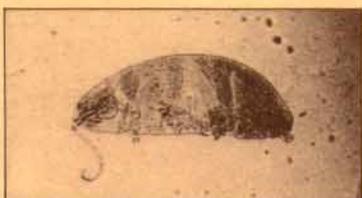


G. Sacherler



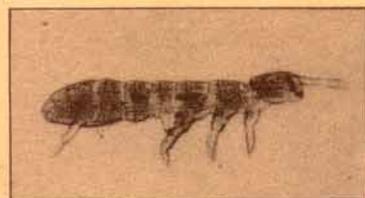
LA FAUNE



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 ; DOMMARGUES 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 BIOCENOSSES. 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 *nécrophages* 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'amoinde irrévérablement 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 Collembolés) 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 atmosphère = 1,033 kg/cm²), ou en centimètres d'eau par le potentiel capillaire (ou pF) qui en est le logarithme. On mesure ce pF à l'aide d'une bougie poreuse reliée à un manomètre, à l'aide de variations 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/cm² et définit la *capacité de rétention au champ*, c'est-à-dire l'eau de gravité à écoulement rapide.

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

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

Le pF 5 correspond à une force d'extraction de 100 kg/cm² et définit une *eau d'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 :

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

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) :

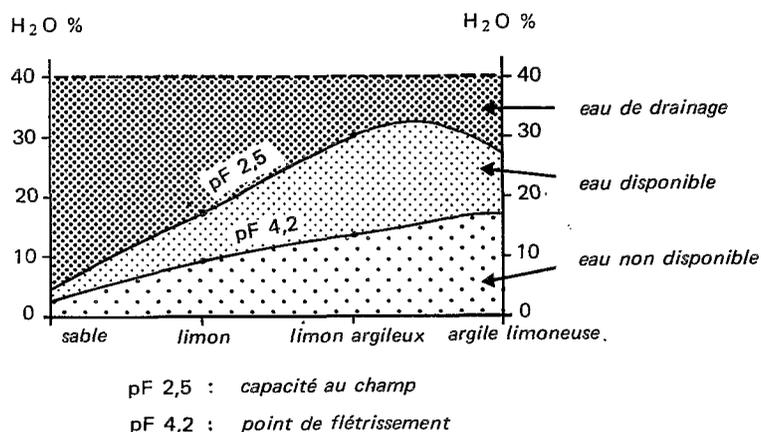


Fig. 1 – Variations de la quantité d'eau disponible en fonction de la nature du sol (d'après VANNIER, 1971a).

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 Collemboles 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 Collemboles 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.

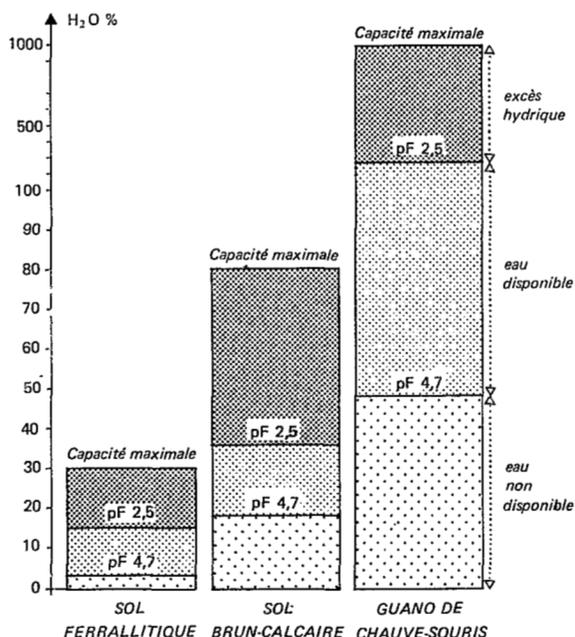


Fig. 2 — Comparaison des quantités d'eau disponible ou non pour les Microarthropodes dans trois types de substrats différents (d'après VANNIER, 1971a).

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 Collemboles, 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 Collemboles 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 CO₂ de son atmosphère y présente alors un fort maximum d'été.

C'est au moment où le sol dégage le plus de CO₂ 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 Collemboles, 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 Collemboles, 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 Collemboles 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 pF 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 Collemboles *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 modèleraient 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 Collemboles isolés sur des herbes envahies par un champignon. Ces Collemboles ne pouvaient apparemment pas pénétrer dans le filet mycélien du champignon colonisateur, mais en revanche, en s'attaquant à l'herbe sur laquelle ils vivaient, ces Collemboles avaient modifié par leurs déjections les conditions 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 Collemboles. 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 Paramécie (*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 PEPPONNET (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) :

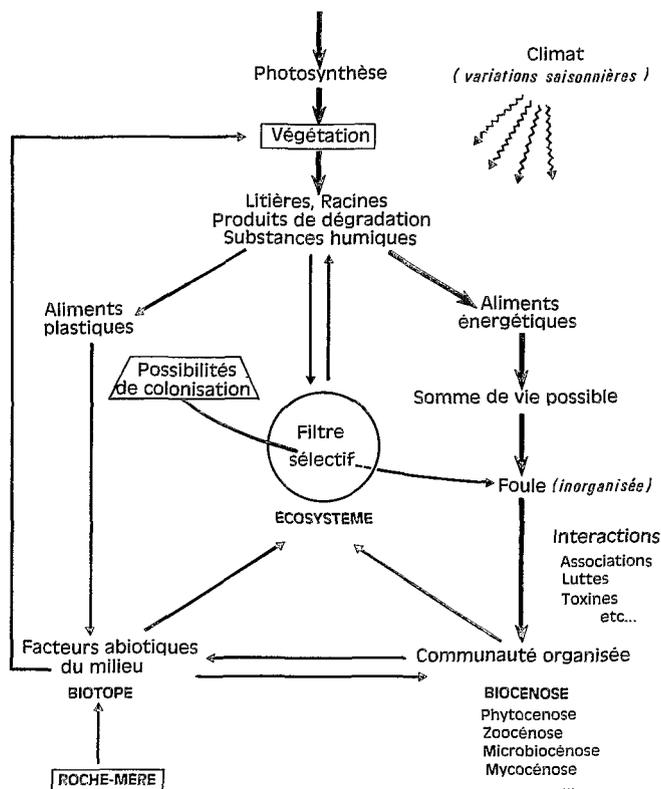


Fig. 3 — Schéma du déterminisme de la vie dans le sol.

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

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

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.

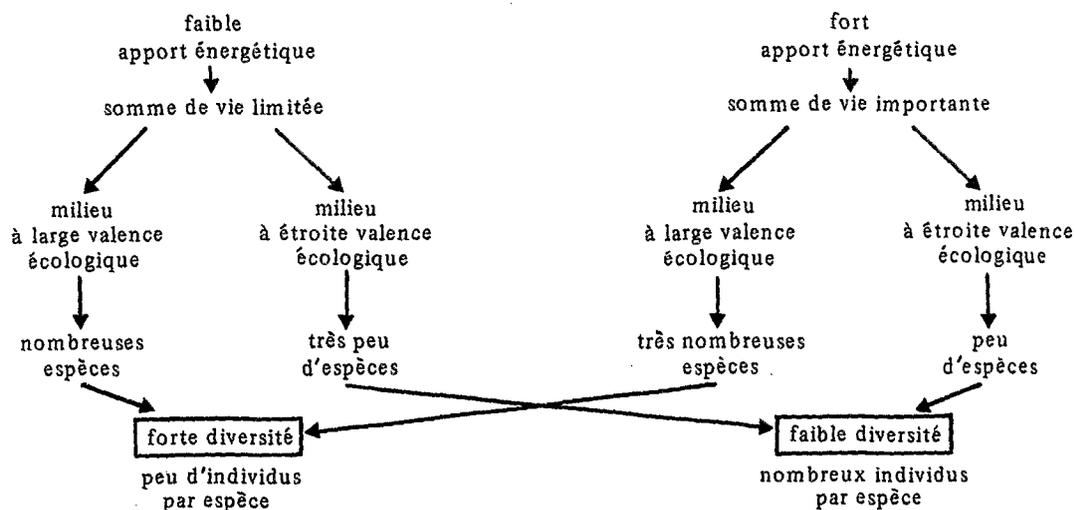


Fig. 4 - Schéma du déterminisme de la diversité.

(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'avérait 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 préférierions 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*».

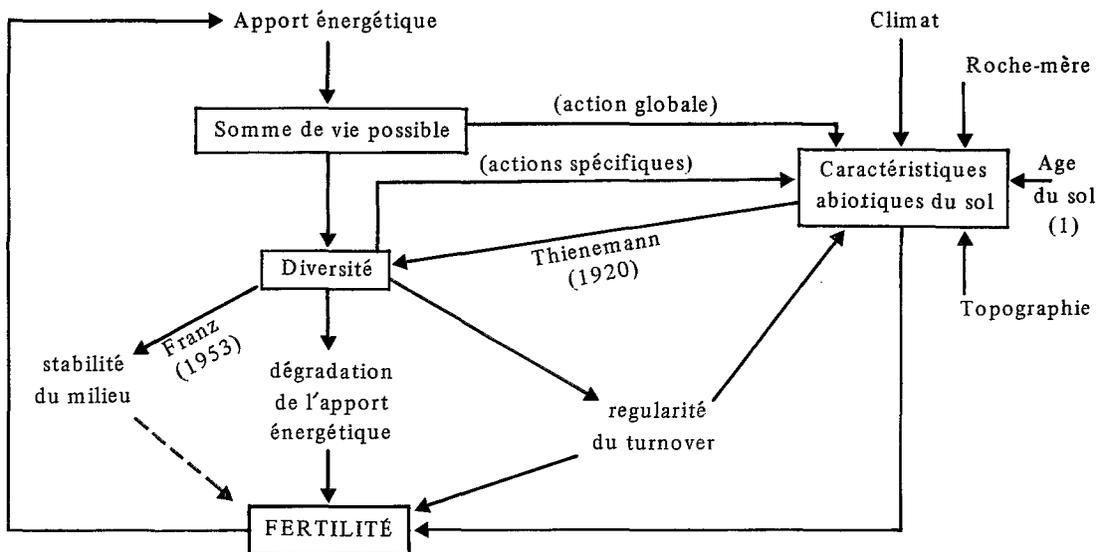
La diversité, liée à la multiplication des niches écologiques, crée la spécialisation fonctionnelle des espèces et permet un meilleur rendement dans la dégradation énergétique, celle-ci s'effectuant alors sans engorgement au long des chaînes trophiques.

