

II — ACTINOTRICHIDA : Acariens dont les poils ont un axe en actinopiline, substance biréfringente.

4 - Système trachéen s'ouvrant par une paire de stigmates situés sur le gnathosoma ou juste en arrière, ou bien ni stigmates ni trachées. Chélicères généralement fortement modifiés, souvent adaptés à percer. Palpes normalement libres et fortement développés. Tibias I et II habituellement sans longue soie dorsale flagelliforme. Jamais de ventouses anales. Corps généralement faiblement sclérifié. Couleur rouge ou jaune-orange prédominante chez les formes libres ; le corps est souvent sombre et les membres rouges.

ACTINEDIDA (= PROSTIGMATA, = TROMBIDIFORMES (*)

TARSONEMIDA (**)

- Système trachéen s'ouvrant par des stigmates ou des pores diversement répartis sur le corps, ou bien absents. Chélicères en pince, rarement modifiés, sauf chez quelques formes parasites. Palpes simples. Tibia et tarse généralement avec une longue soie dorsale flagelliforme. Pseudostigmates et organes pseudostigmatiques souvent présents. Expansions chitineuses internes (ou apodèmes) généralement associées aux coxae. Ventouses anales souvent présentes. Corps faiblement ou fortement sclérifié 5

5 - Cuticule molle, à l'exception des chélicères et des pattes. Sans carapace. Sans pseudostigmates et organes pseudostigmatiques en massue (exception des Pediculochelidae). Tarses avec caroncule. Dimorphisme sexuel souvent très marqué. Nombreux mâles avec ventouses anales et ventouses de copulation sur les tarses. Pièces buccales en général découvertes. Corps de couleur blanchâtre et couvert de poils peu nombreux mais souvent très longs.

ACARIDIDA (= ASTIGMATA, = SARCOPTIFORMES (***)

- Fortement sclérifiés. A quelques exceptions près, organes pseudostigmatiques bien proéminents et le plus souvent en forme de massue. Tarses sans caroncule. Dimorphisme sexuel non marqué. Pièces buccales cachées.

ORIBATIDA (= CRYPTOSTIGMATA (****)

(*) Les ACTINEDIDA (= PROSTIGMATA, = TROMBIDIFORMES) sont très variés. KUHNELT (1961) cite comme principales familles vivant dans les sols : les *Labidostomidae*, les *Tetranychidae*, les *Rhaphignathidae*, les *Tydeidae*, les *Caeculidae*, les *Trombididae* et les *Erythraeidae*.

COINEAU (1974) cite les super-familles et familles suivantes :

- Les *Alycina*, Acariens de petite taille, blanchâtres, dont le corps présente des traces de la segmentation primitive (*Sphaerolichidae*, *Nanorchestidae*).
- Les *Bdellina* : *Bdellidae* munis de deux palpes coudés à longs poils, *Cunaxidae*, *Rhagidiidae*, *Tydeidae*, *Eupodidae* avec le genre *Linopodes* remarquable par la longueur exceptionnelle de ses P I, *Penthalodidae*, *Penthaleidae*.
- Les *Labidostomina* : *Labidostomidae* de couleur jaune et à microstructure en nids d'abeille des téguments.
- Les *Anystina* : *Anystidae*, *Caeculidae* aux pattes ravisseuses en râteau (COINEAU, 1973).
- Les *Phytoptina* (= *Tetrapodili*), minuscules phytophages ne possédant que deux paires de pattes et responsables de nombreuses galles (galle en clou du tilleul, par exemple).
- Les *Trombidina* : *Trombididae*, généralement rouges avec un velours de poils (Rouget des foins).
- Les *Trombidei*
- Les *Hydrachnei* : *Hydrachnellae*, Acariens d'eau douce dont les larves sont parasites d'insectes.

(**) Les TARSONEMIDA, jadis classés dans les Prostigmata, tendent aujourd'hui à former un sous-ordre à part. Ce sont de minuscules phytophages de forme très particulière. Parmi eux, les *Scutacaridae* sont de tout petits Acariens, généralement ronds et très aplatis, qui vivent dans le sol et sur divers insectes, dont notamment les fourmis.

(***) Les ACARIDIDA (= ASTIGMATA, = SARCOPTIFORMES) vivent sur les matières organiques en décomposition (Tyroglyphes) ou en parasites (Sarcoptes).

(****) Les ORIBATIDA (= CRYPTOSTIGMATA) constituent souvent la majorité des Acariens du sol.

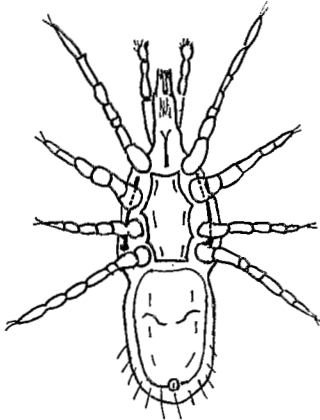
Les Oribates Ptyctima présentent une articulation entre le protérosoma et l'hystérosoma : le sillon séjugal. Les Oribates Aptyctima ne possèdent pas cette articulation.

Certains Acariens offrent de chaque côté du corps une expansion aliforme très caractéristique (*Galumnidae*, par exemple).

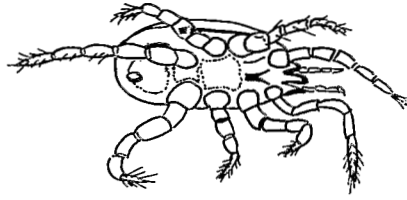
Les *Phthiracaridae* peuvent se rouler en boule en protégeant leurs appendices entre l'opisthosoma et l'aspidosoma qui joue le rôle de couvercle. Les *Belbidae* aux longues pattes noueuses sont aussi faciles à reconnaître ; les petits *Oppia* sont parfois extrêmement nombreux dans les humus. Les *Camisiidae* ont un corps anguleux à l'arrière.

GAMASIDA (MESOSTIGMATA)

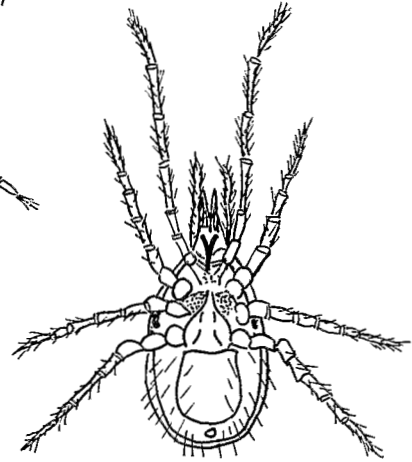
GAMASINA



Rhodacaridae
(face ventrale, 0,6 mm)

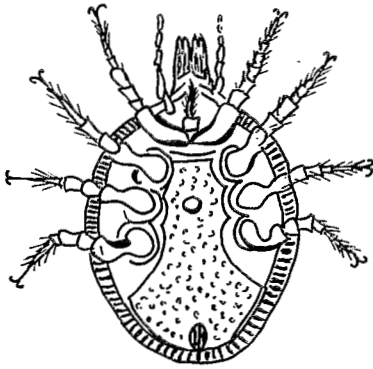


Gamase
(face ventrale, 0,6 mm)

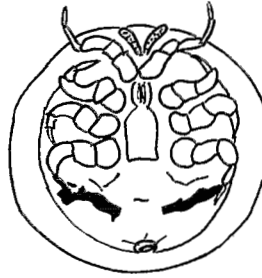


Pergamasus
(face ventrale 1,5 mm)

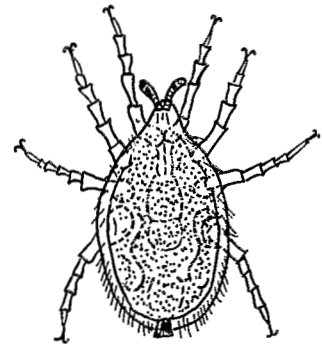
UROPODINA



(face ventrale, 0,8 mm)

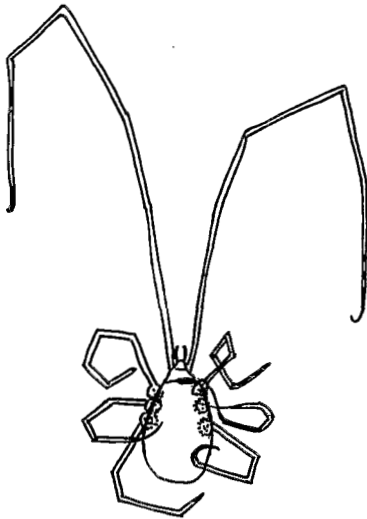


Nymphe
(face ventrale, 0,8 mm)

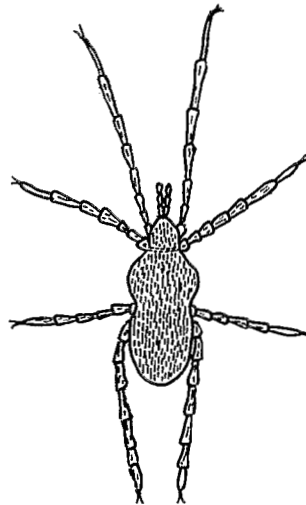


(0,5 mm)

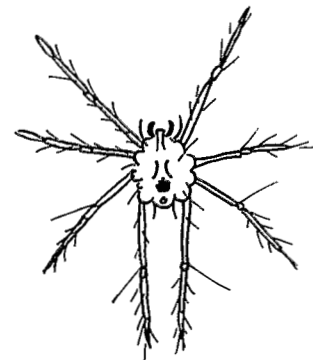
ACTINEDIDA (= PROSTIGMATA = TROMBIDIFORMES)



Eupodidae (Linopode)
(0,4 mm)



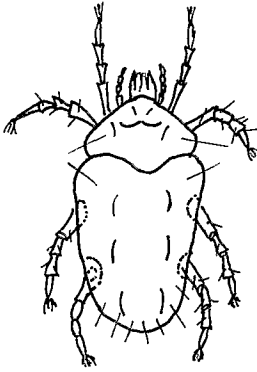
Trombiidae
(1,5 mm)



dans cosse d'arachide (Sénégal)
(0,2 mm)

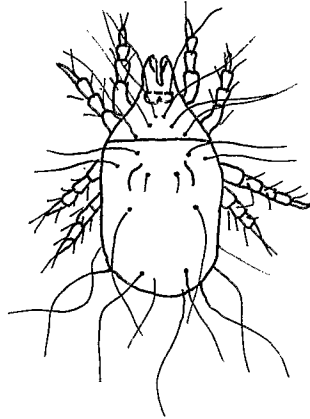
Fig. 40 – Acariens Gamasida et Actinedida

ACTINEDIDA

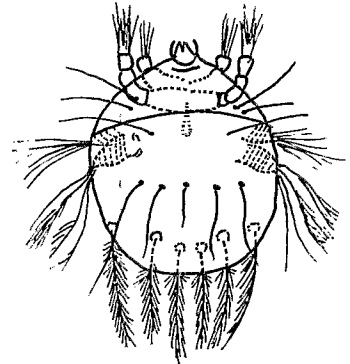


Tydeidae
(0,2 mm)

ACARIDIDA

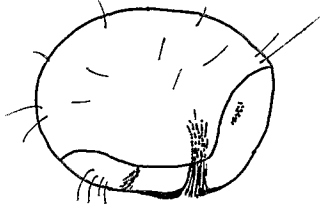
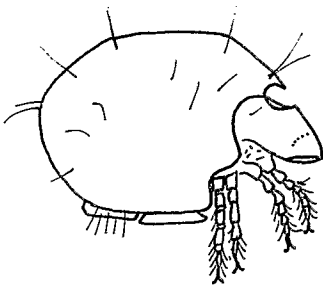


Tyroglyphidae
(0,5 mm)

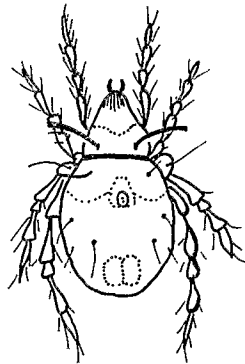


Ctenoglyphidae
(0,2 mm)

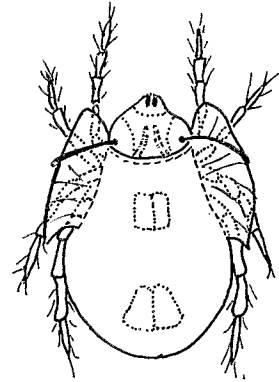
ORIBATIDA



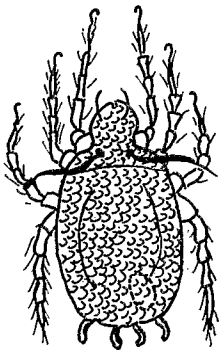
Phthiracaridae
(0,5 à 1,5 mm)



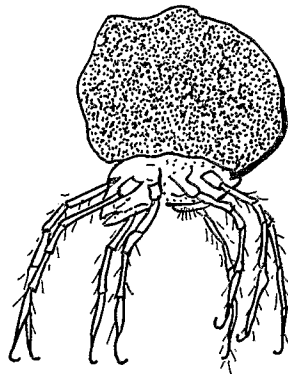
Belbidae
(0,6 mm)



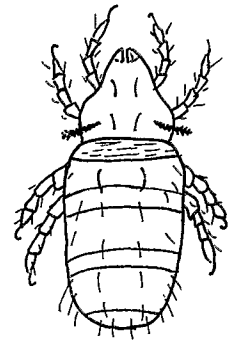
Galumnidae
(0,5 mm)



Camisiidae
(1 mm)



(1,2 mm)



Brachychtoniidae
(0,3 mm)

Fig. 41 — Acariens Actinedida, Acaridida et Oribatida

BIOLOGIE

Reproduction, développement et mobilité

PAULY (1952) a observé que parmi les Oribates, les *Belba* déposent des spermatophores pédicellés auxquels les femelles viennent ensuite se féconder. Ce mode de fécondation, commun chez les Collemboles, est aussi courant chez les Acariens.

La plupart des Acariens du sol sont ovipares, quelques-uns sont ovovivipares. Ils ne pondent qu'un petit nombre d'œufs (2 à 6) ou parfois même un seul. La ponte des Acariens du sol est généralement plus réduite que celle des Collemboles. Cependant, chez les Trombidiformes, les œufs sont souvent nombreux et assez petits. Chez les Ixodides, parasites de vertébrés, les œufs sont très nombreux. Le développement des œufs est long ; il dépend de la température, et s'effectue, selon les espèces, en une à six semaines.

ELBADRY (1972), étudiant la biologie de *Pergamasus crassipes* (L.), Acarien Gamasina prédateur, a constaté qu'en laboratoire la période de ponte des œufs était la plus longue à 15°C, la plus courte à 10°C, et se trouvait annulée à 5°C ; c'est toutefois à 20°C que serait pondus le plus d'œufs. Le temps requis pour l'éclosion des œufs s'accroît quand la température baisse. Le temps pris pour atteindre la maturité est chez *Pergamasus crassipes* de 1 mois à 20°C, de 1 mois et 1 semaine à 15°C et de 2 mois à 10°C. En général, le développement post-embryonnaire des Acariens peut exiger plusieurs mois.

