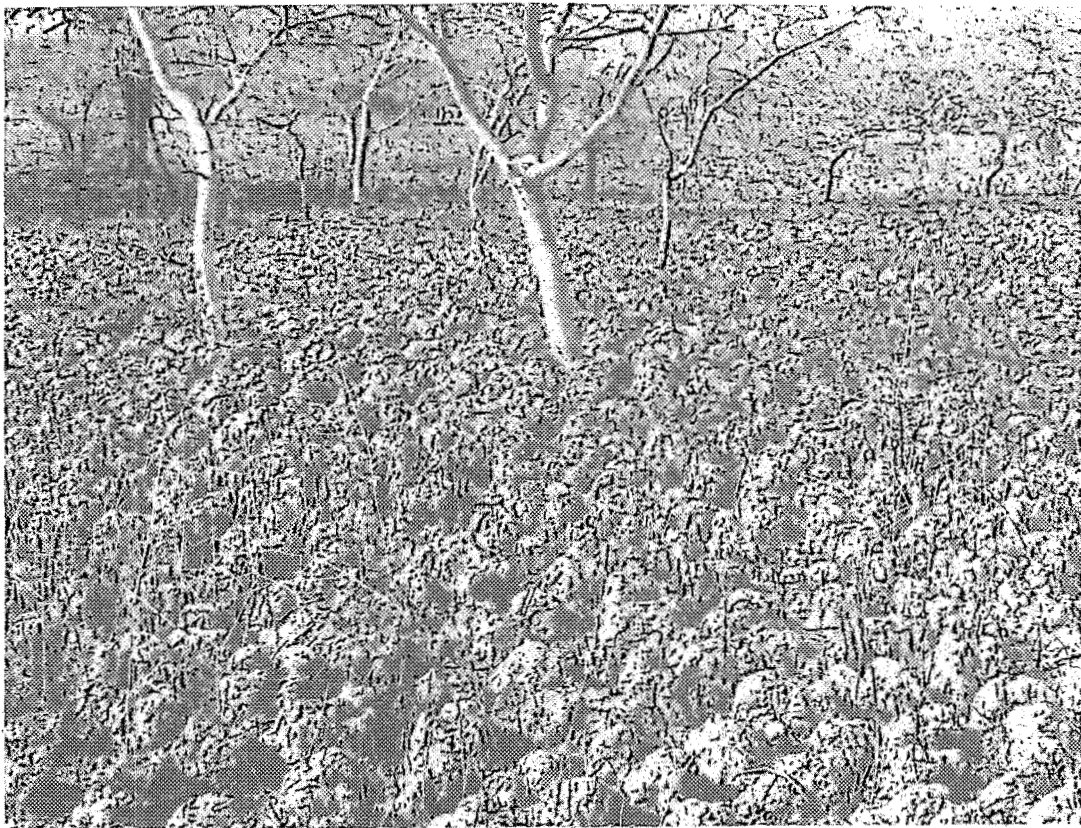
Intérêt et beauté des observations faites au microscope électronique à balayage (suite).

1 – Sol à rejets de vers (Nord-Cameroun)

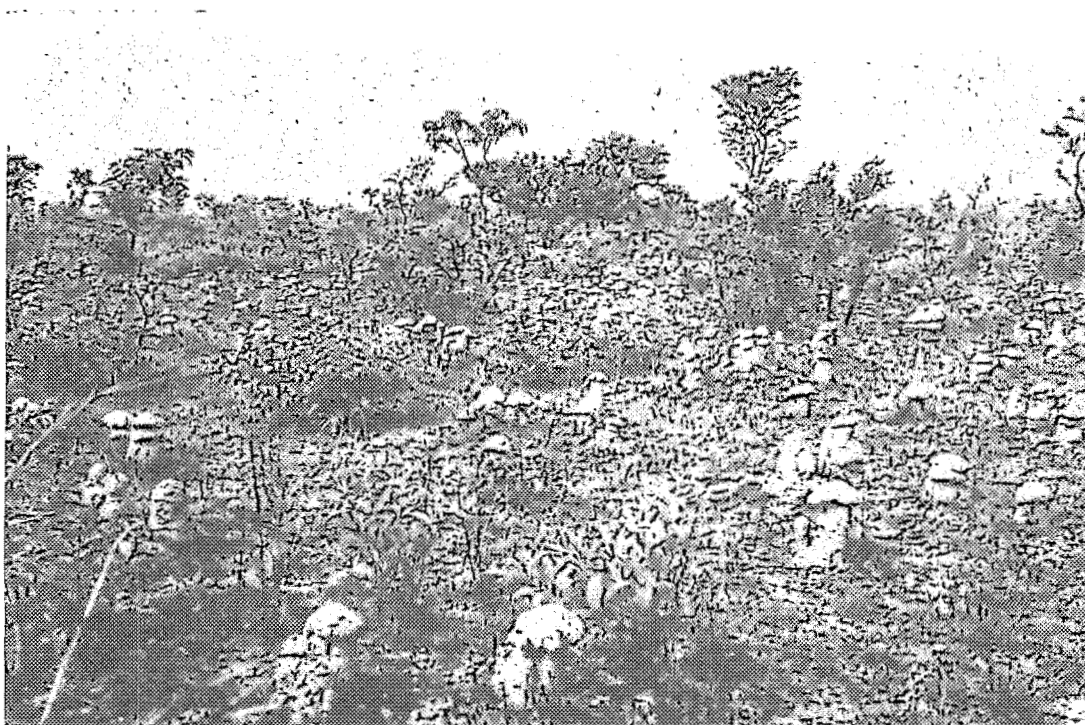
Photo SUSINI.

2 – Sol à termitières de *Cubitermes* (Centre-Cameroun)

Photo BACHELIER.



1



2

PLANCHE IV
Action spectaculaire de la Faune du sol.

O.R.S.T.O.M.
Service des Publications
S.S.C. BONDY

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
ET TECHNIQUE OUTRE-MER

Direction générale :

24, rue Bayard - 75008 PARIS

Service des Publications :

70-74, route d'Aulnay - 93140 BONDY

O.R.S.T.O.M. Éditeur
Dépôt légal : 4^e trim. 1978
I.S.B.N. : 2-7099-0530-2