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 Collemboles 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 CO₂ 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 carbonisation 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 brunies 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 (Collemboles 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 Collemboles 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,

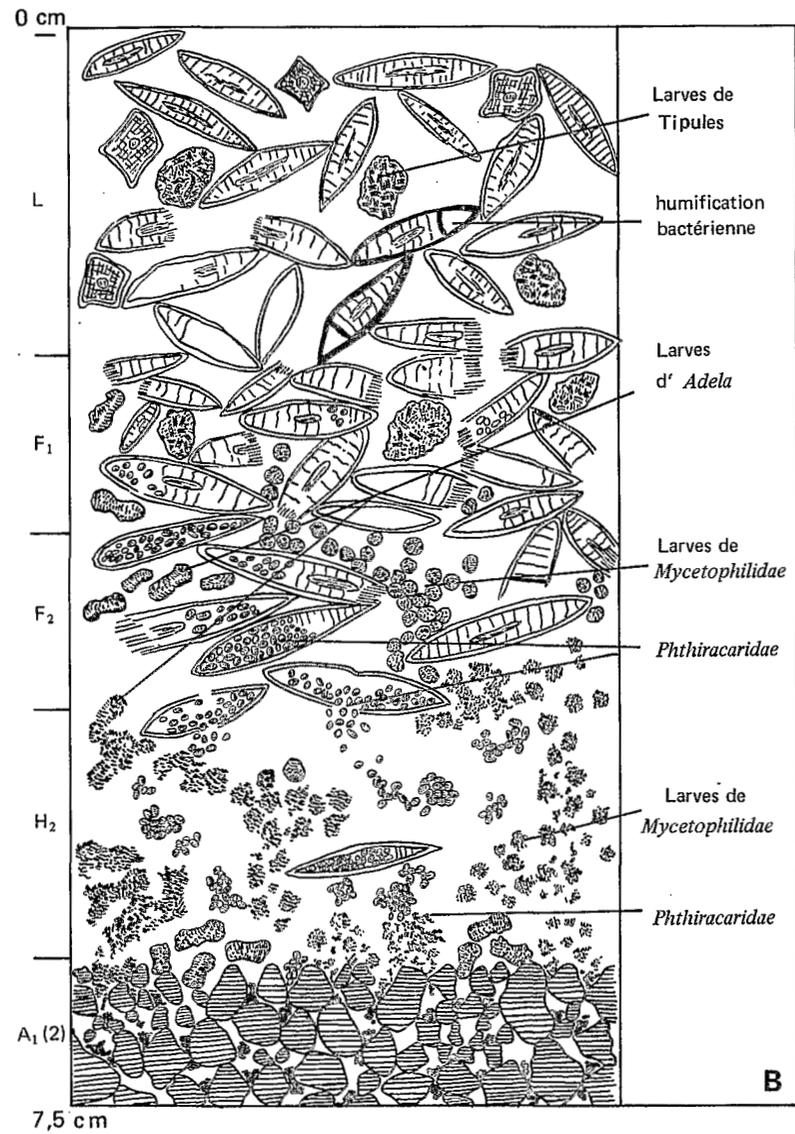
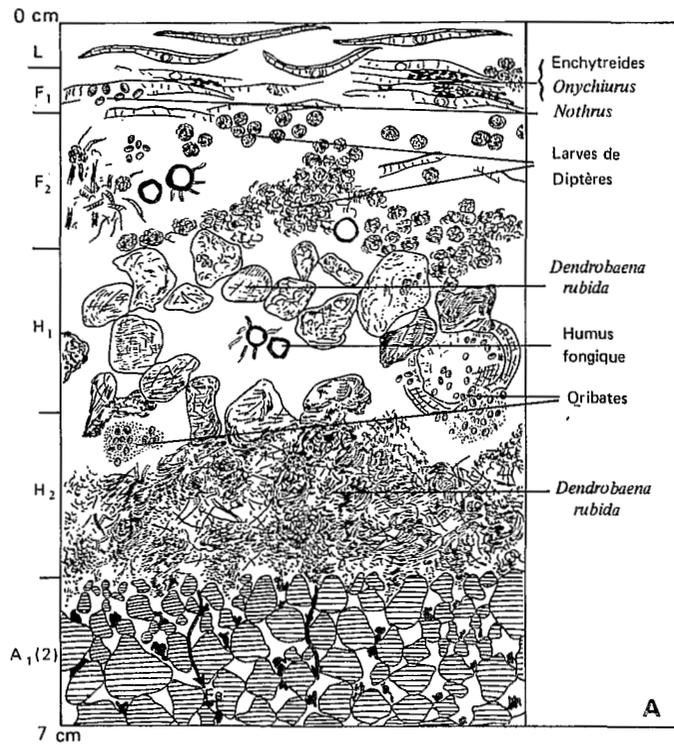


Fig. 6 et 7 – Micromorphologie d'horizons humifères de type moder sous chêne rouge (A) et sous pin Douglas (B) (d'après BAL, 1970).

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 Collembolés (*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 microorganismes 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'ÉQUILIBRE 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-accélération.

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).

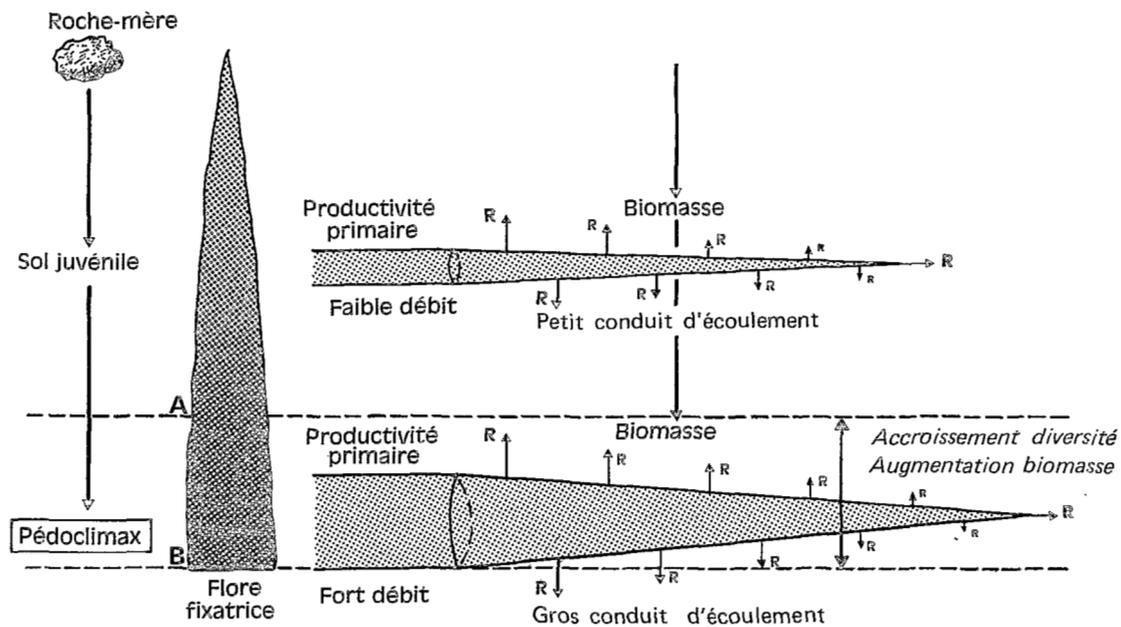


Fig. 8 - Schéma de l'évolution énergétique d'un sol.

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 $Q = \text{productivité primaire/biomasse totale}$.

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 :

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

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 :

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

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 cellulosiques et ligneuses donnent une litière sèche composée de feuilles gaufrées à C/N de 33,2 ; litière essentiellement cellulosique et ligneuse.

La production de litière est à peu près la même dans les deux cas. Mais, dans le mull calcaire, la litière de décembre a pratiquement disparu en septembre, et même en juin les années chaudes et humides (un résidu est cependant possible les années sèches, comme en 1959). Dans le mor, au contraire, la dégradation de la litière, bien qu'aussi importante, et même parfois plus importante les années chaudes et humides, est normalement beaucoup plus lente, et les faibles décompositions (comme en 1959) 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.

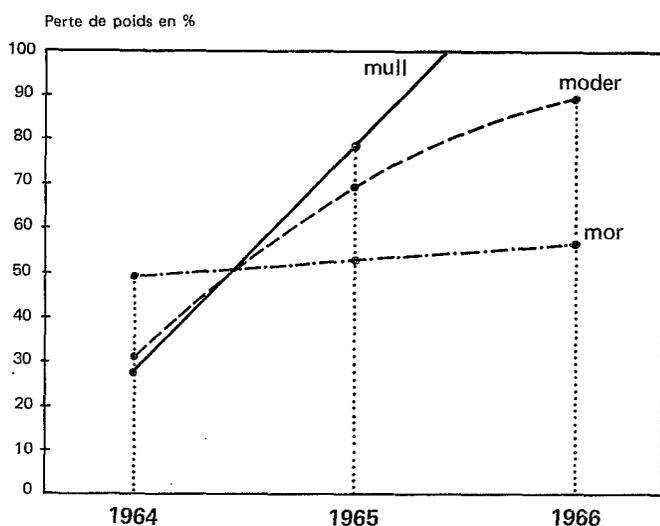


Fig. 9 – Dégradation de la matière organique, déterminée par la perte de poids de disques de feuilles, en 1964, 1965 et 1966, dans 3 érablières (humus mull, moder et mor) (MALDAGUE, 1970).

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 Tiptules 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).

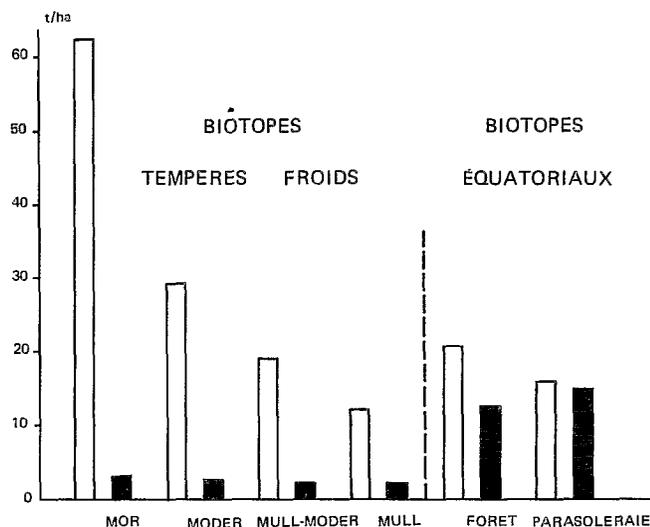


Fig. 10 – Apport annuel de résidus végétaux (colonnes noires) et de matière organique accumulée au sol (colonnes blanches) dans des érablières et des biotopes équatoriaux (d'après MALDAGUE, 1970).

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/m² au lieu de 60 g/m²), 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 LAVELLE (1974) ont montré que les Collemboles 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, Symphyles, 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 protéogenèse 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'enfouir au printemps détermine une plus grande activité des Nématodes, des Vers, des Collemboles 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 Collemboles 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 PEUPEMENT 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).