Les Acariens passent par six stades de développement ou stases qui sont : la prélarve, la larve, la protonympe, la deutonympe, la tritonympe et l'adulte. Les larves sont hexapodes, les nymphes généralement octopodes ; elles ont souvent des pièces buccales rudimentaires. Les passages de la forme larvaire à la forme nymphale et de la forme nymphale à la forme adulte s'effectuent par des stades de pupaison. Il est des Oribates qui conservent leurs mues sur le dos ; il s'y colle des particules terreuses qui les font ressembler à de petits agrégats doués d'une mystérieuse mobilité (cf. Figure 41).

Utilisant un marquage radioactif, BERTHET (1964) a montré que certains Oribates étaient capables de se mouvoir de quelques dizaines de centimètres par jour. Ce déplacement journalier varie d'ailleurs considérablement avec la saison et l'humidité. De nombreux Acariens de la litière et du sol peuvent creuser des galeries ou agrandir celles déjà existantes (KRIVOLUTSKII, 1965).

La plupart des Oribates présentent une génération annuelle et de nombreuses espèces ont effectivement vécu un an en laboratoire. BECK (1972) a observé que les Oribates survivent dans les forêts inondées d'Amazonie par adaptation de leur cycle de développement au rythme saisonnier de l'inondation.

Variations saisonnières

Les variations saisonnières dépendent pour les Acariens, non seulement des espèces, mais aussi de la protection des sols, de leur microclimat et du cycle des végétaux présents.

Par exemple, d'après USHER (1971), *Pergamasus lapponicus* et *Veigaia transisalae* sont des espèces d'automne, *Eugamasus* est une espèce d'hiver, *Arctoseius magnanalis* et *Rhodacarus roseus* sont des espèces d'été.

En été, les Acariens, et principalement les Oribates, supportent mieux la sécheresse que les Collemboles. En hiver, les Oribates immatures deviennent proportionnellement plus nombreux, car les adultes s'enfoncent dans le sol ou meurent, alors que les jeunes résistent mieux au froid que les adultes. USHER (1971) a aussi observé que les communautés de Mésostigmates fluctuent moins durant l'année que les Collemboles.

Étudiant la distribution des Acariens dans des sols forestiers anglais, WALLWORD (1959) a constaté que durant l'été plus de 50 % des Acariens se trouvaient dans la litière ; ils étaient quatre fois plus nombreux que les Collemboles au sein des profils et une majorité d'adultes existait alors parmi eux. En hiver, les Acariens diminuaient dans la litière, mais, par rapport à leur densité d'été, doubleraient dans l'horizon humifère ; les formes jeunes apparaissent alors les plus nombreuses. Certaines espèces s'enfoncent dans l'horizon humifère quand la litière gèle, d'autres survivent à la fois dans la litière et l'horizon humifère, et il en est chez qui seules les formes adultes tendent à disparaître.

Concernant l'influence du couvert végétal sur les populations d'Acariens, EITMINAVICIUTE (1958) a trouvé en Russie que le nombre d'Oribates est, sous forêt, maximum en avril et en octobre et, sous pâturage, maximum en mai et en septembre. Le couvert forestier protège en effet mieux le sol des derniers froids du printemps et des premiers froids de l'automne. Dans les deux cas, les Oribates sont plus nombreux en automne mais plus diversifiés au printemps.

Aux États-Unis, GASDORF et GOODNIGHT (1963) ont aussi trouvé, dans un sol sous forêt de chênes et de noyers d'Amérique, deux pointes dans le peuplement des Acariens : l'une en mars-avril et l'autre en octobre. Les araignées y présentaient par contre un déclin de printemps et d'hiver.

REEVES (1969), dans une station expérimentale située près de New-York, a trouvé une activité maximale des Oribates de juin à août, pour autant que l'humidité du sol y demeurât suffisante.

ALICATA, ARCIDIACONO, CARUSO et MARCELLINO (1973) ont observé, dans le sol d'un bois de chênes verts de l'Etna, que les Oribates, aussi bien dans le sol que dans la litière, avaient une distribution en agrégats ; la plupart des espèces offraient un maximum de densité en hiver et un minimum en été, encore que pour un Oribate donné, ce fut l'inverse. Il semble que dans cette région de l'Etna, les variations verticales des Oribates soient en étroite relation avec l'humidité et donc la pluviosité ; en période humide, les Oribates remontent dans la litière et, en période de grande sécheresse, ils s'enfoncent au contraire dans le sol. Il est à rappeler que VANNIER (1973b) a observé un phénomène inverse pour divers Microarthropodes, vraisemblablement mycophages, dans un sol de la région parisienne (cf. Chapitre 1, humidité du sol).

Nutrition

Chez les *Mésostigmates*, les Gamasina sont principalement carnivores se nourrissant d'insectes, d'autres Acariens, de Nématodes ou parfois d'Enchytréides. Les études de DAELE et HEUNGENS (1974) ont montré que chaque fumier ou litière possède sa propre communauté de Gamasina avec une espèce dominante bien distincte. Les Gamasina libres dépendent largement dans le sol de certaines proies associées à un type de matière organique ou à des plantes hôtes. Les Uropodina, moins mobiles que les Gamasina, ont une nutrition plus variée ; on en connaît de carnivores, mais aussi de détritiphages, de coprophages, de nécrophages, de phytophages, de mycétophages... Une augmentation des Uropodina correspond généralement à une plus forte activité bactérienne.

Les *Trombidiformes* sont souvent prédateurs de petites proies : œufs, insectes, Collemboles ou larves ; mais il en est (*Tarsonemidae*, *Pyemotidae*, *Tydeidae*) qui se nourrissent de filaments mycéliens ou sucent le mucus des bactéries et des Protozoaires. Certains semblent capables de se nourrir de débris de feuilles ou même d'aiguilles de conifères.

Les *Acaridides* adultes se nourrissent surtout de matières végétales ou animales en décomposition, ainsi que de mycéliums. Les *Acaridides* apparaissent souvent liés aux processus anaérobies de putréfaction dont ils peuvent parfois être les vecteurs (BACHELIER, 1970). Quand les *Acaridides* deviennent abondants dans un sol, la fertilité de celui-ci généralement décroît (KARG, 1963).

Les *Oribates* macrophytophages s'attaquent presque tous aux débris végétaux ou aux végétaux inférieurs en décomposition, mais ils ne participent pas au mélange direct des matières organiques avec

les matières minérales du sol. Les Oribates microphytophages se nourrissent principalement de pollen, d'algues, de lichens et de mycéliums, ainsi que des litières et des racines en décomposition.

Les algues ne seraient toutefois acceptées par les Oribates qu'en présence de microorganismes (bactéries et champignons), comme le prouvent les expériences de stérilisation (LITTLEWOOD, 1969). WOODRING et COOK (1962) ont de même observé que les larves de *Ceratozetes cisalpinus* (Oribate) ont besoin d'ingérer des moisissures dont elles utiliseraient les enzymes pour pouvoir se nourrir de débris végétaux. D'après divers auteurs, dont ZINKLER (1971), les Oribates seraient aussi dépourvus de cellulase, d'où pour ces Acariens une nutrition fongique s'effectuant plus sur les hyphes que sur les spores.

D'après SCHUSTER (1956), 20 % des Oribates se nourrissent de végétaux en décomposition, les bois morts étant plus particulièrement attaqués par les Phthiracaridae, 30 % des Oribates ingèrent des microorganismes et 40 % des Oribates ne sont pas spécialisés et se nourrissent aussi bien de végétaux en décomposition que de microorganismes.

Selon les espèces, selon les individus et selon leur stade de développement, les Acariens manifestent des préférences et ont un régime plus ou moins sélectif. *Steganacarus magnus* préfère ainsi le frêne au bouleau (MURPHY, 1957). DANIELS et ENGELMANN (1961) ont fait ressortir les préférences spécifiques de plusieurs Acariens vis-à-vis de quelques champignons. WALLWORK (1958) a montré que la taille des particules pour les stades nymphaux, la structure des chélicères plus forte chez les espèces xylophages, la nature du tube digestif, le stade de décomposition des aliments et l'humidité de ces derniers étaient des facteurs susceptibles d'affecter les préférences alimentaires des Acariens. Interdépendants, ces facteurs varient d'importance selon les espèces et leur stade de développement. Souvent encore, les Acariens aux premiers stades ne demeurent pas au même endroit que les adultes et n'ont pas la même nourriture qu'eux (KUHNELT, 1961).

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Concernant les relations des Acariens avec l'humidité, de nombreuses espèces supportent très bien les inondations temporaires du sol et, vis-à-vis de la sécheresse, les Acariens s'avèrent d'autant plus résistants qu'ils sont plus sclérifiés ; encore que LUXTON (1975) a montré que les Oribates de surface renferment tous peu d'eau, mais ne possèdent pas obligatoirement un exosquelette épais. Les espèces vraiment xérophiles sont d'ailleurs relativement rares.

D'une manière générale, les Oribates, aussi bien les formes immatures que les formes adultes fortement sclérifiées, paraissent mieux résister à la sécheresse que les Collembolés (ATALLA HOBART, 1964), mais les Acariens qui s'attaquent à la litière ne peuvent le faire, à quelques exceptions près, que si celle-ci est encore suffisamment humide. ATHIAS (1974) a cependant montré dans une savane de Côte d'Ivoire que c'était un sol sec (pF 4,2 à 4,7) et chaud (33°C à 42°C) qui abritait les plus fortes densités d'Acariens. Une humidité des sols supérieure à la capacité de rétention (pF 2,5) n'affectait pas les effectifs.

RIHA (1951), en utilisant des dessiccateurs à chlorure de calcium, a classé un certain nombre d'Acariens en quatre catégories, à savoir ceux qui résistent moins de 12 heures à une atmosphère sèche, ceux qui peuvent y résister de 12 à 24 heures, ceux qui peuvent y résister de 1 à 3 jours, et ceux qui peuvent y résister plus de 3 jours.

Les variations de température, comme celle d'humidité, déterminent des migrations verticales et des variations saisonnières de populations.

L'aération des sols demeure aussi un facteur abiotique important, et si une bonne aération du milieu favorise généralement les Oribates, par contre, les processus anaérobies des fermentations et des putréfactions entraînent un accroissement des Acaridides (KARG, 1963). Inversement, la diminution des Acaridides indique l'arrêt de l'évolution d'un fumier.

LES ACARIENS DANS LE SOL

Densité des Acariens dans les sols

Les Acariens demeurent aussi bien dans les mull des forêts de feuillus que dans les mor des forêts de conifères ou dans les sols de bruyères, leur nombre peut varier de 50 000 à 500 000 au mètre carré, plus de la moitié du peuplement étant généralement constituée par des Oribates. VAN DER DRIFT (1949) a ainsi trouvé dans une hêtraie hollandaise 265 000 Acariens au mètre carré, dont 85 % d'Oribates. Par contre, ATHIAS-HENRIOT et CANCELA DA FONSECA (1976) donnent pour une hêtraie de la forêt de Fontainebleau, au sud de Paris, une moyenne annuelle de seulement 50 500 Microarthropodes au mètre carré : 17 500 Collemboles et 33 000 Acariens, dont la moitié d'Oribates.

D'après EITMINAVICIUTE (1960), le nombre des Oribates dans les sols sous conifères décroît dans cet ordre : sols sous pins avec strate sous-jacente de mousses, sols sous sapins, sols sous pins avec strate herbacée clairsemée ou sols sous sapins sans strate herbacée et sols sous pins avec strate de lichens.

Dans les sols de prairie et les sols cultivés, les Acariens (et notamment les Oribates) sont souvent moins nombreux que dans les sols forestiers. Dans les sols cultivés, les Acariens peuvent ne pas dépasser 20 000 à 30 000 au mètre carré, les Collemboles paraissant moins affectés que les Acariens par le travail des sols. Le pâturage et le parcage diminuent la diversité des Oribates (ZYROMSKA-RUDZKA, 1974).

EITMINAVICIUTE (1968) a montré que dans les sols sableux hydromorphes du nord de la Baltique les associations dominantes d'Oribates variaient selon que la nappe phréatique était située à moins d'un mètre ou plus d'un mètre de profondeur.

Dans les sols plus ou moins érodés qui recouvrent les pentes des collines, les Oribates, sauf entraînement par les boues, sont, à la différence des vers de terre, souvent plus nombreux dans la partie supérieure des pentes (EITMINAVICIUTE, 1965).

KRIVOLUTSKY (1969, 1975) a trouvé dans les divers sols zonaux de Russie une bonne concordance entre le nombre d'Oribates et le coefficient d'environnement A (cf. Figure 42).

$$A = \frac{F + L}{L} - KR$$

F = herbes annuelles et chute de feuilles
(poids sec en g/m²)

L = litière (poids sec en g/m²)

K = $\frac{Q}{V}$ précipitations (en mm)
évaporation (en mm)
(coefficient d'humidité)

R = radiation solaire (en Kcal/m²)

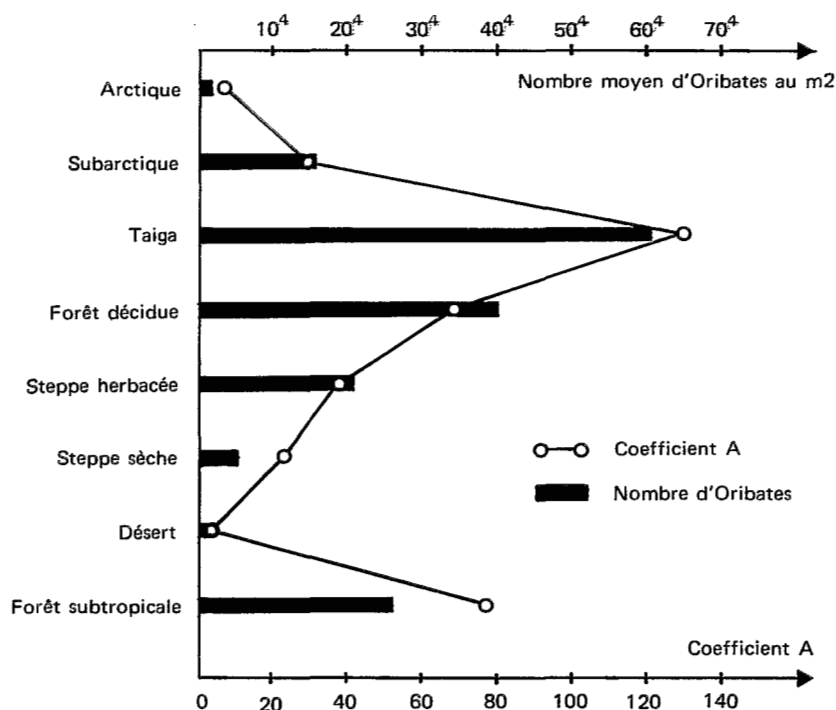


Figure 42 – Corrélation entre le coefficient d'environnement A et le nombre d'Oribates dans les différentes zones de sols d'URSS (d'après KRIVOLUTSKY, 1969).

En ce qui concerne les sols des régions intertropicales, MALDAGUE (1961b) a trouvé dans les sols du Zaïre une mésofaune souvent plus faible que dans les sols de régions tempérées mais active toute l'année. Les Trombidiformes et les Acaridides y sont très peu abondants et représentent généralement chacun moins de 1 % des Acariens. Les Mésostigmates sont plus abondants en forêt que dans les autres biotopes (cultures améliorantes, peuplements arborescents artificiels et sols plus ou moins dénudés) ; leur pourcentage au sein des Acariens varie cependant peu. Les Oribates dominent dans les biotopes forestiers et demeurent le groupe le plus important dans les autres biotopes, bien qu'ils y soient généralement moins diversifiés ; ils représentent le plus souvent entre 60 et 80 % des Acariens.