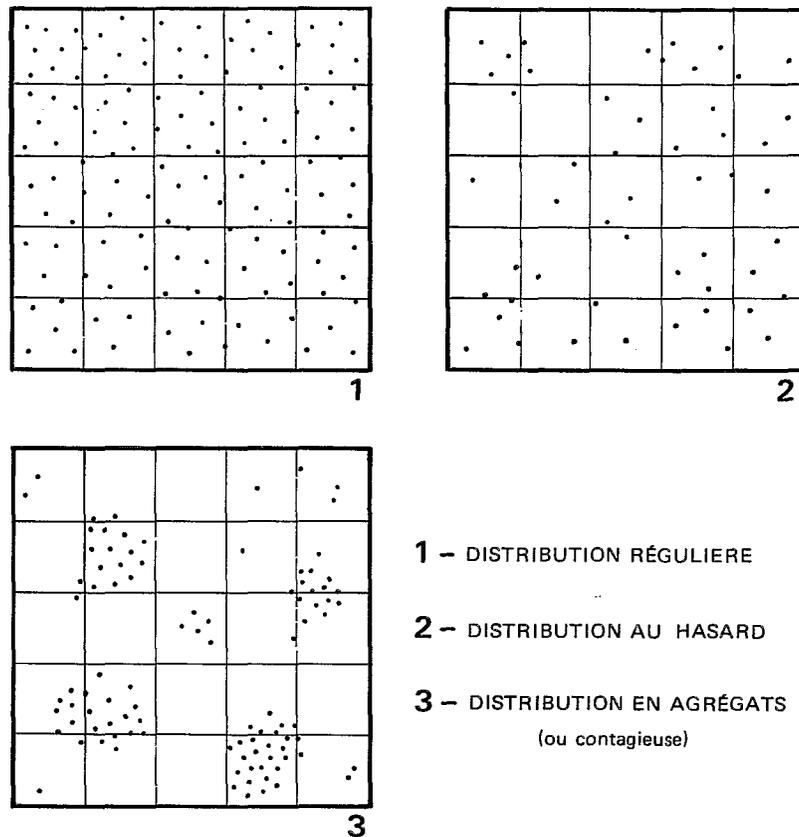


Fig. 11 - Types de distribution spatiale des animaux du sol (VANNIER et CANCELA DA FONSECA, 1966)

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 absoloni*. 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 (Acaréens).

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 ACTIVITÉ

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 Collemboles, 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 Collemboles 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 Collemboles) 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.

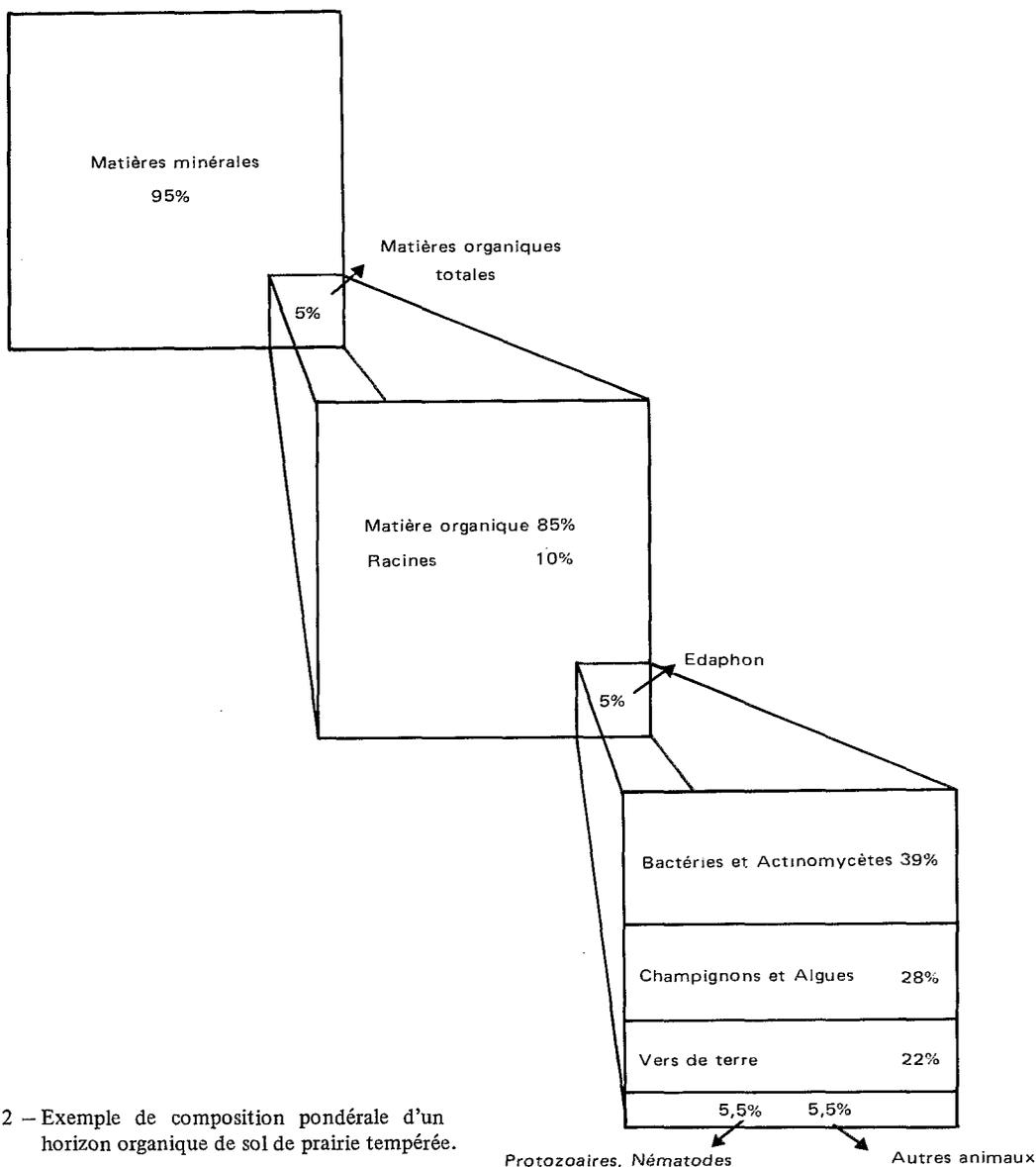


Fig. 12 — Exemple de composition pondérale d'un horizon organique de sol de prairie tempérée.

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 (= 0,3 T/ha) de microflore et 100 g/m^2 (= 1 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 | 250 millions | 15 | ? |
| 3/4 Flagellés | (de 100 à 500 M) | (de 6 à 30) | |
| 1/4 Rhizopodes | | | |
| < 0,1 % Ciliés | | | |
| Nématodes | 10 millions (de 1 à 20 M) | 15 (de 1 à 30) | 15 |
| VERS ANNELES | | | |
| Lombricides | 200 (de 50 à 400) | 100 de 20 à 250 | de 4 à 16 |
| Enchytréides | 25 000 (de 10 000 à 50 000) | 3 (de 1 à 6) | de 1 à 2 |
| ARACHNIDES | | | |
| Acaréens { Oribates 70 % } | 300 000 (de 20 000 à 500 000) | 3 (de 0,2 à 5) | 0,6 |
| Pseudo-scorpions, Aranéides, opilions | | | |
| 60 | 60 | 0,06 | 0,08 |
| INSECTES APTERYGOTES | | | |
| Collemboles | 200 000 (de 20 000 à 500 000) | 2 (de 0,2 à 5) | de 1 à 3,5 |
| Protoures | 200 | négligeable | négligeable |
| Diploures | 150 | négligeable | négligeable |
| Thysanoures | peu | | |
| INSECTES PTERYGOTES | | | |
| Fourmis (Hyménoptères) | | Selon les lieux | 0,2 à 0,3 p. g. |
| Larves de Coléoptères | 100 | 1 | 0,5 |
| Larves de Diptères | 400 | 3,5 | 1,5 |
| Autres insectes | quelques-uns | | |
| MYRIAPODES | | | |
| Symphiles | 1 000 | 0,1 | ? |
| Pauropodes | pas rares | négligeable | négligeable |
| Chilopodes | 50 | 1 | 0,5 |
| Diplopodes | 200 (très variable) | 8 | 3 |
| GROUPES SECONDAIRES | | | |
| Turbellariés (géoplanaires) | quelques-uns | | |
| Rotifères | 500 000 de (50 000 à 1 M) | 0,25 | ? |
| Tardigrades | 100 000 (de 10 000 à 200 000) | 0,1 | ? |
| Mollusques | 50 | 2,5 | 1 |
| Crustacés | | (très variable) | |
| Amphipodes et Copépodes | rare | | |
| Isopodes | 100 | | |
| 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 T/ha) de pédofaune dans un mull et seulement 30 g/m^2 (= 300 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 SACHELL (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 (Acaréens) 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)

$$Ca = \frac{Pab \times 100}{Pa + Pb + Pab}$$

Pab = le nombre de prélèvements où les espèces A et B cohabitent

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

Pb = 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).

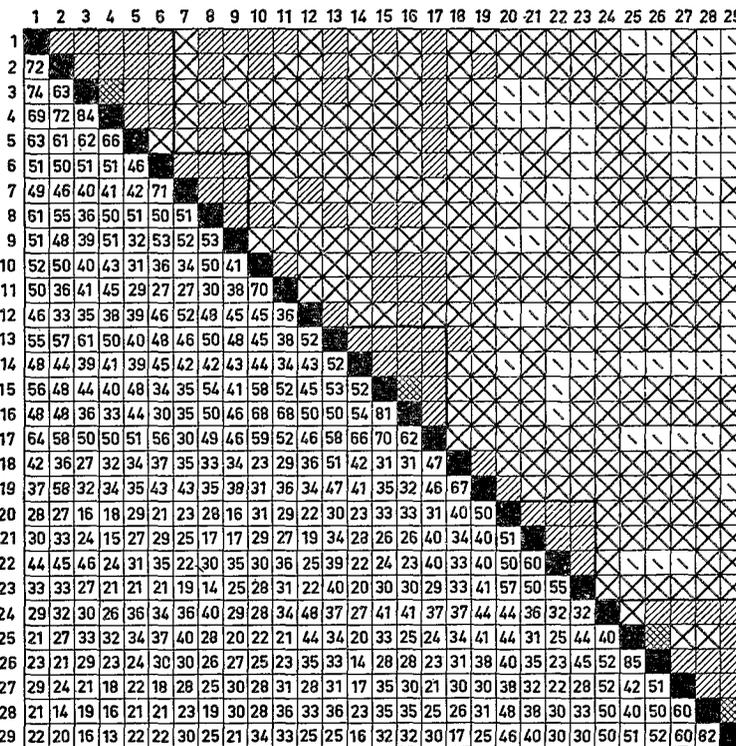
| | Indice d'Odum (%) |
|---|-------------------|
| Forêt riveraine | 33,4 |
| Forêt à <i>Brachystegia</i> | 37,1 |
| Caféière établie sur abattis non incinérés... | 51,9 |
| Caféière établie sur abattis incinérés | 55,9 |
| Parasoleraie âgée | 56,3 |
| Jeune parasoleraie spontanée | 69,6 |
| Culture 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

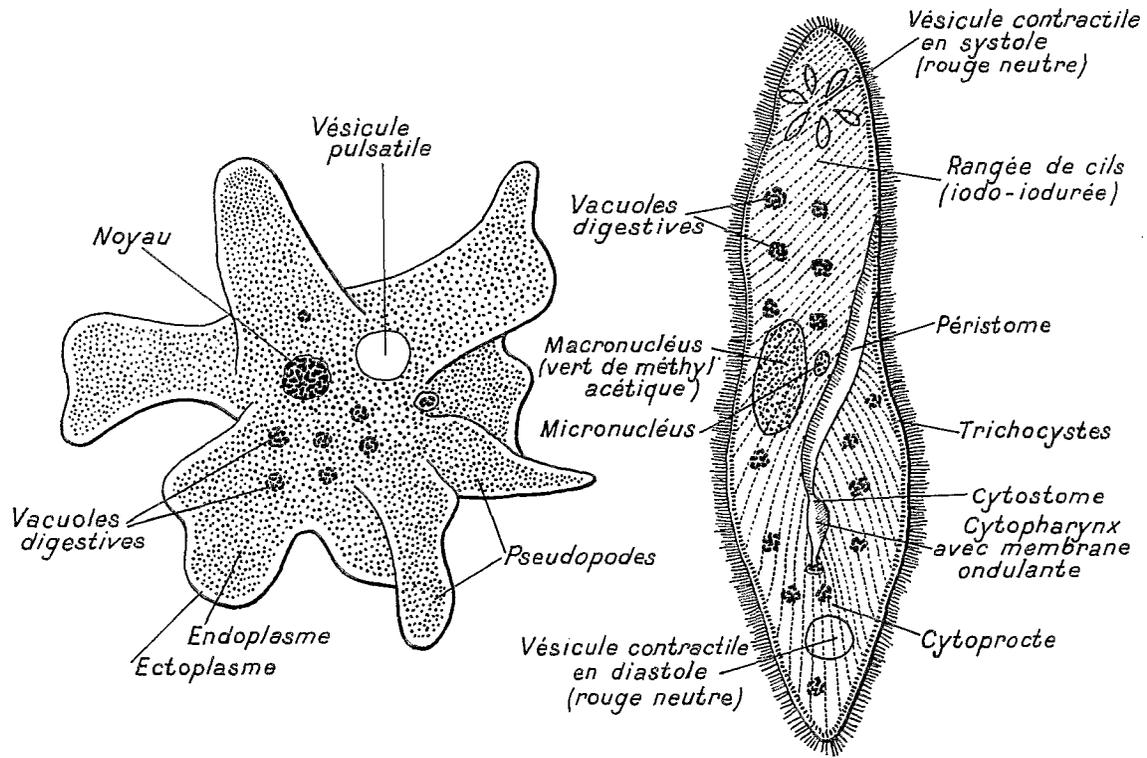
TECHNIQUES D'ÉTUDE DES PROTOZOAIRES

- Techniques qualitatives directes

- Techniques qualitatives indirectes : les cultures

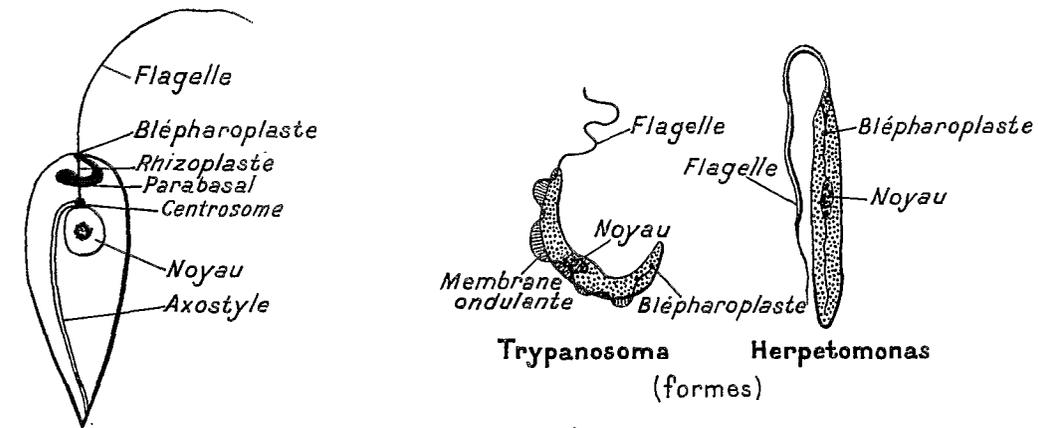
- Techniques quantitatives de numération

- 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 |
|--|----------------------------|
| – Protozoaires à pseudopodes, à flagelles ou à pseudopodes et flagelles. Un seul noyau. | |
| 1 - SARCOMASTIGOPHORA | SARCODINA (= Rhizopodes) |
| | RHIZOPODA |
| | ACTINOPODA |
| | MASTIGOPHORA (= Flagellés) |
| | OPALINATA |
| 2 - SPOROZOA | |
| 3 - CNIDOSPORA | |
| – Protozoaires à cils. Deux types de noyaux (macronucleus et micronucleus). Sexualité avec conjugaison. | |
| 4 - CILIOPHORA (= Ciliés). | |

Rhizoflagellés

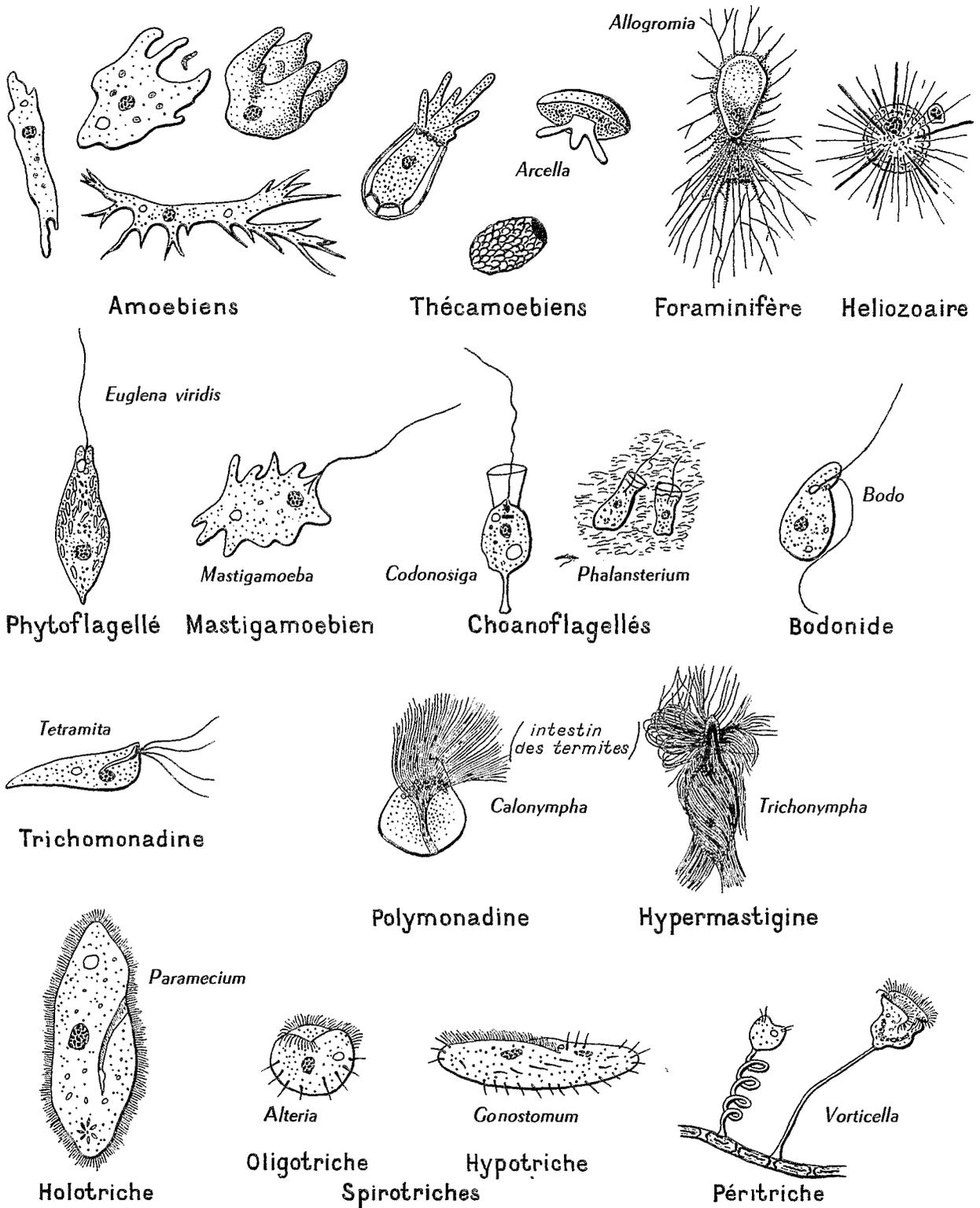


Fig. 16 – Protozoaires

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 Amoebiens

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 Mastigamoebiens (MASTIGOPHORA).

2. Classe des Thécamoebiens (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 Thécamoebiens 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 *Actinophris* 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 HEMOSPORIDIÉS, 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 membranelles.

Classe des Holotriches

Pas de frange adorale ni de membranelle 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 Acinéliens adultes qui n'ont pas de bouche mais qui possèdent des tentacules suceurs d'un type très spécial. Les Acinéliens 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 désenkystement 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'enkystement 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 (Soloth) 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 aérobie 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). *Paramaecium* 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 (CULTER 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'ÉTUDE 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 GELTSER (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.