ATHIAS (1973) dans une savane préforestière de Côte d'Ivoire (Station écologique de Lamto) a trouvé un peuplement de Microarthropodes particulièrement faible comparé à celui habituellement présent dans les milieux herbacés des régions tempérées : 23 000 Acariens, 2 900 Collemboles et 5 000 autres Microarthropodes au mètre carré en savane non brûlée, et approximativement moitié moins d'Acariens et de Collemboles en savane brûlée ; les autres Microarthropodes, dont les Symphiles (Myriapodes), y varient peu, car étant plus édaphiques. La distribution horizontale de la faune y est hétérogène et calquée sur celle des souches de graminées. La conjonction du climat, du feu de brousse et des termites, en agissant sur le microclimat du sol et le cycle de la matière organique, confère, directement ou indirectement, des caractères spécifiques au peuplement microarthropodien des sols de savane. ATHIAS, JOSENS et LAVELLE (1975a) ont comparé d'une manière plus générale la faune du sol de cette savane de Lamto à celle des milieux herbacés des régions tempérées. La mésofaune y est pauvre, particulièrement en Enchytréides et, comme nous venons de le voir, en Acariens et en Collemboles, mais en revanche les Protoures, les Diploures (Insectes aptérygotes), les Symphiles (Myriapodes) et les Cochenilles y sont

relativement abondants. La macrofaune y est dominée par la biomasse des vers de terre. Les termites et les fourmis y sont peu abondants, mais très diversifiés. L'action du feu de brousse y est fort importante mais a déjà été analysée dans le premier chapitre.

Dans les régions plus tempérées de l'hémisphère sud, se retrouvent des biocénoses à structure voisine de celles des régions tempérées de l'hémisphère nord.

OLIVIER et RYKE (1965), RYKE et LOOTS (1967) estiment ainsi qu'en Afrique du Sud, les Oribates dominent en général dans les sols de forêt mais que, par contre, les Trombidiformes deviennent prépondérants dans les autres sols, et notamment les sols de steppe et de savane, ce qui concorde avec les résultats de CASTRI (1963) au Chili. Mesostigmates et Acaridides y seraient aussi nombreux que dans les sols d'Europe. Chez les Mesostigmates toutefois dominent les Rhodacaridae, et non, comme en Europe, les Parasitidae, les Veigaiidae ou les Laelaptidae.

Le poids des populations d'Acariens est toujours difficile à estimer, car de grosses différences existent selon les espèces et la proportion des adultes. On peut grossièrement estimer que, dans un peuplement diversifié, 100 000 Acariens pèsent environ 1 g, un peu moins en hiver et un peu plus en été, les Oribates pesant un peu plus que les autres.

Ces 100 000 Acariens consommeraient environ 0,5 à 1 mg d'oxygène par m² et par heure à 15°C. Divers auteurs, et notamment BERTHET (1963) ont cependant constaté, avec l'aide de respiromètres à ludion, que la respiration des Acariens, et notamment celle des Oribates, était plus faible qu'on ne le pensait anciennement (BORNEBUSCH, 1930). Une population de 100 000 Oribates pesant approximativement 1 à 2 g, ne consommerait alors guère plus de 0,2 à 0,3 mg d'oxygène par heure, et les Oribates auraient par suite un degré de métabolisme qui, sous forêt, ne leur permettrait pas d'utiliser au maximum plus du dixième des litières.

Action des Acariens dans la destruction des débris végétaux

Les Acariens qui s'attaquent aux litières végétales, c'est-à-dire essentiellement les Oribates, ingèrent proportionnellement moins de litière que les Collembolés, même en tenant compte qu'ils sont souvent plus nombreux. Il semble en effet que, d'une manière générale, les Collembolés aient une activité plus importante que les Oribates, produisent plus d'œufs et aient une vitesse de croissance plus rapide.

Les Microarthropodes (essentiellement Acariens et Collembolés), en ingérant les débris végétaux, en multiplient très sensiblement les surfaces et, d'après l'examen des déjections, il semblerait qu'en moyenne les Acariens réduisent plus les débris végétaux que les Collembolés. SCHUSTER (1956) estime que dans les excréments d'Acariens les fragments végétaux de quelques dizaines de microns sont exceptionnels. Les excréments de *Nothrus silvestris* mesurent 20 sur 12 microns (BAL, 1968, cité dans HARDING et STUTTARD, 1974), RUSEK (1975) trouve qu'en moyenne les excréments des Oribates mesurent de 30 à 50 microns, alors que ceux des Collembolés mesurent de 30 à 90 microns et parfois plus. ZACHARIAE (1962), selon les espèces, donne pour les excréments de Collembolés des dimensions de l'ordre de 20 à 250 microns. DUNGER (1956) a constaté que dans les excréments du Collembole *Folsomia* les particules végétales les plus grandes ont environ 60 microns et, dans les excréments du Collembole *Tomocerus flavescens*, approximativement 150 sur 30 microns.

Les Acariens ne mélangent pas les débris végétaux aux éléments minéraux du sol, comme le font la plupart des vers annelés, mais l'entraînement en profondeur de leurs excréments aide dans les sols poreux à l'humification des horizons supérieurs. Les Phthiracaridae (Oribates) contribuent pour leur part à favoriser l'humification des matériaux ligneux.

Action des Acariens sur les caractéristiques abiotiques et l'équilibre biologique des sols

Les Acariens du sol tendent, comme les Collembolés, à agrandir et à aménager localement les cavités naturelles du sol et donc à en entretenir la porosité, tout en y créant des centres de peuplement déterminés par la reproduction.

Étant donné la petite taille des Acariens et de leurs déjections, on n'a encore que très peu de renseignements sur les modifications chimiques qu'ils font subir à leurs aliments et, à plus forte raison, sur les conséquences que ces modifications peuvent avoir sur le milieu.

Dans un peuplement d'Acariens, existe habituellement une dominance d'Oribates qui s'attaquent aux divers débris végétaux (feuilles, algues ou champignons), et se nourrissent aussi des microorganismes qui y vivent. Les autres Acariens, dont nous avons déjà vu plus haut la diversité de nutrition, sont principalement carnivores, nécrophages ou coprophages.

LOOTS et RYKE (1967) ont mis en évidence dans des sols d'Afrique du Sud une corrélation hautement significative entre le rapport Oribates/Trombidiformes et le pourcentage de matières organiques : Les Oribates dominent dans les sols riches en matières organiques et les Trombidiformes dans les sols qui en sont moins bien pourvus.

Les relations qui existent entre les Acariens et les Collembolés sont très variées et fort complexes. MALDAGUE (1961b) a montré que dans certains sols du Zaïre le rapport Acariens/Collembolés est en relation directe avec la complexité et la stabilité des écosystèmes pédologiques. En fait, ce rapport est beaucoup trop grossier et il est nécessaire de ne comparer entre eux que certains groupes d'Acariens et de Collembolés à écologie bien définie. Nous y reviendrons en traitant du rôle des Collembolés dans l'équilibre biologique des sols.

Enfin, de nombreux Oribates, et notamment des Galumnidae, favorisent la transmission de Cestodes (Plathelminthes) aux animaux supérieurs. GRUVEL et GRABER (1970) ont ainsi étudié au Tchad l'écologie d'Oribates susceptibles de transmettre des Cestodes au bétail.

Certains Acariens, en pénétrant dans les végétaux, contribuent à y introduire des agents pathogènes : par exemple, dans la pourriture des cosses d'arachides, les Acaridides disséminent *Aspergillus flavus* (BEUTE, 1974), dans la pourriture de la bourre des cotonniers, *Siteroptes reniformis* Krantz (Tarsonemida) sert de vecteur à *Nigrospora oryzae* (LAEMMLEN et HALL, 1973), et dans la pourriture des bourgeons d'œillet, *Siteroptes cerealium* Kirchner est vecteur de *Fusarium poae* (COOPER, 1940).

L'action des pesticides et des pratiques agricoles sur les Microarthropodes sera traitée avec les Collembolés. Les techniques d'étude des Microarthropodes feront l'objet du chapitre 10.

Chapitre 9

**LES COLLEMBOLES
ET AUTRES INSECTES APTÉRYGOTES**

SYSTÉMATIQUE DES INSECTES APTÉRYGOTES

1 – LES COLLEMBOLES

MORPHOLOGIE

SYSTÉMATIQUE

BIOLOGIE

Reproduction et développement

Variations saisonnières

Physiologie

Nutrition

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les Collembolés et l'humidité

Les Collembolés et la température

Les Collembolés et la lumière

LES COLLEMBOLES DANS LE SOL

Densité des Collembolés dans les sols

Action des Collembolés dans la destruction des débris végétaux

Action des Collembolés sur la physique et la chimie des sols

Les Collembolés dans l'équilibre biologique des sols

(Rapport Acariens/Collembolés ; Pullulements ; Indicateurs de fertilité)

INFLUENCE DES PESTICIDES ET DES PRATIQUES AGRICOLES SUR LES MICROARTHROPODES
(ACARIENS ET COLLEMBOLS)

2 – LES AUTRES INSECTES APTÉRYGOTES

LES PROTOURES

LES DIPLOURES

LES THYSANOURES

LES COLLEMBOLLES

ET AUTRES INSECTES APTÉRYGOTES

SYSTEMATIQUE DES INSECTES APTÉRYGOTES

SOUS-CLASSE DES APTÉRYGOTES (cf. Figure 43)

Formes primitives n'ayant pas développé d'ailes.
Mues sans métamorphose ou à métamorphoses rudimentaires.

Super-ordre des Entotrophes

Pièces buccales situées au fond d'un vestibule, donc presque entièrement cachées dans la tête.

— Pas d'antennes. 8 segments abdominaux pendant la vie larvaire, 12 à l'état adulte ; les 8 premiers à peu près égaux, les suivants plus courts et rétractiles. Rudiments de pattes sur les premiers segments abdominaux. Forme allongée, corps décoloré, téguments très minces.

ORDRE DES PROTOURES

— Antennes de 2 à 6 articles ou de 5 articles avec les deux derniers densément annelés.
Abdomen de 6 segments avec le plus souvent un appareil saltatoire.
Type primitif n'ayant encore que peu de segments : 6 céphaliques, 3 thoraciques et 6 abdominaux.

ORDRE DES COLLEMBOLLES

— Antennes multiarticulées. Abdomen de 12 segments dès les premiers stades embryonnaires.
Des cerques sur le 11e segment abdominal pouvant être en forme de pince ou multiarticulés.
Pas de filament médian ou paracerque.

ORDRE DES DIPLOURES

Super-ordre des Ectotrophes

Pièces buccales libres et visibles.

— Antennes multiarticulées. Abdomen de 12 segments dès les premiers stades embryonnaires (épimorphe).
Des cerques sur le 11e segment abdominal, et paracerque impair sur le dernier segment abdominal.
Yeux composés.

ORDRE DES THYSANOURES



PROTOURE

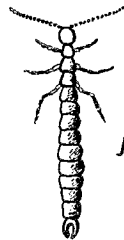


Lepisma

THYSANOURE

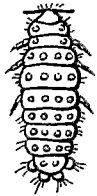


Campodea



Japyx

DIPOURES



Achorutes

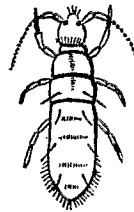
Hypogastruridae

Poduromorphe



Isotoma

Isotomidae



Tomocerus

Tomoceridae



Orchesella

Entomobryidae

Entomobryomorphe



Sminthurus

Sminthuridae

Symphyléones

Arthropléones

COLLEMBOLÉS

Fig. 43 – Insectes aptérygotes.

I - LES COLLEMBOLES

MORPHOLOGIE

Les quelques schémas qui suivent (cf. Figure 44) résument l'essentiel de la morphologie des Collemboles utile à la compréhension de leur systématique.

Nous y voyons la morphologie d'un Entomobryidae avec son appareil saltatoire. La partie mobile de la furca (manubrium, dentes et mucron), en se repliant, vient s'accrocher sur la face ventrale du Collembole à un bouton-pression dit rétinacle. Tous les Collemboles ne possèdent pas un appareil saltatoire ; les Collemboles euédaphiques l'ont régressé ou en sont dépourvus.

Le tube ventral, visible entre la deuxième et la troisième paire de pattes, serait pour certains en relation avec le sens de la tension superficielle ou la connaissance de l'état hygrométrique du milieu ; pour d'autres, il serait au contraire un organe adhésif ou un organe d'absorption.

Les pattes des Collemboles se terminent par une griffe opposée à un appendice empodial dont le nombre d'ailes est caractéristique. Sur le trochanter de la troisième patte de certains Collemboles existe une petite brosse dite «organe trochantérien de la P3». Cet organe utilisé dans la systématique des Entomobryomorphes est malheureusement difficile à voir.

Les pseudocelles sont des pores bien individualisés et à cadre chitineux qui, sous fortes excitations, libèrent un liquide ; celui-ci est vraisemblablement du sang et possède un rôle répugnatoire pour les autres animaux.

Les organes postantennaires qui existent chez certains Collemboles ont un rôle peut-être olfactif. Les organes antennaires III, c'est-à-dire situés sur le troisième article des antennes, auraient aussi un rôle olfactif.

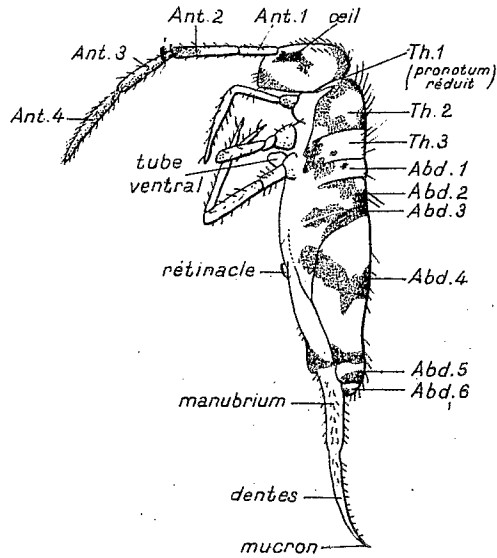
Le microscope électronique à balayage a été d'un grand secours pour préciser la morphologie très fine et souvent artistique de ces divers organes sensoriels (HALE, 1969 ; DALLAI, 1971).

Les Collemboles de surface ou de litière possèdent le plus souvent un appareil saltatoire bien développé, des pattes allongées, de longues antennes, des ocelles, et un corps assez gros, fortement pigmenté, poilu et plus ou moins couvert d'écailles. Au contraire, les Collemboles euédaphiques ont un appareil saltatoire régressé ou supprimé. Leurs pattes et leurs antennes sont courtes, leurs ocelles réduits et ils sont dépigmentés ; par contre, ils possèdent généralement des organes sensoriels antennaires et postantennaires bien développés.