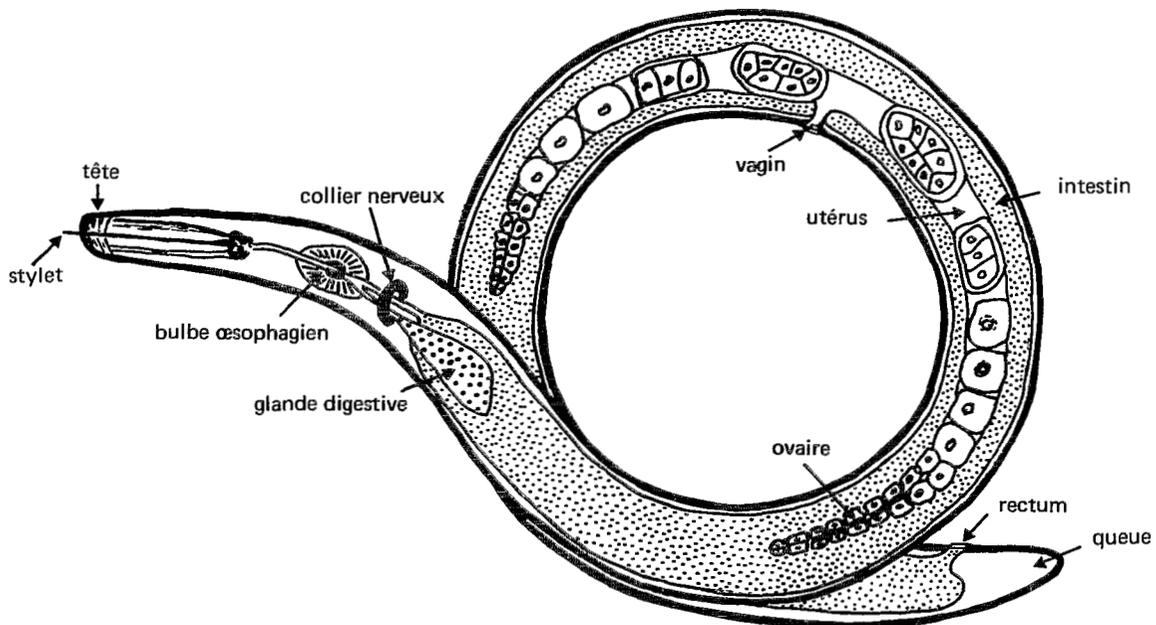
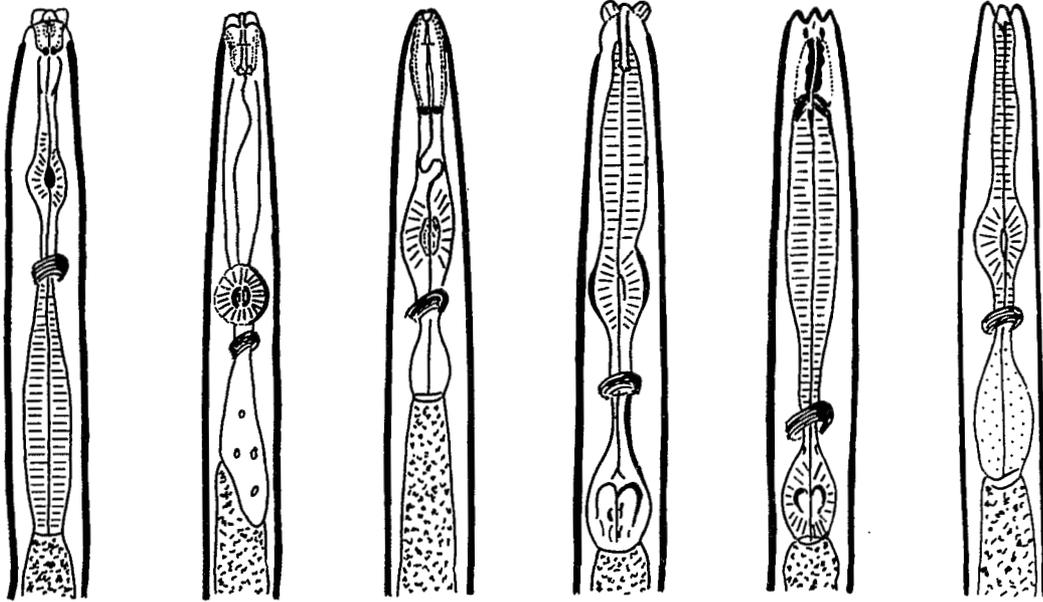


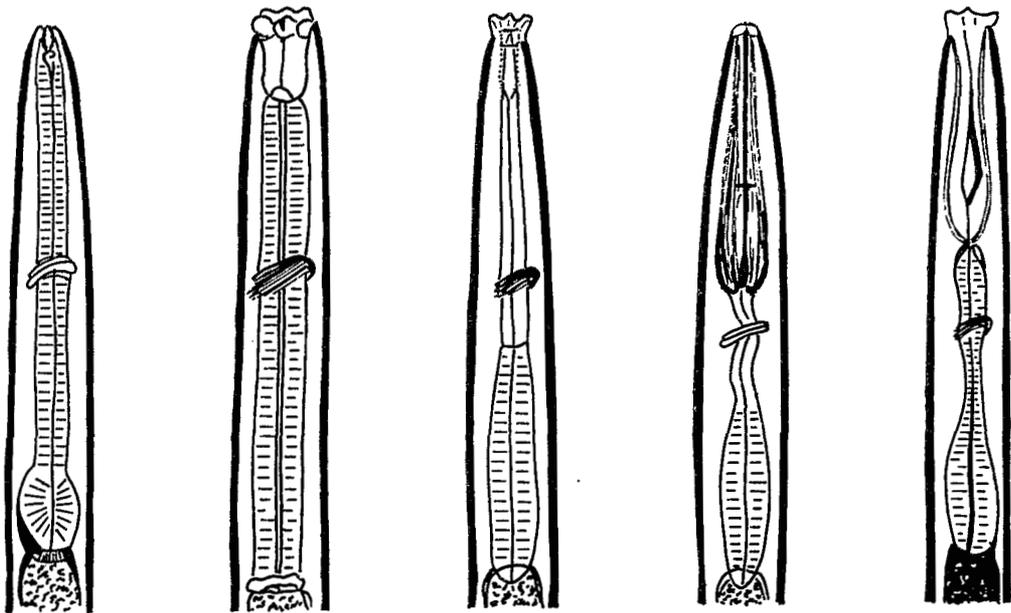
Fig. 18 – Organisation schématique d'un Nématode phytophage

←.....TYLENCHOIDEA.....▶.....RHABDITIDA.....▶



Ditylenchus *Pratylenchus* *Paratylenchus* *Rhabditis* *Cephalobus* *Diplogaster*

.....MONHYSTERIDA.....▶.....ENOPLIDA.....▶.....DORYLAIMIDA.....▶



Plectus *Mononchus* *Dorylaimus* *Xiphinema* *Trichodorus*

Fig. 19 - Extrémités antérieures de divers Nématodes.

SYSTÉMATIQUE

SOUS-EMBRANCHEMENT DES NÉMATODES

• Classe des Secernentea (= Phasmidia)

Existence de phasmides 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 *Anguina*
Tylenchus
Ditylenchus...

Neotylenchidae,
Hoplolaimidae, genre *Pratylenchus*
Heteroderidae, genres *Heterodera*
Meloidogyne...

Criconematidae, genre *Paratylenchus*
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 *Aphelenchus*
Aphelenchoididae, genre *Aphelenchoides*
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 *Rhabditis*
Diplogasteridae, *Diplogaster...*
Cephalobidae, *Cephalobus.*

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 polyhyppnus* 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 Collembolés 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 CO₂.

Les périodes estivales de sécheresse immobilisent parfois assez longtemps les Nématodes pour permettre aux racines arrêtées dans leur développement de repartir (JONES, LARBEY 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 racelles 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'éleverait 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

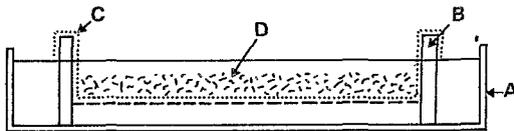
Se rattachent à ces techniques l'entonnoir de Baermann et l'asperseur de Seinhorst.

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 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 cristallisoir 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.



- 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)

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)

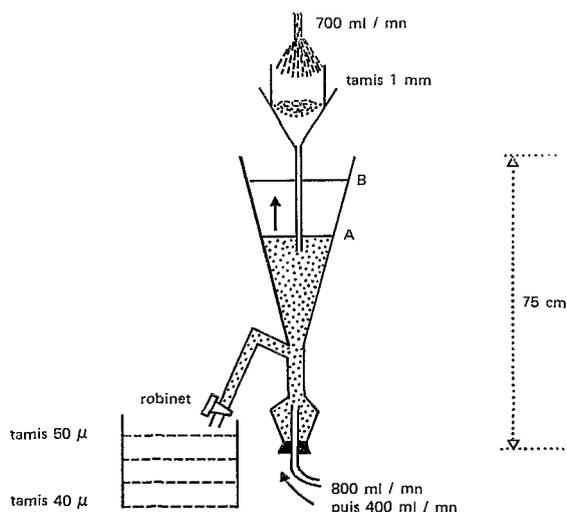


Fig. 21 - Élutriateur d'Oostenbrink

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)

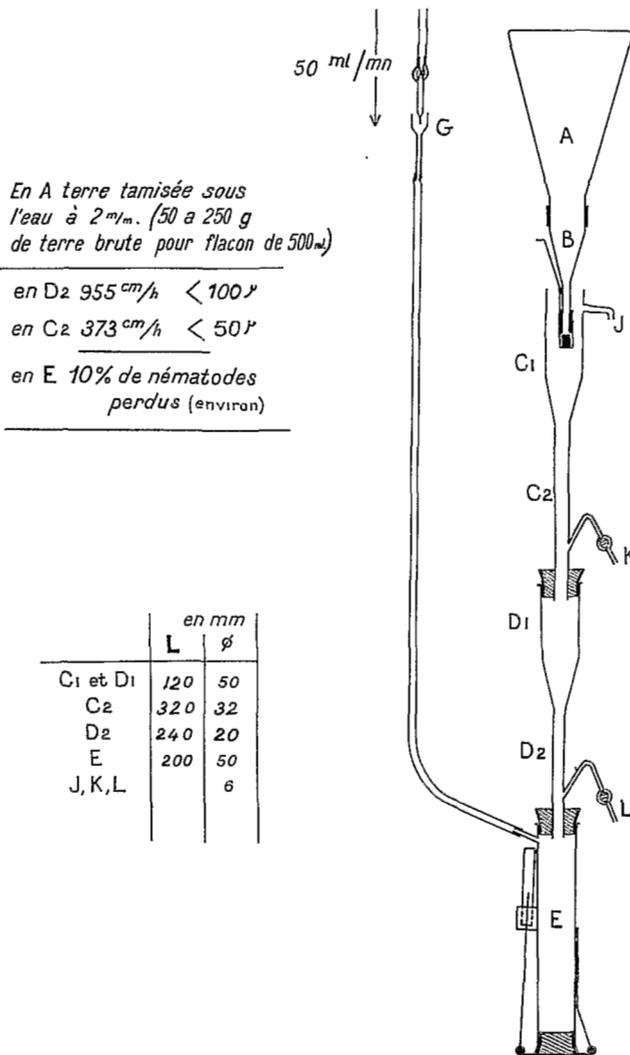


Fig. 22 - Élutriateur de Seinhorst

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 auto-filtration 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.

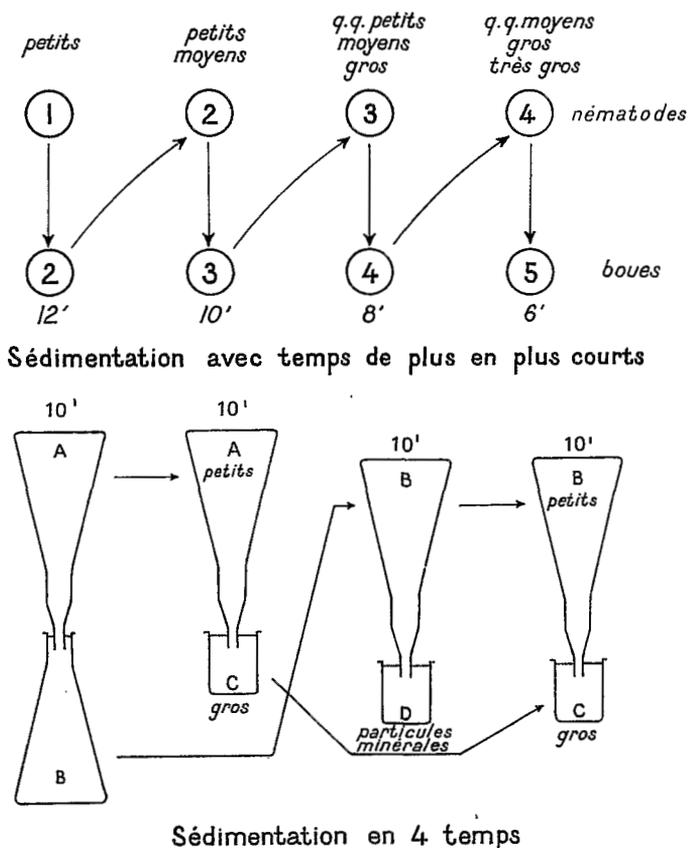


Figure 23 - Technique du flacon renversé

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 1000 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.

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

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'éluviateur de Seinhorst, puis le résultat de l'éluviation 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 déchiqeter 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.

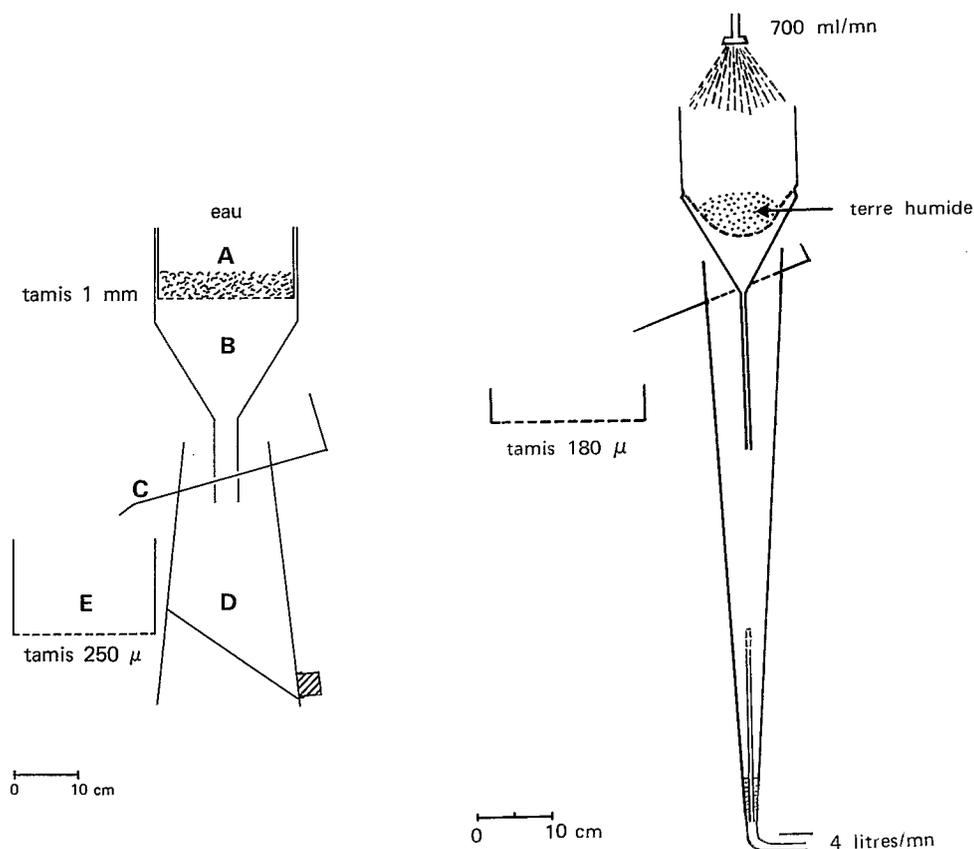


Figure 24 — Appareil de Fenwick (à gauche) et appareil d'Oostenbrink (à droite) pour l'extraction des kystes de Nématodes (d'après MERNY et LUC, 1969)

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 HOOPER (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 glycériné.

• 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'adjoindre 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 péricséphagien.

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.

SYSTÉMATIQUE

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 15^e 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» (Lumbricidés, Mégascolécidés, Acanthodrilidés...)

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).

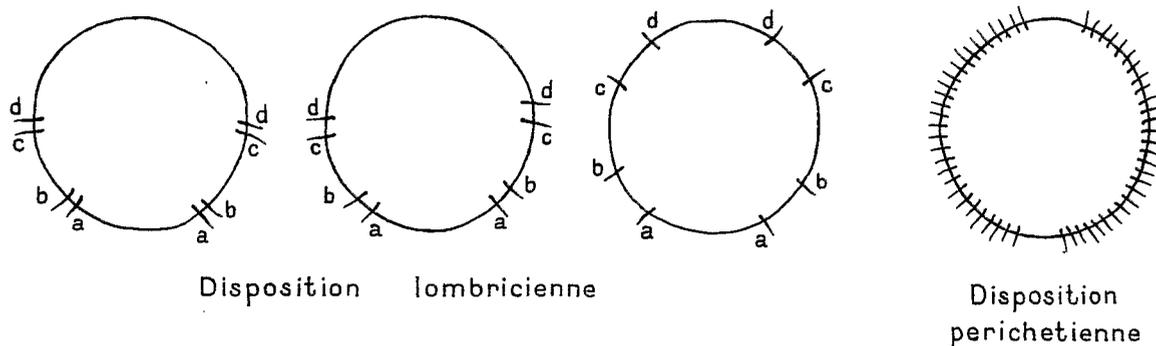


Fig. 25 – Disposition des soies chez les vers de terre.

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).

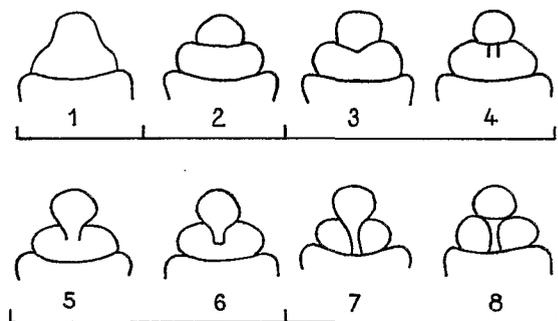


Fig. 26 – Schémas des divers types de tête des vers oligochètes (d'après TETRY, 1939)

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).

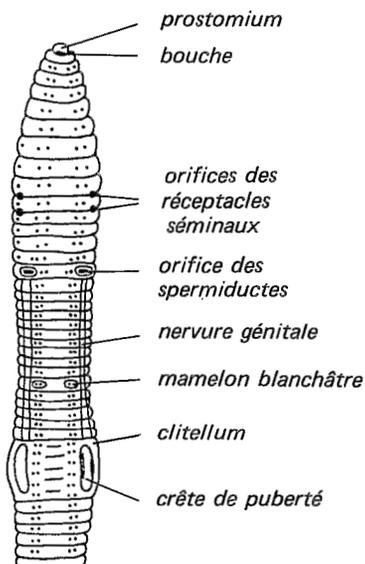


Fig. 27 - Région antérieure de *Lumbricus terrestris* (d'après STEPHENSON).

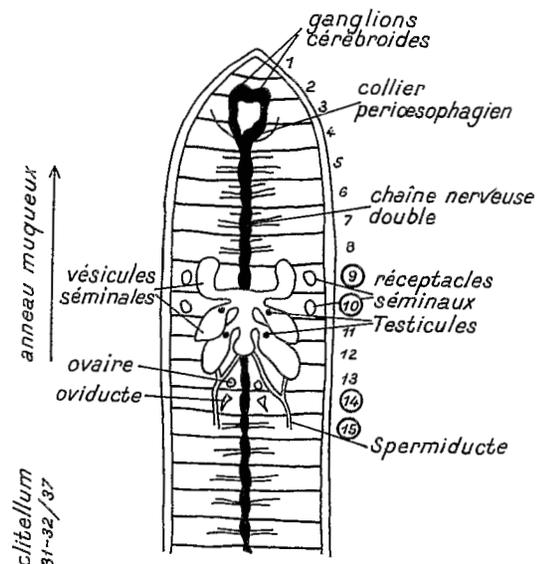


Fig. 28 - Organes génitaux et système nerveux de *Lumbricus terrestris* (d'après L. BERTIN et A. BOISSELIER).

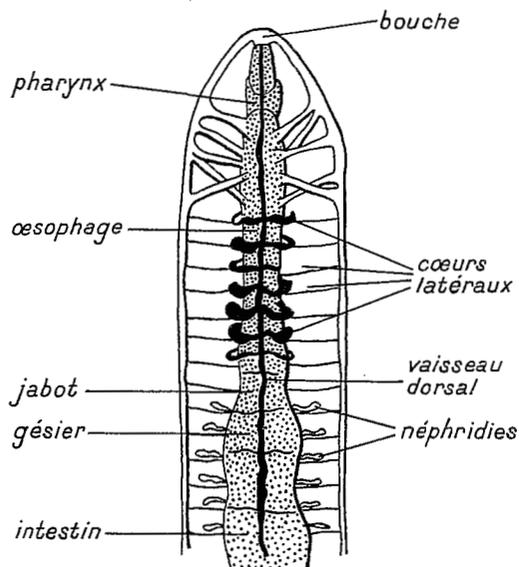


Fig. 29 – Tube digestif et appareil circulatoire de *Lumbricus terrestris*. (d'après L. BERTIN et A. BOISSELIER).

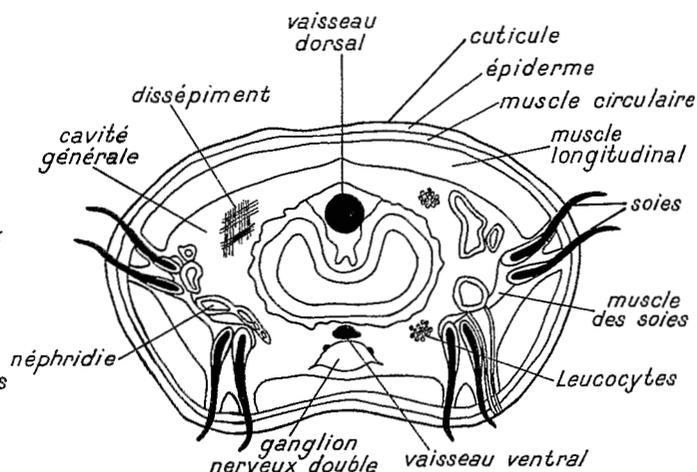


Fig. 30 – Schéma de la coupe transversale d'un *Lumbricus terrestris* (d'après P. BRIEN).