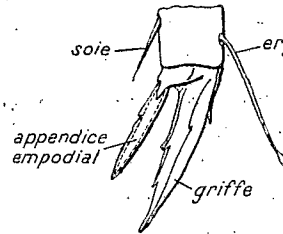
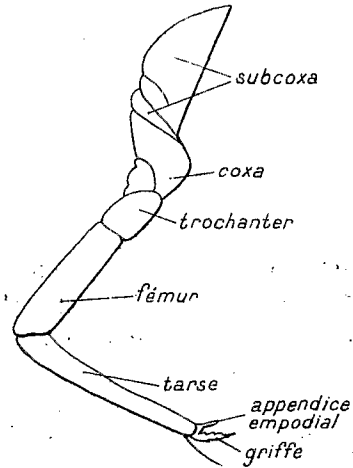
Les Collemboles troglomorphes vivant dans les grottes et les caves ne possèdent pas non plus d'ocelles et de pigmentation, mais leurs antennes sont longues et leurs griffes modifiées comme celles des Collemboles hydrophiles. Les Collemboles qui vivent dans les nids de fourmis ou de termites sont de même aveugles et dépigmentés, mais ils offrent une modification de leurs pièces buccales, leur furca et leurs pattes sont bien développées et ils possèdent des écailles et des soies inusuelles (KENNETH, 1964).

Concernant la pigmentation des Collemboles, divers facteurs climatiques dont notamment la température doivent aussi être en cause, puisque RAPOPORT (1969) a trouvé une corrélation positive entre le pourcentage de formes sombres et la latitude, c'est-à-dire le contraire de ce qu'il en est avec les homéothermes.

Il est intéressant enfin de signaler chez certains Collemboles la présence de sécrétions cireuses qui, chez les Symphypléones Dicyrtomidae et les Neelidae, donnent naissance à de longues baguettes



Morphologie d'*Entomobrya pulchella*
(d'après HANDSCHIN)



Patte postérieure d'*Orchesella*
(d'après BÖRNER)

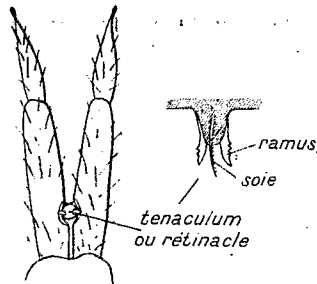
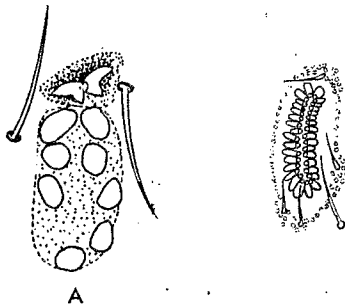


Schéma de l'appareil saltatoire d'un *Entomobrya*
(d'après DENIS)

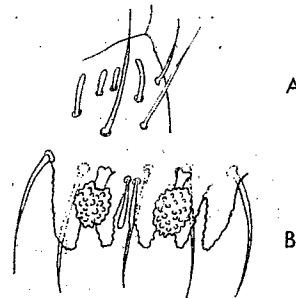


Pseudocelle d'*Onychiurus*



A - Plaque oculaire et organe postantennaire d'un *Hypogastrura*

B - Organe postantennaire d'un *Onychiurus*



Organes antennaires III

A - de *Proisotoma*

B - d'*Onychiurus*

(d'après DENIS)

Fig. 44 - Schémas sur la morphologie des Collemboles.

cireuses bien localisées. Ces baguettes sont difficiles à observer car, très fragiles, elles sont détruites par les moindres perturbations mécaniques ou physiques, mais elles peuvent rapidement se reconstituer en quelques minutes ou quelques heures selon les espèces (MASSOUD et VANNIER, 1965 ; VANNIER et MASSOUD, 1967 ; JUBERTHIE et MASSOUD, 1977). (cf. Planche III).

SYSTEMATIQUE

ORDRE DES COLLEMOLES

2 sous-ordres :

1 – SOUS-ORDRE DES ARTHROPLEONES

Forme allongée à segmentation nette et bien visible.

Section des Poduromorphes (= Poduroidea)

Pronotum développé, sclérifications peu nettes, tube ventral court, manubrium dépourvu de soies ventrales et furca (si présente) non déplacée.

△ Tête hypognathe. Ocelles sur le vertex. Dentes annelés vers l'extrémité. Furca dépassant le tube ventral. Pas de pseudocelles. Pas de papilles protectrices à l'organe antennaire III.

PODURIDAE

△ Tête prognathe ou presque. Ocelles facultatifs sur le vertex. Dentes non annelés. Furca souvent réduite. 2 ou 3 verticilles de poils sur les tibiotarses.

- Sans pseudocelles. Avec ou sans ocelles. Organe antennaire III normal. Antenne IV avec massue apicale.

HYPOGASTRURIDAE

+ mandibules à plaque molaire ou sans mandibules.

Sous-famille des Hypogastrurinae

+ pas de plaque molaire à la mandibule ; autres pièces buccales plus ou moins réduites par rapport à celles du type hypogastrurien.

Sous-famille des Achorutinae (= Neanurinae)

- dernier tergite abdominal simple *Tribu des Pseudachorutini*
- dernier tergite abdominal bilobé *Tribu des Achorutini (= Neanurini)*

- Avec pseudocelles. Avec des papilles protectrices, parfois réduites, sur l'organe antennaire III. Organe postantennaire complexe. Avec ou sans furca.

ONYCHIURIDAE

Note : Genre *Paleotullbergia* tropical sans pseudocelles et sans papilles protectrices sur l'organe antennaire III.

Dans le travail de STACH :

Hypogastrurinae = Neogastruridae
Pseudachorutini = Brachystomellidae + Anuridae + Pseudachorutidae
Achorutini = Bilobidae

Section des Entomobryomorphes (= Entomobryoidea, Mydonioidea)

Pronotum régressé. La sclérification est généralement plus nette que chez les Poduromorphes. Le tube ventral tend à s'allonger. Le manubrium a souvent des soies ventrales et la furca, quand elle existe, tend en apparence à être refoulée sous le 5e segment abdominal. Parfois, plus de 4 articles antennaires. Plus de 3 verticilles de poils sur le tibiotarse.

△ Abdomen 3 > abdomen 4

TOMOCERIDAE

△ Abdomen 3 ≠ abdomen 4

• Écailles absentes .

+ Organe postantennaire en général présent et ovale.

Crête ventrale de la griffe simple.

Appendice empodial à 3 ailes au plus.

Organe trochantérien de la P3 absent.

ISOTOMIDAE

+ Organe postantennaire absent.

Crête ventrale de la griffe généralement fendue à la base.

Appendice empodial à 4 ailes ou du type 4 .

Organe trochantérien à la P3 .

ENTOMOBRYIDAE

+ Espèce littorale avec renforcement particulier du segment furcifère

ACTALETIDAE

• Écailles présentes.

+ Organe postantennaire présent .

ONCOPODURIDAE

+ Organe postantennaire absent.

ENTOMOBRYIDAE

△ Abdomen 3 < abdomen 4

• Abdomen 4 fusionné aux 2 tergites suivants .

ISOTOMIDAE

• Abdomen 4 bien distinct.

+ Antennes longues avec articles terminaux densément annelés ; article 3 > article 4 .

TOMOCERIDAE

+ Antennes à moins de 4 articles.

ONCOPODURIDAE

+ Antennes à 5 ou 6 articles.

ENTOMOBRYIDAE

Tribu des Orchesellini

+ Antennes à 4 articles simples.

Dentes avec longues soies écailleuses qui dépassent le mucron.

ONCOPODURIDAE

Dentes grêles, souples et annelés dorsalement.

ENTOMOBRYIDAE

Tribu des Entomobryini

A ces 5 familles s'ajoutent 3 autres familles souvent considérées comme des sous-familles des *Entomobryidae*. Ce sont :

- | | |
|---------------------|---|
| les TROGLOPEDETIDAE | <i>cavernicoles</i>
dentes épais et non annelés avec épines
mucrons allongés à plusieurs dents. |
| les CYPHODERIDAE | <i>termitophiles et myrmécophiles</i>
dentes épais et non annelés avec écailles
mucrons typiquement allongés à plusieurs dents et non pileux. |
| les PARONELLIDAE | <i>formes exotiques</i>
dentes non annelés et sans écailles dorsales mais poilus
mucrons épais ou allongés, sauf quelques cas de réduction. |

2 – SOUS-ORDRE DES SYMPHYPLEONES

Formes globuleuses à segments mal individualisés, les deux derniers étant nettement plus petits que les autres.

- △ Thorax beaucoup plus grand que l'abdomen. Antennes courtes, insérées en avant du milieu de la tête. Des fossettes sensorielles caractéristiques sur le tronc. Très petite taille (0,5 mm). Rétinacle sans soie. Subcoxae longues. Humicoles et cavernicoles.

NEELIDAE

- △ Thorax nettement plus petit que l'abdomen. Antennes souvent longues, insérées au-dessus du milieu de la tête. Pas de fossettes sensorielles du type Neelidae.

Dernier article antennaire plus long que l'avant-dernier.

SMINTHURIDAE

- + Corps du rétinacle avec un appendice latéral à la base du ramus ; vésicules du tube ventral à paroi pratiquement lisse.

Sous-famille des Sminthuridinae

- + Corps du rétinacle sans appendice ; vésicules du tube ventral verruqueuses.

Sous-famille des Sminthurinae

Dernier article des antennes plus court que l'avant-dernier ; antennes coudées entre le 2e et 3e article ; segment furcal avec une paire de papilles dorsales.

DICYRTOMIDAE

Pour la systématique des Collemboles, sont à consulter le livre de GISIN (1960) et une partie de l'œuvre de STACH (1947 à 1963), dont la bibliographie complète a été publiée dans la Revue d'Écologie et de Biologie du sol (T. 13, fasc. 2, 1976, 255-260). Un essai de synthèse sur la phylogénie des Collemboles a été aussi publié par MASSOUD (1976b).

BIOLOGIE

Reproduction et développement

Les Collemboles offrent un potentiel de reproduction supérieur à celui des Acariens.

Ils ne possèdent pas d'organe copulateur et leurs caractères sexuels primaires sont très limités. L'ouverture génitale de la femelle est transversale, alors que celle du mâle est longitudinale. Les caractères sexuels secondaires sont de même généralement peu accusés et on ne connaît que quelques espèces de Collemboles présentant un dimorphisme sexuel affirmé. Ce dimorphisme sexuel ne paraît pas caractéristique d'un groupe particulier et il porte le plus souvent sur une complication secondaire de la morphologie des mâles. Remarquables sont, par exemple, les modifications d'antennes de certains Sminthurides, liées à des accrochages avec les femelles, d'un type particulier (MASSOUD et BETSCH, 1970).

Les Collemboles ne s'accouplent pas. Le plus souvent, les mâles déposent des spermatophores pédicellés auxquels les femelles se fécondent en frottant le sol de leur abdomen. Le spermatophore de *Tomocerus minor* haut de 265 microns est constitué d'une gouttelette de sperme de 55 microns de diamètre perchée en haut d'un fin pédicelle, le spermatophore de *Dicyrtoma minuta* haut de 696 microns se termine par une gouttelette de sperme de 96 microns de diamètre. Souvent les mâles guident les femelles vers les spermatophores ou ne pondent ceux-ci que quand ils rencontrent une femelle réceptive (BETSCH-PINOT, 1977). Chez plusieurs Sminthurides, les mâles transportent les femelles par les antennes et les frottent eux-mêmes sur les spermatophores (SCHALLER, 1953), mais chez *Sphaeridia pumilis* (Sminthuride), le mâle dépose directement une goutte de sperme sur le pore génital de la femelle avant de se fixer sur son segment ano-génital à l'aide du tube ventral (BLANCQUAERT et MERTENS, 1977).

Les Poduridae et les Onychiuridae ne produisent pas de spermatophores ; il y aurait chez eux transmission directe du sperme, peut-être à l'aide du tube ventral. Il en serait de même chez certains Sminthuridae (HALE, 1965a, 1965b).

Divers cas de parthénogenèse ont été aussi observés chez les Collemboles, en particulier chez les Isotomides et notamment chez *Folsomia candida* (Willem) et *Folsomia cavicola* (Cassagnau et Delamare Debutteville), PETERSEN (1971) a aussi constaté des cas de parthénogenèse chez *Tullbergia krausbaueri* (Börner) et *Isotoma notabilis* (Schäffer).

Les Collemboles, selon les espèces et la température, pondent de 100 à 600 œufs au cours de leur vie qui dure souvent moins d'un an. NIJIMA (1973) a observé qu'une femelle de *Sinella curviseta* a pondu 580 œufs à 20-25°C, et seulement 370 œufs à 15-30°C.

Les œufs, chez les Arthropléones, sont déposés sans protection apparente, soit isolément, soit en paquets plus ou moins étalés et renfermant de 2 à 35 œufs (HALE, 1965a ; BUTCHER, SNIDER, SNIDER, 1971). Chez les Symphypléones, les œufs sont parfois déposés sur le substrat après enrobement avec un fluide anal ou des excréments jouant un rôle protecteur. Un tel comportement a été décrit chez *Sminthurus viridis*, diverses espèces de *Dicyrtoma* et plusieurs *Arrhopalites* (MASSOUD, 1971 ; MASSOUD et PINOT, 1973).

Les œufs des Collemboles sont sphériques et apparemment lisses ; leur diamètre varie de 0,10 à 0,30 mm. Ils deviennent plus foncés au cours de leur développement et leur taille croît avec l'augmentation de l'humidité du milieu.

Chez *Pseudosinella petterseni* et *P. alba*, les œufs sont pondus d'une manière dispersée. Ils sont tout d'abord unis et de couleur blanche, mais après quelques jours se recouvrent d'une enveloppe poilue. La durée d'incubation des œufs varie selon les espèces et les conditions de milieu. Les œufs d'*Isotoma notabilis* prennent pour éclore à 17°C une moyenne de 7,4 jours, et à 4°C une moyenne de 53,6 jours. Les œufs de *Folsomia similis* prennent pour éclore à 23°C une moyenne de 9 à 10 jours, et à 4°C une

moyenne de 72 à 80 jours (SHARMA et KEVAN, 1963a, 1963b). HALE (1965a) a aussi trouvé une relation linéaire entre la température et l'inverse du temps de développement des œufs chez cinq autres espèces de Collemboles.

Les œufs résistent mieux que les adultes à la sécheresse et ils aident probablement certaines espèces à survivre pendant les périodes défavorables, comme cela a été observé en Australie pendant l'été avec *Sminthurus viridis* (WALLACE, 1968).

Étudiant la fécondité et la croissance de *Sinella curviseta* (Entomobryidae), NIJIMA (1973) a aussi constaté l'existence d'une relation linéaire très étroite entre la rapidité de développement de ce Collembote et la température.

Température	Durée du stade œuf	Durée du stade larvaire
15°C	16,4 jours	53 jours
20°C	7,8	34
25°C	5,4	31
30°C	4,2	26

Ce même auteur (NIJIMA, 1975) a observé que pour *Folsomia octoculata*, la croissance était de 0,07 mm par mois à 13°C et de 0,15-0,23 mm à 15-18°C, puis redevenait moins importante à partir de 20°C. Pour *Tomocerus varius*, la croissance était de 0,10-0,17 mm par mois à 7-8°C et de 0,16-0,21 mm par mois à 13-15°C.

Tomocerus vulgaris atteint sa maturité en six mois mais peut vivre 1 an et demi (STREBEL, 1938). Le cycle complet de vie de *Pseudosinella petterseni* est en moyenne de 35 jours à 24°C et de 134 jours à 11°C. Celui de *P. alba* est en moyenne de 46 jours à 24°C et de 120 jours à 11°C (SHARMA et KEVAN, 1963c). La taille des Collemboles semble aussi décroître quand la température s'élève (NIJIMA, 1973).

Tous ces exemples montrent la très forte influence de la température sur la biologie des Collemboles.