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.

DÉTERMINATION DES ESPÈCES

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.

Clef de détermination de quelques genres communs

- 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 *Pheretima* (MEGASCOLECIDAE)
- 2 — Clitellum débutant sur ou en avant du 15^e segment ;
pores des spermiductes postérieurs au clitellum
genre *Diplocardia* (ACANTHODRILIDAE)
- Clitellum débutant en arrière du 15^e segment ;
pores des spermiductes antérieurs au clitellum (LUMBRICIDAE) 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 *Lumbricus*
(et *Bimastos Eiseni*)
- 4 — Clitellum dépassant en arrière le 28^e segment 5
— Clitellum ne dépassant pas en arrière le 28^e segment ; soies intimement géminées
genre *Eiseniella*
- 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 *Eiseniella*).
genre *Eisenia*
- 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 28^e segment, pas de réceptacles séminaux (imparfaitement développés chez *B. tenuis*). Tubercules de puberté absents ou exceptionnellement en bordure du clitellum.
genre *Bimastos*
- Clitellum débutant sur ou en arrière du 28^e segment ; réceptacles séminaux rarement absents.
genre *Eophila*

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 (KORSCHLITZ, 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.

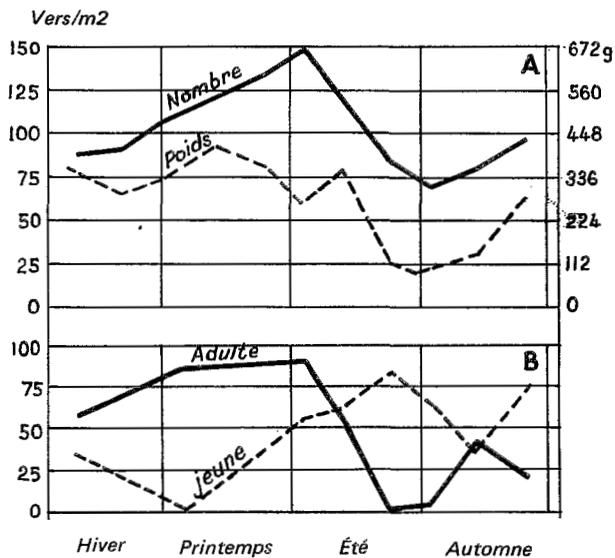


Fig. 31 -- Cycle annuel des vers dans un sol sous gazon (d'après HOPP, 1947).

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. LAVELLE (1971 a) 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 ; LAVELLE, 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 fousseurs 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 chloragogènes 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 stramino-corticole assez hydrophile.
 - des espèces straminicoles demeurant dans les couvertures végétales et les litières, tels *Lumbricus rubellus* Hoffn, *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 ligrum* 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.

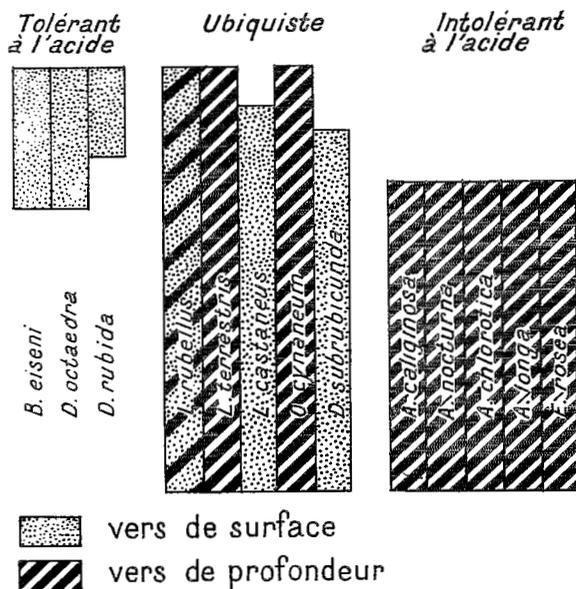


Fig. 32 — Distribution de quelques vers en fonction du pH des litières (d'après SATCHELL, 1955a).

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 Na₂CO₃. 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 CO₂.

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 Contentin 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 fousseurs 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.

Allobophora 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 *Allobophora caliginosa* entre 10° et 23,2°C. REINECKE (1975) a constaté qu'en laboratoire *Eisenia rosea*, après acclimatation à 20°C, préfère une température moyenne de 25°C, mais manifestait un préférence 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, SACHELL (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 SACHELL (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 SACHELL, 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 fousseurs 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 fousseurs 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 fousseuse 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) édiés 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 are 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 journallement, 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 1/2 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 *Microsclex 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 (Zaire), 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'enrobage des particules par des substances muqueuses issues des colonies bactériennes ; ces substances muqueuses sont très difficilement oxydables, même par de l'eau oxygénée acidifiée.

La présence dans les agrégats de filaments végétaux issus des herbes et des racines ingérées a 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 fousseurs 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, KOLLMANSPERGER (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 excréta, 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 Collemboles y était étroitement dépendant du nombre d'*Allolobophora 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 meilleurs 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 A1 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 libère 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 turricules, 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. ATAVINYTE 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. ATAVINYTE, 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, ATAVINYTE 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 fourmière 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 (RYSAVY, 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 DINGWALL, 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, BELYEA 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-tamissage 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'*Ocnerodrilidae* 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.

SATCHELL (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. SATCHELL 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*.

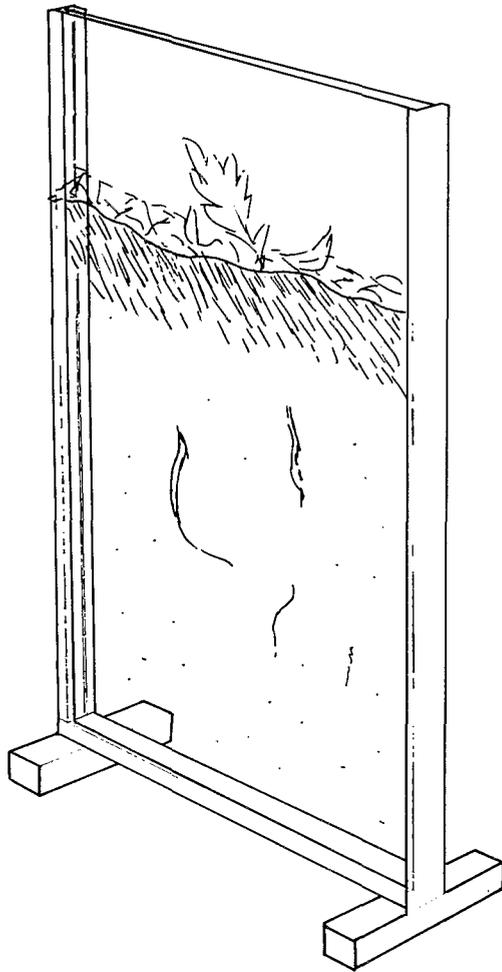


Fig. 33 – Cage pour étudier l'action des vers.

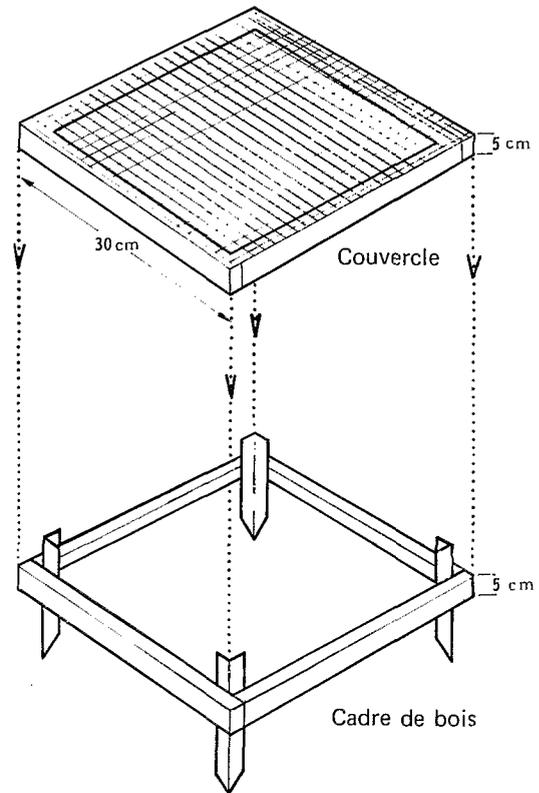


Fig. 34 – Cage pour étudier la disparition des litières (d'après EDWARDS et LOFTY, 1972).

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'enfouissement 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 chlorétoxe (= 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

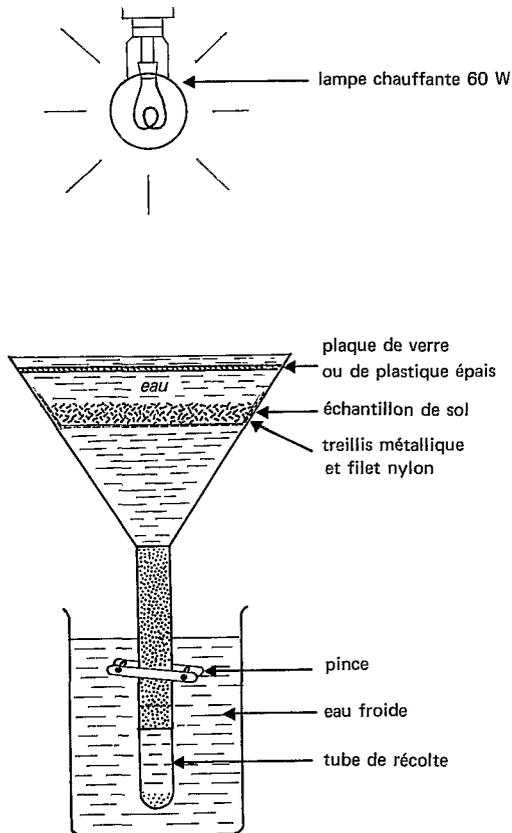
Méthode à l'alcool

Cette méthode consiste à émietter 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 bocal 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 lactophénoï (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 (Collemboles 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 lactophénoï : 0,5 % de bleu coton dans du lactophénoï : 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.