Comme tous les Arthropodes, les Collemboles sont obligés de muer pour grandir, mais leur morphologie générale est définie dès la naissance. Ceci, à la différence des insectes hémimétaboles chez lesquels l'acquisition des caractères adultes ne se fait que progressivement au cours des mues. De plus - fait remarquable - les dernières mues ou «mues imaginales» n'apportent généralement pas de modification dans la taille des individus. Ces caractères distinguent nettement les Collemboles des autres insectes et les font apparaître comme un groupe très ancien, vraisemblablement d'origine antédévonnienne.

Le nombre des mues varie selon les espèces (HALE, 1965b ; BETSCH, 1975) :

<i>Tullbergia krausbaueri</i> (Entomobryidae)	4 mues
<i>Hypogastrura purpurascens</i> (Hypogastruridae)	5
<i>Hypogastrura denticulata</i> (Hypogastruridae)	6
<i>Pseudosinella Höfti</i> (Entomobryidae)	6
<i>Onychiurus procampatus</i> (Onychiuridae)	6
<i>Onychiurus tricampatus</i> (Onychiuridae)	6
<i>Arrhopalites pygmaeus</i> (Sminthuridae)	6
<i>Sminthurus viridis</i> (Sminthuridae)	7
<i>Onychiurus latus</i> (Onychiuridae)	7
<i>Onychiurus furcifer</i> (Onychiuridae)	7
<i>Hypogastrura sahlbergi</i> (Hypogastruridae)	7
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Isotomidae)	8

La durée des mues varie selon les espèces, l'âge des individus, leur longévité, les conditions de milieu et principalement la température.

De la naissance à la mort, les Collemboles présentent rarement d'importants remaniements, mais leur allure juvénile, due à des lignes moins affirmées et à des articles plus globuleux, disparaît progressivement au cours des mues ; des différences de proportions se manifestent (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1948). Toutefois, dans certaines familles ou chez certains genres, des différences plus affirmées se remarquent au cours des mues, notamment dans la morphologie des antennes. Chez les *Orchesella* (Entomobryidae) deux articles surnuméraires apparaissent à la première ou deuxième mue en formant des antennes de 6 articles au lieu de 4, comme chez les autres Collemboles. Chez les Tomoceridae, dès la première mue, les troisième et quatrième articles antennaires se subdivisent et forment de longues antennes apparemment multiarticulées. De même, chez de nombreuses femelles de Symphyléones, apparaît après la première mue une subdivision secondaire du quatrième article antennaire. De petites différences s'observent aussi chez certaines espèces dans les griffes des pattes, le rétinacle et la furca, l'organe postantennaire, les poils sensoriels, la granulation chitineuse et le dimorphisme sexuel.

Variations saisonnières

Les Collemboles offrent d'importantes variations saisonnières. Dans les régions tempérées, ils sont surtout actifs au printemps et en automne. En été, de très nombreuses formes fuient la sécheresse en cherchant à s'enfoncer. En hiver, les formes jeunes sont souvent nombreuses, surtout en profondeur.

NIJIMA (1971) a observé, dans des sols japonais et sous forêt, un pic des Collemboles en été, conjointement à une diminution importante des Acariens, l'humidité des sols étant restée satisfaisante.

USHER (1970), étudiant en Écosse les Arthropodes des sols d'une forêt de pins a noté que : *Folsomia quadrioculata* et *Isotoma sensibilis* y étaient plus fréquents au printemps, époque à laquelle ces Collemboles offrent un maximum de formes juvéniles ; *Isotomiella minor* et *Lepidocyrtus curvicolis* y étaient des espèces d'été ; *Friesea mirabilis*, *Onychiurus absoloni* et *Tullbergia callipygos* y atteignaient un maximum de population en automne.

Les espèces habituellement abondantes en hiver, comme *Sminthurides pumilis*, *Neanura muscorum*, *Dicyrtoma ornata* ou *Tomocerus minor* étaient peu abondantes dans les sols étudiés. *Onychiurus latus*, *Anurophorus binoculatus* et *Isotomurus palustris* offraient à la fois un maximum d'automne et un maximum d'hiver.

Physiologie

Les Collemboles ont une mauvaise vue et ils devinent sans doute les obstacles au toucher. L'odorat résiderait probablement sur les antennes dont les photographies prises au microscope électronique à balayage ont montré la remarquable complexité et parfois aussi la beauté des apex. (cf Planche II).

Nous avons déjà signalé le rôle répugnatoire des pseudocelles à propos duquel DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1951) écrit :

«L'autohémorrhée se rencontre dans un certain nombre de familles de Collemboles. Sous sa forme la moins spécialisée, elle se produit par des zones de chitine mince et particulièrement fragile. On aura alors une réaction hémorragique de grande amplitude pouvant aller jusqu'au suicide réflexe. C'est ce que l'on observe chez les *Arlesiella* qui sont hémédaphiques. Chez les formes euédaphiques, l'autohémorrhée se produit par des pores bien individualisés, à cadre chitineux, que l'on appelle les pseudocelles (*Onychiurus*, *Tullbergia*...)». Le liquide répugnatoire ainsi émis est actif contre certaines fourmis, mais inefficace sur la plupart des Acariens Mésostigmates, prédateurs de Collemboles.

Les écomorphoses correspondent à une série de phénomènes particuliers propres aux Collemboles. CASSAGNAU (1961) les décrit comme «un affolement du cycle évolutif lié à une perturbation des conditions ambiantes ; elles se traduisent, chez des espèces d'hiver ou de milieux froids soumises à une élévation sensible de la température, par l'apparition de caractères anatomiques et morphologiques aberrants dont les plus importants affectent le tube digestif, les appendices, les organes des sens, les téguments. Seuls les individus immatures sont touchés dans de fortes proportions. Le phénomène est réversible et non obligatoire». Les écomorphoses apparaissent comme un phénomène bien distinct lié au phylum des Collemboles ; ce ne sont pas des formes de résistance, elles sont beaucoup plus complexes que les diapauses et elles ne font pas progresser l'individu comme les métamorphoses (CASSAGNAU, 1961).

POINSOT (1966) a constaté sur *Subisotoma variabilis* et *Isotomurus sp.* que le phénomène d'écomorphose se produit chez ces Collemboles après le déclenchement du comportement constructeur qui représente une étape obligatoire avant le passage à la vie latente, déterminée par la diminution de la teneur en eau dans le milieu. D'après cet auteur, l'écomorphose affecterait chez certaines espèces tous les individus d'un même élevage, quel que soit leur stade de développement.

CASSAGNAU (1971) décrit différents types d'écomorphose chez les Collemboles Isotomidae, mais les formes écomorphiques offrant les plus fortes modifications morphologiques ont été principalement observées chez les Hypogastruridae.

Nutrition

Les Collemboles, en se diversifiant au cours des temps, se sont adaptés à des milieux très variés et possèdent maintenant quantité de régimes alimentaires souvent éclectiques mais parfois aussi étroitement spécifiques.

D'après CHRISTIANSEN (1964), cité par MASSOUD (1971), les Collemboles se nourrissent par ordre de fréquence décroissante :

- a. d'hyphes de champignons, de bactéries, et de matières végétales décomposées ou fraîches (*Folsomia*, *Isotoma*, *Onychiurus* et *Hypogastrura*).
- b. de grains de pollen, d'algues unicellulaires et de spores (*Entomobryidae* pigmentés).
- c. de grains de pollen, de spores et de matériel végétal vivant (*Sminthuridae*).
- d. de plantes vivantes ou décomposées (nombreuses formes dont les *Tomoceridae*).
- e. de bactéries et de plantes décomposées (nombreux *Hypogastruridae*).
- f. de bactéries (classe théorique ; peut-être *Neelidae* et *Oncopodura*).
- g. d'hyphes de champignon et de bactéries
- h. d'animaux vivants (*Friesa*).
- i. d'animaux morts.
- j. de jus de champignons (*Neanuridae*).

Les Collemboles qui se nourrissent des feuilles de la litière le font préférentiellement d'après les qualités physico-chimiques de celles-ci. *Sminthurus viridis* L. s'attaque ainsi aux variétés glabres de trèfle ou de luzerne et délaisse les variétés à feuilles poilues.

Une action bactérienne préalable favorise souvent l'attaque directe des feuilles, mais elle n'est pas toujours indispensable (DUNGER, 1956). VON TORNE (1967) a cependant montré que la dynamique des populations de plusieurs espèces de Collemboles était liée à la colonisation microbienne plus ou moins importante de leur matériel alimentaire. Des cultures pures d'Actinomycetes sur agar ont ainsi eu une influence spécifique sur la dynamique des populations de plusieurs espèces.

Les Collemboles ne digèrent pas les celluloses, les hémicelluloses et surtout la lignine, comme le montre l'examen de leurs contenus digestifs. Par contre, les mycéliums de champignon fréquemment

ingérés forment une transition entre les tissus végétaux et les tissus animaux (BODVARSSON, 1970). Une relation existe souvent dans les sols entre l'importance des champignons et l'abondance des Collembolés (NAGLITSCH et GRABERT, 1968).

Il est à rappeler que de très nombreux Collembolés trouvent les débris végétaux dont ils se nourrissent, broyés et plus ou moins décomposés, dans les excréments des herbivores de la méso et de la macrofaune.

Nombreux sont les Collembolés à régime éclectique et GILMORE et RAFFENSPERGER (1970) ont montré que les différences alimentaires sont parfois dues, plus à la diversité des habitats qu'aux espèces. Mais, inversement, il est des Collembolés à régime alimentaire très spécifique. CASSAGNAU (1952) a ainsi trouvé dans une même touffe de mousse à côté de *Friesea* (Brachystomellidae) renfermant des mastax de rotifères, des *Coloburella vandeli* Cass. Del. (Isotomidae) bourrés de Diatomées, absentes chez les *Friesea*, ce qui implique ici un choix très net de la nourriture.

Il est aussi des Collembolés du sol connus comme exclusivement carnivores. *Isotoma macnamarai* chasserait d'autres Collembolés et *Friesea claviseta* est même accusé de cannibalisme (DENIS, 1949). On a signalé des Collembolés mangeant des œufs de tiques. D'autres Collembolés pourraient, conjointement à de nombreux Acariens, aider à la destruction des œufs d'*Ascaris* dans les sols contaminés (LYSEK, 1963). GILMORE (1970) a aussi montré que de très nombreux Collembolés se nourrissent de Nématodes et sont en fait omnivores, ce qui rappelle une fois de plus le danger que présentent les pesticides de détruire les animaux prédateurs des parasites de culture.

Enfin, chez les Cyphoderidae termitophiles, plusieurs Collembolés se nourrissent sur les meules à champignons des Termites champignonnistes. *Calobatinus Grassei* et *Calobatinus occidentalis*, situés à cheval sur la tête des soldats de *Bellicositermes*, attraperaient quelques gorgées de nourriture au moment où les ouvriers donnent la becquée aux soldats (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1948).

Pour conclure, on peut considérer que les Collembolés sont en majorité phyto-saprophages, la plupart étant polyphages et s'attaquant de préférence aux litières végétales en voie de décomposition, et donc déjà colonisées par les champignons et les bactéries.

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les Collembolés et l'humidité

Les Collembolés sont généralement très hygrophiles, surtout ceux qui vivent dans le sol, mais il en est qui grimpent aux plantes, qui vivent dans les habitations (*Lepidocyrtinus domesticus*), ou même que l'on rencontre sur des rochers très secs (*Entomobrya pulchella*). Chaque espèce de Collembole a son humidité préférentielle (KUHNELT, 1961).

Les Collembolés se déplacent en marchant sur la pointe des griffes. Ils sont difficilement mouillables et la plupart des espèces ne craignent pas les phénomènes de tension superficielle. On peut facilement observer à la loupe binoculaire des Sminthuridae se déplaçant sur l'eau sans en crever la surface et, autre exemple, les *Actaletes* du littoral marin vivent couramment au contact de l'eau de mer. Il est vraisemblable que le soin que les Collembolés mettent à faire leur toilette est en rapport avec cette non-mouillabilité. Les Sminthuridae, trop globuleux pour se lécher, se frottent avec une goutte de salive tenue entre la griffe et l'appendice empodial des pattes.

Le tube ventral des Collemboles serait pour certains en relation avec le sens de la tension superficielle ou la connaissance de l'état hygrométrique du milieu, mais, pour d'autres, il serait au contraire un organe adhésif ou un organe d'absorption d'eau, voire un organe servant à la transmission du sperme (HALE, 1965a, 1965b).

La non-mouillabilité de la plupart des Collemboles hémiedaphiques et euédaphiques contribue à en favoriser la dispersion par les eaux de ruissellement et leur permet, quand le sol vient à être inondé, de s'entourer d'un manchon d'air maintenu en place par leur pilosité. Cet air ainsi retenu leur permet de respirer en attendant le drainage naturel du sol. Tous les Collemboles n'offrent d'ailleurs pas la même résistance à la submersion, et nombreux sont ceux qui, en cas de fortes pluies, grimpent sur les troncs des arbres, parfois même jusqu'à 5 mètres de hauteur (BOWDEN, HAINES et MERCER, 1976).

La réponse des Collemboles à la dessiccation semble se situer entre pF 4,2 (point de flétrissement permanent) et pF 5 (eau d'hygroscopicité), même chez des Collemboles cavernicoles Hypogastruridae qui ne rencontrent jamais un tel degré de siccité (VANNIER et THIBAUD, 1968).

Des cas d'anhydrobiose suivie de réhumidification et «regonflement» ont été observés chez *Folsomides variabilis* Gisin (Isotomidae) (POINSOT, 1968) et *Brachystomella parvula* (Schaeffer) (Poduridae) (POINSOT, 1974). Ce mode de résistance permettrait à ce dernier Collembole de supporter la sécheresse de l'été en Provence.

VANNIER (1974) a aussi montré que la résistance cuticulaire de *Tetrodontophora bielanensis* (Waga) augmentait avec le déficit de saturation de l'air ambiant, mais lorsque ces animaux se roulent en boule, leur vitesse d'évaporation augmente dans le rapport de 1 à 3, et même 5 (VANNIER, 1975).

Les Collemboles et la température

Les Collemboles supportent d'autant plus mal les fortes températures qu'ils sont soumis à un climat sec qui les déshydrate, encore qu'il existe des formes supportant 40° ou même 50°C (MASSOUD, 1971).

Pour les basses températures, la limite de résistance des Collemboles varie beaucoup avec les espèces. La plupart ne bougent plus ou meurent en dessous de zéro degré, ne survivant que sous forme d'œufs ; d'autres s'enfoncent dans la profondeur du sol. La résistance des Collemboles au froid paraît en général inférieure à celle des Acariens, et notamment à celle des formes juvéniles des Acariens fortement sclérifiés. Il est toutefois des espèces de Collemboles adaptées au froid, tel *Isotoma saltans*, la puce des glaciers, tel aussi *Anurophorus subpolaris* trouvé par -50°C au pôle sud (WISE, 1965).

La température la plus favorable se situe pour de nombreuses espèces entre 10° et 30°C.

Les Collemboles et la lumière

Les Collemboles du sol manifestent généralement un phototropisme négatif léger qui gêne parfois l'étude de leur comportement, mais il est des Collemboles indifférents à la lumière et d'autres, parmi ceux de surface, qui semblent au contraire la rechercher (DENIS, 1949).

Aucune réaction à la lumière, à la température et aux gradients d'humidité n'ont pu être observées chez *Onychiurus cavernicolus* et *O. vornatscheri*, espèces vivant dans les horizons profonds des sols ou les caves (MAIS, 1969).

LES COLLEMBOLS DANS LE SOL

Densité des Collemboles dans les sols

Les Collemboles sont certainement, après les Acariens, les Arthropodes les plus nombreux du sol. On peut en trouver de 10 000 à 200 000 et plus au mètre carré, compte tenu qu'il existe de très grosses variations saisonnières et que la distribution de ces insectes n'obéit que rarement au hasard. De nombreuses espèces vivent en effet groupées en colonies : *Onychiurus armatus* formerait ainsi des groupements d'environ 8 cm de diamètre et *Tullbergia krausbaueri* des groupements d'environ 30 cm de diamètre (KÜHNELT, 1961). La situation de ces colonies correspondrait à des conditions uniformes d'humidité.

CASSAGNAU (1961), considérant à la fois la densité et la fréquence des espèces, a essayé d'en exprimer la distribution dans le tableau suivant :

coefficient de fréquence (1)	espèces abondantes dans au moins 25 % des échantillons plus de 50 individus dans 500 cm ³	espèces rares dans moins de 25 % des échantillons plus de 50 individus dans 500 cm ³
plus de 15	espèce expansive	espèce diffuse
de 15 à 5	espèce localisée	espèce dispersée
moins de 5	espèce très localisée	espèce rare

(1) $Cf = \frac{Pa}{P} \times 100$ Pa = nombre de prélèvements où l'espèce A est présente
P = nombre total de prélèvements

Sous nos climats tempérés, un sol à mull de forêt feuillue renferme en moyenne 200 000 Collemboles au mètre carré, soit une masse vivante de 2 g et une consommation de 0,5 à 2 mg d'oxygène à l'heure et à 18°C d'après les études respirométriques de ZINKLER (1966). Pour DUNGER (1968b) : 2 g de gros Collemboles consomment approximativement 1 mg d'oxygène à l'heure et à 18°C, et 2 g de petits Collemboles 3,5 mg d'oxygène. HEALEY (1970) pour 200 000 Collemboles estime aussi que la consommation d'oxygène se situe entre 0,56 et 2,8 mg à l'heure.

Les sols sous forêts de conifères renferment généralement moins de Collemboles que les sols sous feuillus. POOLE (1961) a ainsi trouvé dans un sol sous forêt de sapins dans le nord du Pays de Galles 46 700 Collemboles au m² ; parmi les espèces les plus communes, 3 étaient fonction de l'humidité de l'horizon organique et 3 en relation avec son épaisseur.

Chaque petit Arthropode (Collembole ou Acarien) disposerait dans les quatre premiers centimètres d'un sol brun sous forêt d'environ 100 mm² de surface de microgaleries (HAARLOV, 1955).

Dans les formations naturelles plurispécifiques, la grande diversité des débris végétaux détermine un nombre élevé d'espèces. MALDAGUE (1961b) a ainsi trouvé au Zaïre, dans une forêt plurispécifique, 50 espèces d'Acariens avec 17 à 18 % de formes immatures et, dans une forêt monospécifique, 30 espèces différentes avec 30 % de formes immatures.

STEBAEVA (1963), dans les forêts de feuillus mixtes et les forêts de peupliers de la République de Tuva (U.R.S.S.), a dénombré respectivement 45 et 36 espèces de Collemboles qui presque toutes disparaissent progressivement en descendant dans les steppes de plaine où vivent 13 nouvelles espèces, de caractère plus édaphique et à répartition moins régulière.

Les sols agricoles sont parfois riches en Collemboles, certains de ceux-ci pouvant éventuellement servir d'indicateurs de fertilité. Le travail des sols tend plus à diminuer les populations d'Acariens, et notamment d'Oribates, que les populations de Collemboles.

Les sols de pâturages sont souvent pauvres en Microarthropodes, mais d'autant moins que ces sols sont plus fortement enrichis en fumier.

Dans les sols tropicaux de savane, le climat, la végétation, le feu de brousse et les termites contribuent pour l'essentiel à déterminer le peuplement microarthropodien. Acariens et Collemboles y sont souvent peu nombreux et d'autant moins diversifiés que l'équilibre naturel a été plus modifié. Seuls les Microarthropodes euédaphiques, tels les Symphyles (Myriapodes) sont peu affectés par le feu de brousse, dont les conséquences ont déjà été analysées dans le premier chapitre.

Dans les sols des régions intertropicales non soumis aux feux de brousse, et plus précisément dans la région de Yangambi au Zaïre, MALDAGUE (1961b) a aussi constaté qu'en s'éloignant du climax, et donc en passant de la grande forêt à des forêts dégradées puis à des cultures de *Brachiaria* ou de *Stylosanthes*, à des parasoleraies, à des prairies, à la jachère à *Lilanda* et à la culture à *Lilanda*, MALDAGUE a constaté que non seulement la diversité des Microarthropodes diminue, mais aussi leur nombre. Toutefois, au cours de cette diminution des Microarthropodes, le pourcentage des Acariens s'abaisse, alors que celui des Collemboles augmente, d'où une diminution régulière du rapport Acariens/Collemboles, au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la végétation climacique vers des équilibres végétaux plus simples. Comme nous l'avons déjà écrit pour les Acariens, le rapport Acariens/Collemboles est un rapport beaucoup trop global et beaucoup trop grossier, qui demande à être nuancé et analysé au cours des saisons.

Action des Collemboles dans la destruction des débris végétaux

Les Collemboles, dans leur grande majorité, s'attaquent d'autant plus facilement aux litières végétales que celles-ci disparaissent plus rapidement dans les conditions naturelles. Ils reprennent aussi souvent les gros débris végétaux subsistant dans les déjections des vers, des Isopodes ou des Diplopedes.

Dans les sols sableux sous mousses des anciennes dunes de Hollande, les Isotomidae sont les principaux agents de la destruction des débris végétaux, les autres Collemboles saprophages apparaissant de préférence dans les sols de lande ou les sols sous végétation herbacée (VAN DER DRIFT, 1964).

D'après SCHALLER (1950), une population de 100 000 Collemboles au m² pourrait produire chaque année 183 cm³ d'excréments.

En dépit de leur nombre, les Collemboles et les Acariens Oribates paraissent détruire moins de débris végétaux que certaines larves de Diptères. Toutefois, l'action réductrice des Collemboles et des Acariens sur la litière végétale est une action faible et lente, mais continue, alors que l'action réductrice des larves de Diptères est une action très importante et rapide, mais limitée dans le temps, car liée aux pullulements tout provisoires de ces larves.

Dans les déjections des Collemboles (comme dans celles des Oribates), les microorganismes sélectionnés se trouvent intimement mélangés aux débris végétaux dans des conditions physico-chimiques qui leur sont en principe favorables : bonne humidité, richesse en azote et pH généralement supérieur à 7. La présence d'éléments minéraux fins s'observe aussi très souvent dans ces excréments, à la différence de ce qu'il en est chez les Oribates (BODVARSSON, 1970 ; RUSEK, 1975).

Les Collemboles et les Acariens, par leur activité, accroissent l'activité biologique des sols et peuvent favoriser aussi bien les processus d'humification que ceux de déshumification selon les équilibres pédologiques. NAGLITSCH (1965) a ainsi constaté une action déshumifiante ou neutre de *Folsomia fimetaria* vis-à-vis de certaines feuilles de la litière (cf. Chapitre 2).

Action des Collemboles sur la physique et la chimie des sols

L'action des Collemboles sur la porosité des sols semble assez faible, la plupart des Collemboles empruntant les cavités et galeries préexistantes. Cependant, un comportement constructeur a été observé chez les Isotomidae : *Subisotoma variabilis* et *Isotomurus* (POINSOT, 1966), ainsi que chez des Onychiuridae (MASSOUD, POINSOT et POIVRE, 1968). Ce comportement constructeur aurait un caractère facultatif ; il serait nécessaire avant le passage des animaux à la vie ralentie et correspondrait peut-être à un besoin en aliments minéraux ou organiques indispensables à la survie de l'animal pendant sa phase de repos (POINSOT, 1971). La teneur en eau du milieu joue aussi un rôle dans le déclenchement de ce comportement constructeur (MASSOUD, 1971).

On observe une corrélation entre la structure du sol et la distribution des Collemboles mais, pour des espèces de mêmes dimensions, il existe des variations en fonction des besoins écologiques (HAARLOV, 1955) et des adaptations morphologiques (POOLE, 1957).

L'action des Collemboles sur la physique et la chimie des sols découle essentiellement de l'action que ces insectes ont sur la destruction des débris végétaux, leur humification et l'activité biologique globale du sol. Les conséquences directes et indirectes possibles de cette action ont déjà été analysées avec les vers annelés. Rappelons que les Collemboles peuvent avoir un rôle très limité dans le transport des minéraux du sol (BODVARSSON, 1970).

Les Collemboles dans l'équilibre biologique des sols

Les Collemboles sont habituellement les insectes les plus nombreux du sol et, étant donné leur pouvoir de multiplication élevé et leur rapidité de croissance, ils forment une source importante de nourriture pour de nombreux prédateurs : araignées (MANLEY, BUTCHER et ZABIK, 1976), Acariens Mésostigmates, Japygidae, Staphylins, Carabes, Pseudoscorpions, certains Chilopodes et aussi diverses fourmis (VANNIER, 1971c). Les araignées, très abondantes dans les vieilles prairies, y exercent en surface une pression prédatrice très forte.

Les Collemboles constituent avec les Acariens l'essentiel de la mésofaune (ou méiofaune) et ils marquent un stade dans la dégradation des débris végétaux.

Le rapport Acariens/Collemboles a été utilisé pour essayer de caractériser le degré d'évolution des écosystèmes par rapport au climax. On a vu que dans les sols ferrallitiques du Zaïre, MALDAGUE (1961b) avait observé une évolution inverse des pourcentages d'Acariens et de Collemboles, dans des écosystèmes de plus en plus éloignés du milieu forestier climacique. En comparant le rapport Acariens/Collemboles aux indices de diversité des biocénoses, MALDAGUE avait constaté que ce rapport diminuait avec la simplification des écosystèmes et leur stabilité décroissante. « Dans les biotopes en équilibre, où la pression interspécifique est grande, le pourcentage des Collemboles est faible ; il augmente en fonction de la dégradation des biocénoses et pourrait être représentatif de l'état d'équilibre d'un milieu ».

BYZOVA (1963) a confirmé ce fait dans les sols de prairie de la Taïga d'Europe Centrale, par ailleurs très pauvres en Acariens, à l'exception d'*Oppia nova* qui, avec le Collembole *Folsomia quadriculata* offrent des populations abondantes et caractéristiques de ces sols de prairie. KIPENVARLIC (1963) a aussi observé que le rapport Acariens/Collemboles diminue dans les sols acides sur lehm quand ces sols viennent à être cultivés.

Le rapport Acariens/Collemboles demande en fait à être explicité en fonction des variations saisonnières des diverses populations d'Acariens et de Collemboles, et en fonction des divers horizons pédologiques. Ainsi, MILNE (1962) en Angleterre a montré dans un sol sous fougères que les populations

de Collembolés y passent par un maximum en hiver et en début d'été, la poussée des populations variant selon les espèces ; les individus les plus jeunes des différentes espèces y sont aussi plus abondants dans les horizons profonds.

CASSAGNAU et ROUQUET (1962), dans les sols du jardin botanique de Toulouse, ont mis en évidence deux peuplements de Collembolés : l'un de saison froide et humide et l'autre de saison chaude et sèche. La saison froide, loin de correspondre à un appauvrissement de la faune du sol, représente en fait pour bien des espèces la période d'expansion maximale, surtout en raison de la forte humidité des divers milieux.

BOGOJEVIC (1967) a pu aussi observer, dans un sol situé près de Belgrade, une inversion saisonnière dans la dominance des Acariens et des Collembolés. Les Acariens dominent en été et en automne, les Collembolés en hiver et au printemps.

Aux Indes, enfin, SINGH et PILLAI (1975) ont trouvé une corrélation positive entre les Collembolés et les Oribates et une corrélation négative entre les Collembolés et les Prostigmatés (= Trombidiformes). Les Collembolés et les Oribates dominaient dans les sols riches en matières organiques et les Prostigmatés dans les sols pauvres en matières organiques.

Des pullulements importants de Collembolés se rencontrent parfois dans les litières végétales ou les pots de fleur (poux de terre) à milieu particulièrement favorable, mais il est aussi des pullulements spectaculaires dont le déterminisme nous échappe, tels certains pullulements d'*Hypogastrura* à la surface des sols ou encore les pullulements d'*Isotoma saltans* sur la glace (d'où le surnom de «puce des glaciers» donné à ce Collembolé).

Une brutale poussée de la microflore ou une faille dans le mécanisme prédateur doit souvent être à l'origine de ces pullulements.

Les Collembolés, indicateurs de fertilité.

On a parfois recherché dans les peuplements de Collembolés des espèces ou des associations qui soient caractéristiques du degré de fertilité des sols. GISIN (1955) a ainsi suggéré qu'en Suisse *Tullbergia krausbaueri* dominerait dans les sols de vigne de haute qualité, alors que d'autres genres ou espèces, comme *Onychiurus*, *Pseudosinella* et *Folsomia multisetata* demeureraient de préférence dans les sols vinicoles moins fertiles. NOSEK et AMBROZ (1964) ont toutefois montré que les associations de Collembolés dépendent avant tout du microhabitat. Pour des sols de même type ou des communautés végétales identiques, ces associations peuvent être très différentes, d'autant plus que les conditions biogéographiques et historiques ont beaucoup d'importance.

Quelques rares Collembolés sont par contre prédateurs de cultures. Ainsi, *Onychiurus armatus* (Tulb.) et *O. fimetarius* (L.) s'attaqueraient en Angleterre aux racines de betteraves sucrières (BAKER et DUNNING, 1975).

INFLUENCE DES PESTICIDES ET DES PRATIQUES AGRICOLES SUR LES MICRO-ARTHROPODES (ACARIENS ET COLLEMBOLÉS)

Les pesticides

Nous n'avons encore que peu d'indications en ce qui concerne l'action des insecticides d'origine non organique ou d'origine végétale (Nicotine, Pyrèthre, Roténone), car c'est surtout l'action des insecticides organiques de synthèse (insecticides chlorés, insecticides phosphorés, carbamates et dérivés nitrés) qui a principalement fait l'objet des recherches. MASSOUD (1976a) en a esquissé une brève synthèse.

Nous n'envisagerons, à titre d'exemple, que l'effet de quelques insecticides.

D'après les observations de nombreux auteurs (HOFFMAN et autres, 1949 ; BAUDISSIN, 1952 ; GRIGOR'EVA, 1952 ; HITCHCOCK, 1953 ; RICHTER, 1953 ; SHEALS, 1955, 1956 ; FOX, 1967 ; EDWARDS, DENNIS et EMPSON, 1967, etc.), le HCH (hexachlorocyclohexane) en poudre ou en émulsion, et à raison de 1 à 1,5 g de HCH gamma (lindane) par m², réduit pour plusieurs mois les populations de Microarthropodes, même si dans les premières semaines se manifeste d'abord une augmentation passagère de certaines espèces.