Périplates

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 3e au 6e 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 torses ; 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 ; torses 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 Obisiidae 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

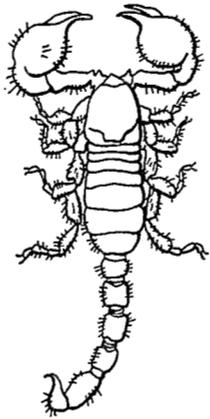
- 9 – Abdomen uni au céphalothorax par un pédicelle étroit et court, généralement mou et faiblement sclérotisé, toujours pourvu de filières. Cosmopolites :

SOUS-CLASSE DES ARANÉIDES

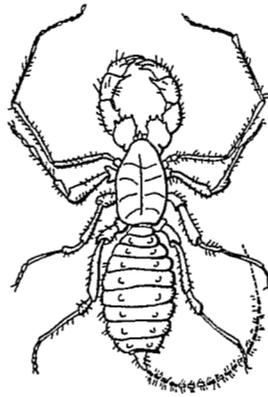
Araignées

- Abdomen largement réuni au céphalothorax ; ubiquistes ; souvent parasites et généralement très petits :

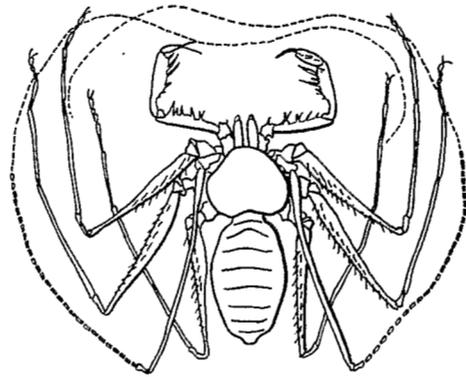
SOUS CLASSE DES ACARIENS



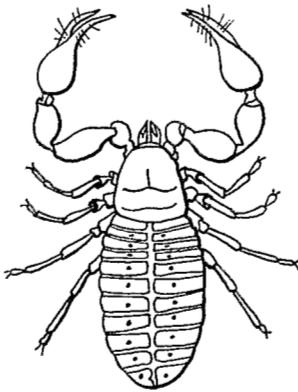
SCORPION



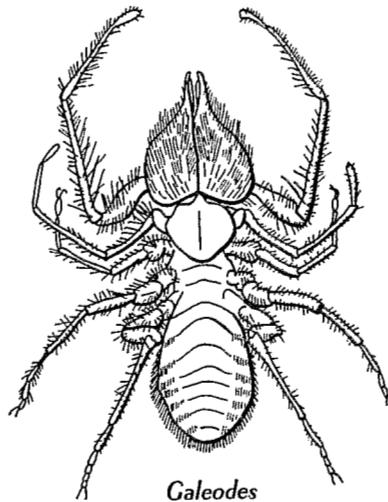
UROPYGE
(de qq. mm. à 7cm)



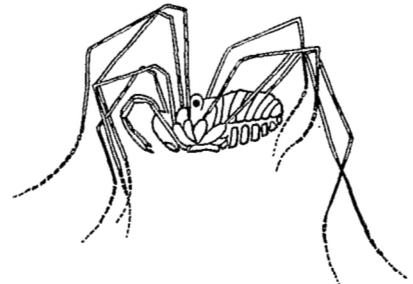
AMBLYPYGE
(de qq. mm. à 5 ou 6 cm)



PSEUDO-SCORPION
(pas plus de 7 à 8mm.)



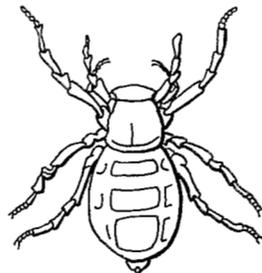
Galeodes
SOLIFUGE
(de 1 à 7cm)



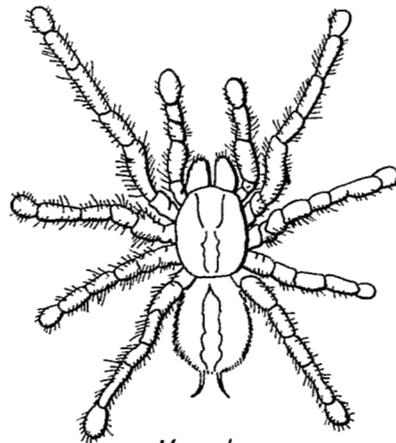
OPILION



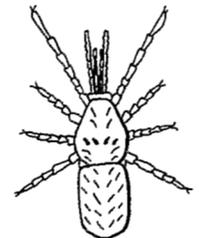
PALPIGRADE
(de 0,5 à 2mm)



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 DIPLOURES

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 Dermoptéroïdes

| | |
|-----------------------|-------------------------------------|
| 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 | 1 500 espèces dont la plupart parasites d'oiseaux |
| ORDRE DES ANOPLOURES | <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 Collemboles», chap. 9)

TECHNIQUES D'ÉTUDE DES ACARIENS

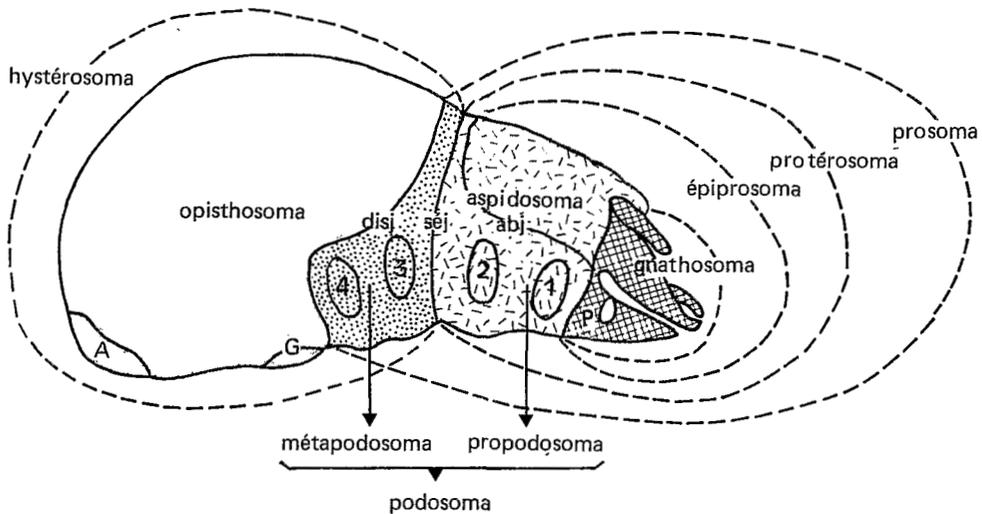
- (cf. «Techniques d'étude des Microarthropodes», chap. 10).

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.



| | | |
|---------------------|------------------------|-----------------------------------|
| A = région anale | disj = sillon disjugal | P = palpes maxillaires |
| G = région génitale | séj = sillon séjugal | 1, 2, 3, 4 = insertion des pattes |
| | abj = sillon abjugal | |

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 gèneal, 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.

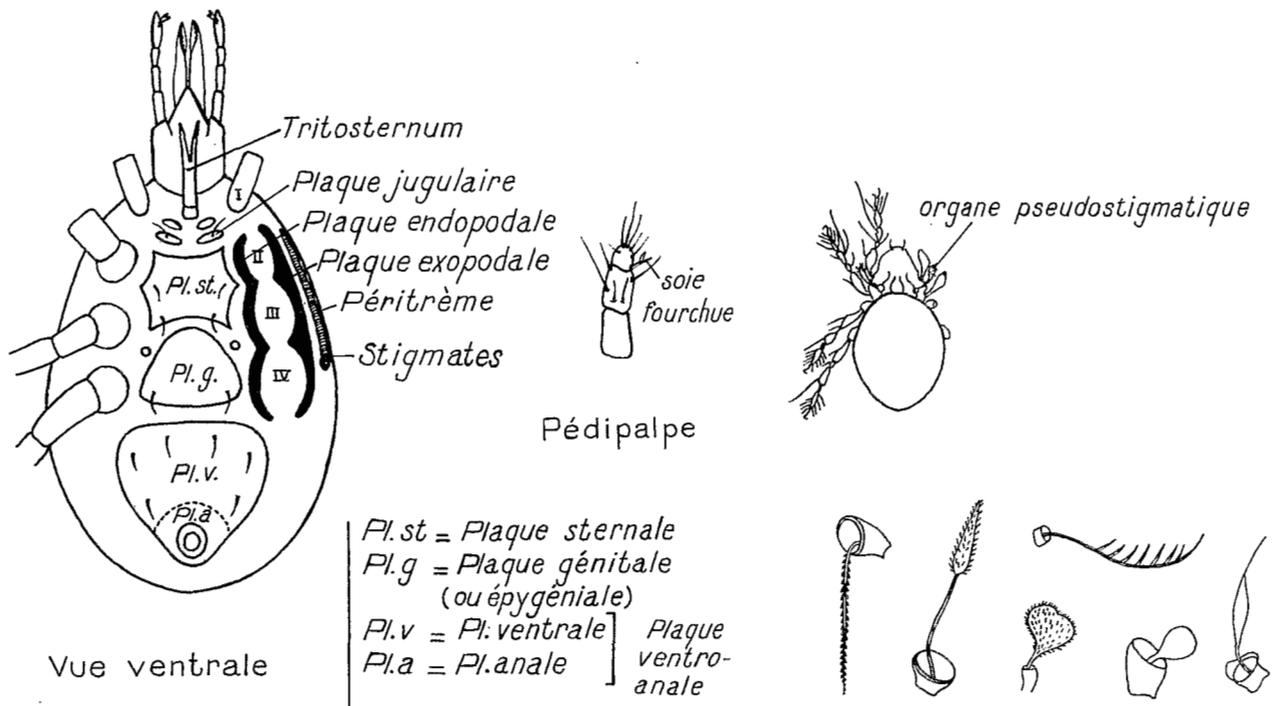
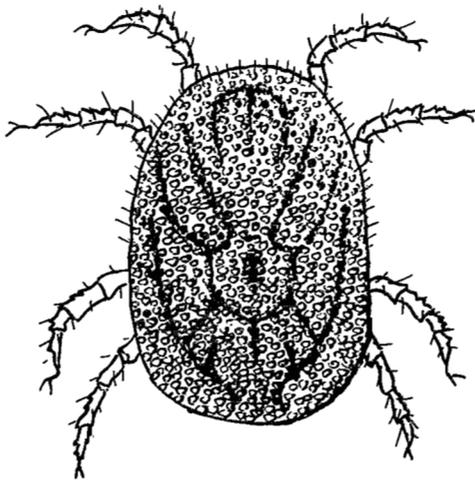
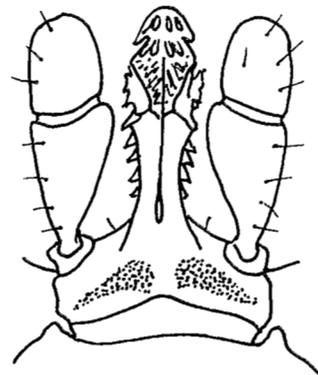


Fig. 38 – Face ventrale d'un Mesostigmaté et différents types d'organes pseudostigmatiques d'Oribates.



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 médianement 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 tarsi 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