A plus faible concentration, le HCH peut, selon les sols et les circonstances, soit réduire les populations, celles-ci redevenant normales après 1 à 2 mois, soit au contraire déterminer dans l'immédiat une augmentation passagère de ces populations, et notamment des Collembolés de surface et des Acariens Trombidiformes.

Le D.D.T. (Dichlorodiphényltrichloroéthane) aurait tout au moins vis-à-vis des Microarthropodes du sol, des effets moins néfastes que le H.C.H. Il favorise le plus souvent les populations de Collembolés, d'Oribates et d'Acaridides et ne serait toxique pour elles qu'à de très fortes concentrations, bien supérieures à celles normalement utilisées (VAN DE BUND, 1965). Le D.D.T. accroît ces populations de Microarthropodes jusqu'à un maximum qui se situe, par exemple, neuf mois après le traitement ; après quoi, ces populations retombent généralement à un niveau légèrement supérieur à celui des parcelles non traitées. Cette augmentation des Collembolés doit correspondre à une diminution des prédateurs : araignées, larves de Coléoptères (EDWARDS et DENNIS, 1960), Carabes, et Acariens Mésostigmatés (SHEALS, 1956 ; EDWARDS, 1964 ; EDWARDS, DENNIS et EMPSON, 1967).

Nous avons là une illustration de la loi de perturbation des moyennes de VOLTERA qui veut que «si une action uniforme et proportionnée est entreprise pour détruire les individus de deux espèces dont l'une est prédatrice de l'autre, la moyenne du nombre des individus de l'espèce prédatrice diminue, alors que la moyenne du nombre des individus qui servent de proie augmente». On peut par suite craindre que là où l'emploi des insecticides devient pratique courante, la suppression des prédateurs ne favorise dangereusement l'augmentation des espèces phytophages et qu'il n'apparaisse alors davantage de parasites des cultures ; peu de cas de ce genre ont cependant jusqu'ici été signalés.

De nombreux Microarthropodes peuvent contribuer à la dégradation du D.D.T. (KLEE, 1971 ; KLEE, BUTCHER et ZABIK, 1973), mais ils semblent incapables de poursuivre cette dégradation au-delà du D.D.E. (Dichlorodiphényléthane), ce qui expliquerait les concentrations élevées de D.D.E. présentes en début de chaînes alimentaires (MANLEY, BUTCHER et ZABIK, 1976).

AUCAMP et BUTCHER (1971) ont montré que l'Oribate *Caloglyphus krameri* était capable de convertir rapidement en D.D.E. le D.D.T. ingéré avec la nourriture contaminée, alors que l'Oribate *Rhizoglyphus robini*, collecté dans le même habitat, s'avérait mal adapté à cette fonction et ne renfermait que de très petites quantités de D.D.E. Le Collembole *Folsomia candida* dégrade de même le D.D.T. en D.D.E., composé non moins toxique que le D.D.T.

L'Aldrine est un insecticide organochloré qui diminue généralement les Microarthropodes du sol (EDWARDS et DENNIS, 1960) et notamment les Collembolés Entomobryidae et Isotomidae (EDWARDS, DENNIS et EMPSON, 1967). Cet insecticide ne paraît pas affecter les Acariens prédateurs (EDWARDS, 1964).

Parmi les insecticides qui sont des dérivés nitrés, le Dinitroorthocresol (DNOC) a été utilisé comme ovicide contre le pou de San José dans les vergers, comme nématicide, comme acaricide en viticulture, comme herbicide dans des cultures de céréales (maïs, lin,...) et même comme agent défoliant

pour la pomme de terre. Il semble cependant avoir une très nette action stimulante sur la vie du sol. Les Collembolés et les Acariens peuvent augmenter de 30 % après les traitements légers au DNOC, et comme suite à une augmentation des bactéries, des champignons et des Nématodes dont ils se nourrissent. Une augmentation de rendement accompagne généralement l'augmentation d'activité biologique (KARG, 1964).

Concernant les herbicides, le 2,4-D et les herbicides MCPA (acide 2-méthyl, 4-chlorophénoxyacétique) ne paraissent pas affecter de manière appréciable le peuplement microarthropodien des sols (RAPOPORT et GRACIELA CANGIOLI, 1963).

Les pratiques agricoles : cultures et fumures

La mise en culture d'un sol se traduit habituellement par une réduction brutale de la faune, qui persiste même après le retour à la jachère.

Un labour superficiel avec fumure peut cependant accroître le nombre de Collembolés, alors qu'un labour profond le diminue généralement fortement ; la recolonisation s'effectue plus vite par les Collembolés que par les Acariens Oribates et Mésostigmatés (SHEALS, 1956).

Le mulching augmente par contre le nombre de Collembolés. HOLLER-LAND (1958) a constaté que le nombre moyen annuel de Collembolés, dans un sol sous prairie fauchée et sur 35 cm de profondeur, est passé de 44 000 à 76 000 au m² quand l'herbe a été laissée en surface comme un mulch, alors qu'il est tombé à 26 000 quand le sol a été conservé dénudé. Les espèces saprophages ont été favorisées par le mulch herbacé.

Les fumures organiques d'origine animale accroissent fortement les populations de Collembolés, et notamment certains Isotomidae et les Poduromorphes qui constituent un groupe typiquement coprophile ; ceux-ci colonisent les bouses et les crottins après les Diptères et les Coléoptères (THOME et DESIERE, 1975). Trois ans après un apport de fumier, certains Collembolés peuvent encore présenter une population plus importante (HOLLER-LAND, 1962). Les Sminthuridae, au contraire, sont très nombreux dans les prairies mais fuient l'emplacement des excréments ; leur absence dans un échantillon de sol constitue, de ce fait, l'indication du dépôt parfois ancien d'un de ces excréments (THOME et DESIERE, 1975).

Dans le cas de deux tas de feuilles compostés différemment, GISIN (1956b) a observé un changement net dans la composition du peuplement des Collembolés, et il ne put ensemercer, après l'évolution des composts en terreaux, l'un de ces terreaux avec les Collembolés de l'autre terreau, bien que tous deux soient d'aspect rigoureusement identique.

Ce même auteur (GISIN, 1956a) a aussi constaté des changements de faune, et plus particulièrement des populations de Collembolés, dans des sols amendés pendant deux ans au krillium.

Concernant les éléments minéraux, WAKERLEY (1963) a noté l'action favorable des apports de calcaire et de phosphates sur la production d'un tapis herbacé et sur le développement de ses populations de Collembolés, maximum dans les sols amendés à pH 6,5.

HOLLER (1962) et HOLLER-LAND (1962) ont constaté que les carences en potasse et en phosphore pouvaient déterminer une diminution des Collembolés et des Acariens. L'azote ne leur serait profitable qu'à concentration bien définie : tout excès leur serait nuisible, un appauvrissement des espèces pouvant apparaître après plusieurs années de luzerne.

Les changements dans les populations de Microarthropodes (Acariens et Collembolés) traduisent l'influence des cultures sur la biologie et la physique des sols, et notamment sur la porosité.

II – LES AUTRES INSECTES APTÉRYGOTES

LES PROTOURES

On en connaît dans le monde environ 150 espèces réparties en 16 genres (TUXEN, 1964).

Ces petits animaux décolorés et à téguments très minces passent facilement inaperçus dans les faunes récoltées. Ils sont cependant abondants dans les milieux humides riches en matières organiques en voie de décomposition, tels que les litières et les horizons humiques des sols forestiers, les mousses, les bois en décomposition, les tas de compost et les nids souterrains des petits mammifères (NOSEK, 1975). Ils seraient peut-être plus rares dans les lieux où les champignons poussent (KUHNELT, 1955), encore que *Acerentomon doderoi* préfère les sols faiblement acides voisins de pH 6,5 et se nourrit préférentiellement des mycorhizes poussant sous les chênes et les charmes (STURM, 1959).

D'après RAW (1956), qui les a étudiés dans des prairies anglaises, les Protoures ne sont pas distribués au hasard, mais tendent à apparaître groupés ; ils seraient aussi plus nombreux dans les prairies calcaires.

Dans des sols sous hêtraie, VAN DER DRIFT (1951) n'a pas trouvé de Protoures, alors que dans le sol d'une chênaie voisine, ce même auteur en a compté quelques centaines au mètre carré. FRANZ (1950, 1960) en a dénombré 300 à 450 au mètre carré dans un sol sous forêt de pins.

Les Protoures sont des microphages réducteurs de la matière organique, essentiellement détritivores et plus rarement mycétophages. Ils stimulent la vie microbienne du sol en y accélérant la transformation des matières organiques. NOSEK (1975) suggère qu'ils pourraient peut-être servir d'indicateurs de l'état du sol, et que leur rôle possible en tant que vecteurs d'espèces phytopathogènes serait aussi à considérer.

On distingue deux sous-ordres de Protoures :

- les EOSENTOMONIDEA qui possèdent des stigmates et des trachées sur le mésothorax et le métathorax ;
- les ACERENTOMONIDEA qui sont dépourvus de stigmates et de trachées.

LES DIPLOURES

On en connaît dans les sols environ 150 espèces.

On distingue facilement deux familles de Diploures :

- les JAPYGIDAE qui, à l'extrémité de leur abdomen, ont des cerques en forme de pince. On distingue parmi eux les *Projapygidae*, dont les cerques multiarticulés et courts logent un canal glandulaire ; certains auteurs en font une troisième famille.
- les CAMPODEIDAE qui possèdent de longs cerques multiarticulés sans canal glandulaire.

Les Diploures vivent dans les milieux humides : terre, mousse, humus, abris pierreux, grottes, etc. D'après BORNEMISSZA (1957), qui les a étudiés dans les sols de l'ouest de l'Australie, les Diploures préfèrent les sols à fine texture et à forte teneur en argile. Leur répartition serait assez régulière mais ils apparaissent toujours peu nombreux. VAN DER DRIFT (1950), dans des sols sous hêtraie, en a trouvé 200 au mètre carré. Personnellement, nous en avons toujours trouvé au début de l'hiver dans des terrains en friche de la région parisienne.

Du point de vue nutrition, les Campodeidae ont généralement un régime détritiphage et mycétophage, mais pour KUHNELT (1955) ils se nourriraient aussi de petites larves d'insectes, principalement de larves de Diptères. Les Japygidae, eux, sont carnivores et se nourrissent de Collembolles, d'Acariens (même à forte carapace) et, si l'occasion s'en présente, de Campodeidae (FOX, 1957).

Certaines espèces de *Parajapyx* du sol sont prédateurs de la canne à sucre à Porto-Rico. ...

LES THYSANOURES

On en connaît environ 42 genres et 350 espèces.

Il existe plusieurs classifications des Thysanoures. Nous distinguerons seulement ici deux sous-ordres :

- le sous-ordre des ARCHAEOGNATHA, dont les représentants ont des yeux composés, contigus sur le vertex, et dont les antennes sont rapprochées à leur base famille des MACHILIDAE
- le sous-ordre des ZYGENTOMA, dont les représentants ont des yeux composés, réduits et très écartés, et dont les antennes sont normalement placées famille des LEPISMIDAE

Machilis et Lépismes sont peu fréquents dans les sols.

Les Machilis vivent dans les broussailles, près des pierres et des rochers, et dans les endroits peu humides. Ils courent rapidement et peuvent sauter en contractant brusquement le thorax et l'abdomen. Ils semblent se nourrir d'algues microscopiques, de lichens, ou de petits débris végétaux (CHOPARD, 1947). *Petrobius maritimus* vit sur les rochers exposés aux embruns marins.

Les Lépismes courent rapidement, mais ne sautent pas comme les Machilis. Ils recherchent la chaleur et on en trouve même dans les sols sableux des régions arides. On en rencontre aussi dans les maisons (*Lepisma saccharina*, dit «poisson d'argent»). Plusieurs espèces vivent dans les fourmilères. Les Lépismes se nourrissent de débris végétaux et animaux, de pollen, de spores de champignons, de cellulose, de coton, de farine, etc. (CHOPART, 1947).

Chapitre 10

TECHNIQUES D'ÉTUDE
DES MICROARTHROPODES

CAPTURE DES MICROARTHROPODES ET PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS

EXTRACTION DES MICROARTHROPODES

Extraction par voie sèche

Extraction par lavage et flottation

Extraction par film graisseux

COMPTAGE ET TRI DES MICROARTHROPODES

PRÉPARATION DES MICROARTHROPODES

Fixation

Coloration

Éclaircissement

Montage et conservation

ÉLEVAGE DES MICROARTHROPODES

ANALYSE DES CONTENUS DIGESTIFS

TECHNIQUES D'ÉTUDE DES MICROARTHROPODES

CAPTURE DES MICROARTHROPODES ET PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS

En cassant des mottes de terre ou en soulevant des litières, on voit facilement à la loupe se déplacer des Acariens ou sauter de gros Collembolés, vulgairement dénommés «poux de terre». Ces Microarthropodes, avec un peu d'adresse, peuvent être capturés à l'aide d'un petit pinceau mouillé ou d'un microaspirateur d'Entomologiste. Mais, pour des études de Pédobiologie, il est nécessaire de prélever de nombreux échantillons bien représentatifs (sol, mousses, lichens, excréments, etc.) et de ramener ces échantillons au laboratoire en vue d'une extraction massive des Microarthropodes par des techniques appropriées.

Certaines de ces techniques nécessitent que la faune soit conservée vivante, aussi est-il nécessaire de veiller à un transport correct et à une bonne conservation des échantillons. Le transport s'effectuera dans des récipients de nature variée mais non toxique : les échantillons seront par exemple placés dans des sacs en polyéthylène que l'on calera dans des boîtes rigides. L'humidité des échantillons devra être maintenue et toute élévation anormale de température évitée. Un stockage des échantillons à 5°C pendant une semaine ne paraît pas en modifier le peuplement (EDWARDS et FLETCHER, 1971).

Pour le prélèvement des échantillons de sol, VANNIER et VIDAL (1965) ont mis au point une sonde pédologique aidant à l'enfoncement de cylindres, faciles ensuite à récupérer et à ouvrir pour libérer l'échantillon. Une sonde cylindrique à sécateur et une sonde rectangulaire à éjecteur ont été aussi proposées par VANNIER et ALPERN (1968). La sonde cylindrique à sécateur permet de fractionner horizontalement le cylindre de terre en plusieurs échantillons, et donc d'étudier une répartition verticale. La sonde rectangulaire à éjecteur prélève un parallépipède rectangle de faible épaisseur, éventuellement découpé en petites surfaces, et permet donc d'étudier une répartition horizontale.

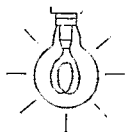
EXTRACTION DES MICROARTHROPODES

L'extraction des Microarthropodes à partir des échantillons rapportés peut être faite par voie sèche, par lavage et flottation, ou plus rarement par la technique du film graisseux.

VANNIER (1971b) a refait l'historique des diverses méthodes d'extraction des Microarthropodes et a donné le schéma des principaux appareils qui en jalonnent l'évolution. Celle-ci est fort instructive, mais

nous pensons qu'il est bon de nous limiter ici aux techniques simples mais suffisamment valables que l'on utilise actuellement.

Extraction par voie sèche



L'extraction par voie sèche s'effectue selon la technique de TULLGREN (1918), citée par MURPHY (1962), sur un entonnoir et avec une technique plus ou moins voisine de celle représentée sur la Figure 45.

Dans un entonnoir en plastique d'environ 25 cm d'ouverture, on place une cuvette en toile métallique à maille de 1 à 4 mm, sur laquelle on dispose l'échantillon de sol ou de litière. Un tube de récolte renfermant de l'alcool éthylique à 70° ferme la base de l'entonnoir.

L'échantillon est desséché progressivement au moyen d'une lampe à filament de carbone située à au moins 25 cm au dessus. Les Microarthropodes, fuyant la sécheresse, descendent à travers l'échantillon et finissent par tomber dans l'entonnoir et le tube de récolte.

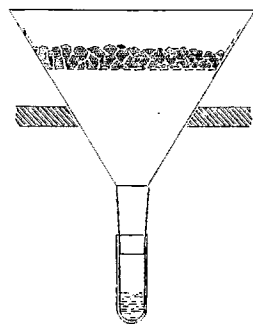


Figure 45 – Entonnoir d'extraction des Microarthropodes .

NEF (1971) a montré que lorsque le substrat est suffisamment humide, les Oribates sont géonégatifs et remontent donc vers la surface. Par contre, lorsque le substrat se dessèche, les Oribates deviennent géopositifs et se déplacent vers le bas, que l'atmosphère y soit plus sèche ou plus humide. Ce qui a pu très simplement être démontré par NEF à l'aide d'un dispositif expérimental à gradient de dessiccation progressant, non pas du haut vers le bas, mais du bas vers le haut. Seul compte pour l'extraction le pF atteint par l'échantillon dans lequel les Microarthropodes existent. Au fur et à mesure du dessèchement de l'échantillon, les différents groupes fauniques « décrochent » (VANNIER, 1970).

VANNIER et THIBAUD (1968) ont ainsi montré que la réponse des Collemboles à la dessiccation semble se situer entre pF 4,2 (point de flétrissement permanent) et pF 5 (eau d'hygroscopicité), même pour les Collemboles cavernicoles et alors qu'un tel degré de siccité demeure inconnu dans les grottes. Les Oribates (Acariens très sclérifiés) décrochent souvent après les Collemboles ou les autres Microarthropodes faiblement sclérifiés (VANNIER, 1967a, 1967b). Les Myriapodes très sclérifiés (Iules et Polydesmides) décrochent généralement les derniers. VANNIER (1971a) a recherché la signification de la persistance de la pédofaune après le point de flétrissement permanent.

Pour autant que la structure de l'échantillon le permet, la taille des mailles du tamis a avantage à être assez large. RECA et RAPOPORT (1975) ont ainsi constaté que le nombre total de Microarthropodes extrait s'accroît avec la taille des mailles, et ils estiment que seulement 50 % de la faune totale sont capturés avec un tamis à maille de 1,3 mm, 70 % avec un tamis à maille de 2,3 mm et 90% avec un tamis à maille de 4,5 mm. La nature de l'échantillon doit déterminer le choix de la maille du tamis.

Pour obtenir un meilleur rendement dans l'extraction, divers auteurs ont conseillé de prélever les échantillons de sol dans des récipients rigides et, si possible, mauvais conducteurs de la chaleur. La structure de la terre est ainsi mieux conservée et les animaux peuvent alors descendre plus aisément. Il y aurait aussi avantage à opérer sur des échantillons pas trop volumineux et de faible épaisseur (MURPHY, 1955 ; MOREAU, 1965), VANNIER (1966) conseille d'utiliser dans ce but des cuvettes

carrées en tôle d'acier dur dont le fond est garni d'une toile de tamis en laiton et dont un des côtés est mobile permettant une ouverture latérale à trois bords tranchants. Cette technique permet d'obtenir des plaques de sol de surface et de volume variables selon la taille des cuvettes : 400, 200, 100 et 50 cm² avec 2,5 et 5 cm d'épaisseur. Les petits prélèvements sont pratiques, mais les prélèvements de 100 cm² sur 2,5 cm d'épaisseur sont les plus efficaces : le nombre d'individus extraits est suffisamment élevé, la densité des individus maximale et le nombre d'espèces optimal (CANCELA DA FONSECA et VANNIER, 1969).

En fait, dans de nombreux sols, il est très difficile de prélever des échantillons de sol en cylindre sans en modifier la structure et, dans de nombreux cas, le plus simple pour le Pédobiologiste sera encore d'émietter délicatement son échantillon sur la toile métallique, au-dessus d'une feuille de papier ; celle-ci récoltera la terre passée à travers le tamis et permettra de la redresser ensuite sur le dessus de l'échantillon. EDWARDS et FLETCHER (1971) ont cependant montré que mieux valait disposer l'échantillon intact en le retournant sur la toile métallique.

L'épaisseur de l'échantillon qui, pour un sol, ne doit pas dépasser 3 à 4 cm, peut-être toutefois plus importante pour un échantillon grossièrement structuré ou une litière végétale.

Il est absolument nécessaire, surtout pour les petits Microarthropodes très peu sclérifiés (Acaridides et petits Collembolés eudaphiques) que l'échantillon ne soit desséché que très progressivement et sur plusieurs jours, l'extraction devant être achevée après une semaine. Pour cela, la lampe à filament de carbone sera située d'autant plus loin de l'échantillon que celui-ci sera déjà sec au départ, ou que l'atmosphère sera plus desséchante. A la limite, la lampe, en début d'extraction, pourrait même, si nécessaire, être supprimée ou éteinte. De toute manière, cette lampe ne doit jamais être disposée à moins de 25 cm de l'échantillon, sauf éventuellement après une semaine pour vérifier la complète extraction des Microarthropodes.

Il est enfin parfois bon de disposer une mousseline au-dessus de l'entonnoir pour empêcher les petits Diptères attirés par la lumière de tomber dans l'appareil d'extraction, et, selon qu'on désire récolter une faune vivante ou morte, on placera dans le tube de récolte, soit une simple bandelette de papier filtre imbibée d'eau, soit un liquide fixateur ou de l'alcool à 70°.

Souvent de la terre et des débris tombent avec les animaux dans les tubes de récolte et en empêchent la reconnaissance et le comptage. Une séparation de la faune est alors nécessaire. La séparation par densité, avec, par exemple, une solution de bromure de baryum de densité 1,35, permet de récupérer intacts les animaux fortement sclérifiés, mais, par suite des phénomènes d'osmose, déforme considérablement les animaux peu sclérifiés.

C'est la raison pour laquelle nous avons adopté la technique suivante :

a - Décantation à l'eau

- Décanter doucement le tube de récolte au-dessus d'un petit bécquet et récupérer ainsi les animaux qui flottent en surface ainsi que ceux qui demeurent au-dessus du culot de terre et se laissent facilement entraîner avec le liquide. On peut s'aider éventuellement d'un petit pinceau très fin pour cette opération.
- Reprendre le culot de terre par de l'eau distillée, laisser reposer et redécarter le tube de récolte.
- Répéter encore une fois cette opération.

b - Séparations par densité

- Après ces trois décantations, tous les animaux fragiles sont pratiquement récupérés et les animaux qui restent sont fortement sclérifiés. Reprendre alors le culot de terre par une solution de bromure de baryum de densité 1,35 et récupérer les animaux flottant par décantation dans un bécquet différent du précédent. On peut là encore s'aider d'un petit pinceau fin.
- Répéter deux fois cette opération.
- Récupérer les animaux de ce second bécquet dans un petit creuset filtrant de 3 à 4 cm de diamètre monté sur fiole à vide ; le verre filtré du creuset sera choisi de porosité moyenne (n° 2 ou 3) et recouvert d'une rondelle de papier filtre très fin.

- Effectuer un très bon lavage à l'eau des animaux qui ont été séparés par le bromure de baryum. Pour cela, le creuset, entre les filtrations, est bouché à sa base par un simple bouchon de caoutchouc et joue ainsi le rôle de récipient de lavage.

c – Récupération globale des animaux

- Dans ce même creuset filtrant, verser ensuite les animaux précédemment récoltés par décantation à l'eau.
- Rincer l'ensemble des animaux une dernière fois à l'eau distillée et aspirer tout le liquide demeurant dans le creuset.
- Transporter alors avec des pinces fines la rondelle de papier filtre du creuset dans de l'eau légèrement alcoolisée ou de l'alcool à 70° et, par agitation du papier filtre, en détacher les divers animaux récoltés. Vérifier sous loupe binoculaire qu'il ne reste plus d'animaux, tant dans le creuset que sur le filtre.

Divers perfectionnements ont été apportés à la technique d'extraction par voie sèche.

Plusieurs auteurs y ont adjoint l'effet d'un répulsif chimique qui, situé au-dessus de l'échantillon, contribue à en chasser la faune. LEWIS (1960) a ainsi utilisé la térébenthine pour l'extraction des Thysanoptères de graminées.

D'autres chercheurs ont cherché à avoir des gradients bien définis de température et d'humidité. KEMPSON, LLOYD et GHELARDI (1963) ont ainsi utilisé à la fois un chauffage à infra-rouge intermittent et une solution d'acide picrique ; celle-ci maintenue à température stable produit une forte humidité en dessous de l'échantillon.

Enfin et surtout, VANNIER (1964b) a mis au point un extracteur automatique qui dépasse très largement tous les perfectionnements apportés au classique appareil de Tullgren et qui permet l'analyse systématique de la fuite des animaux en fonction des conditions climatiques qui règnent autour de l'échantillon de terre ou de litière. Pour cela, l'unique tube collecteur, que l'on place habituellement sous l'entonnoir, est remplacé par une série de tubes qui viennent se placer à tour de rôle sous l'entonnoir suivant des périodes choisies à l'avance. Une modification de la partie supérieure de l'extracteur permet de suivre avec une très grande précision le dessèchement de l'échantillon ; celui-ci est en effet placé dans une nacelle en treillis métallique suspendue à une balance enregistreuse. Les divers résultats (courbe des temps, passage des tubes collecteurs, courbe de perte en eau et courbes de récolte des divers animaux) sont réunis sur un seul et même diagramme. Un thermomètre à contact et un hygromètre aident encore à la régulation et au contrôle de l'extraction (voir aussi VANNIER et CANCELA DA FONSECA, 1966).

Même en utilisant un extracteur aussi perfectionné que celui de VANNIER, par ailleurs plus adapté à l'étude du comportement des Microarthropodes qu'à leur extraction en série, les résultats acquis avec les entonnoirs d'extraction à sec sont très loin de donner une représentation fidèle des populations de Microarthropodes. TAMURA (1976), par la technique de l'entonnoir de Tullgren, n'a pu ainsi extraire que 16 % de la faune : 20 à 30 % pour *Hypogastrura denisana* et *Folsomia octoculata*, 18,8 % pour *Friesea japonica* et seulement 4,1 % pour *Onychiurus flavescens*. L'extraction par l'entonnoir de Tullgren apparaît surtout déficiente pour les individus de petite taille.

Extraction par lavage et flottation

Les méthodes d'extraction par lavage et flottation sont basées sur la dispersion des colloïdes de l'échantillon par du pyrophosphate ou de l'hexamétaphosphate, suivie de tamisages de plus en plus fins. Dans chaque fraction tamisée, les animaux sont ensuite séparés des éléments minéraux par densité ou légère centrifugation. Ces méthodes devraient théoriquement extraire toute la faune et donc pouvoir servir à étalonner les extractions par voie sèche, à obtenir certaines espèces peu mobiles, ou à étudier la proportion des différents stades d'une espèce à un moment donné.

La méthode d'extraction par lavage de D'AGUILAR, BENARD et BESSARD (1957) utilisait un bac de lavage muni d'un manchon vertical de toile métallique très fine permettant une élimination relativement facile des colloïdes dispersés. L'échantillon restant était entraîné sur des tamis de plus en plus

fins et les Microarthropodes, dans les différentes fractions tamisées, étaient ensuite récupérés à l'aide d'un liquide de densité élevée, en l'occurrence une solution de bromure de potassium de densité 1,35.

WILCOCKS et OLIVER (1971) ont mis au point une extraction des Microarthropodes par entraînement des colloïdes à travers une série de tamis tournant horizontalement, puis séparation densimétrique des éléments restants.

BEUTE (1974) a proposé, après immobilisation des animaux par 100 ml de malathion à 0,5 %, d'agiter 50 cm³ de sol dans 600 ml d'eau puis, après décantation de 1 à 2 mn, de filtrer la suspension sur des tamis de 351, 246 et 157 microns. Les refus de tamis sont repris séparément par 10 ml d'eau et 30 ml d'une solution de sucrose 1,5 M, puis centrifugés 1 mn à environ 450 g de force centrifuge. Le surnageant est ensuite filtré sur filtre Millipore. L'action d'un dispersant nous apparaît toutefois nécessaire pour tous les sols dont la structure ne s'écroule pas totalement à l'agitation dans l'eau.

Personnellement, nous avons utilisé pour l'extraction des Microarthropodes par lavage un très simple montage de laboratoire ayant l'avantage de nous éviter la construction d'un appareil coûteux et délicat. Nous en donnons ci-dessous la description pensant qu'il peut éventuellement aider à la construction d'autres montages de même nature.

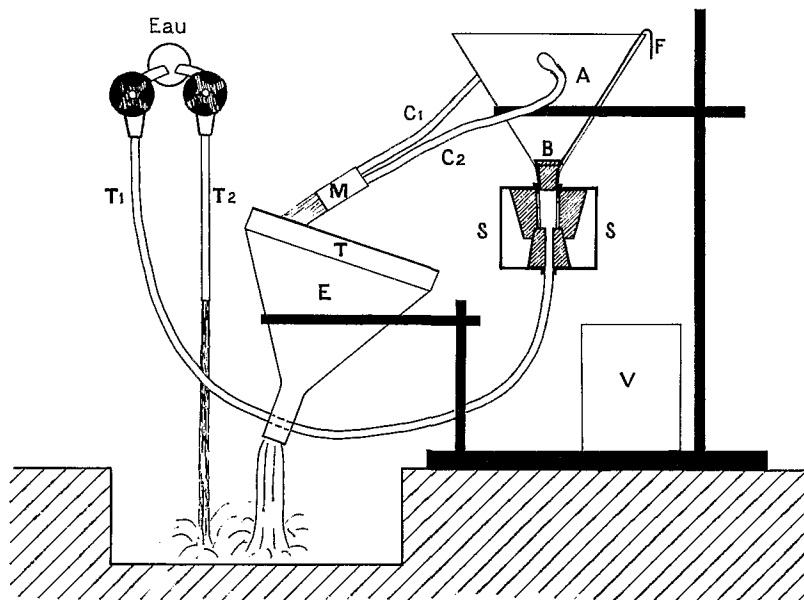


Figure 46 - Appareil d'extraction de la faune par lavage

Méthode d'extraction des Microarthropodes par lavage et flottation

On dispose dans une fiole conique d'un litre à large ouverture 200 centimètres cubes de terre (ou 250 à 300 grammes) ; on amène à un volume de 400 ml avec de l'eau distillée et on ajoute 100 ml d'une solution à 2,5 % d'hexamétaphosphate de sodium pour assurer la dispersion de l'échantillon. On laisse bouchée 24 heures la fiole conique, en l'agitant légèrement 2 ou 3 fois pendant ce laps de temps. Puis, on verse toute la boue et les eaux de rinçage dans l'entonnoir A de l'appareil d'extraction schématisée sur la Figure 46. Cet appareil a pour but de séparer rapidement la faune et les débris végétaux des éléments minéraux du sol.

En même temps qu'on débouche l'entonnoir A, en retirant le bouchon B relié au fil F, on ouvre lentement la circulation d'eau dans le tuyau T1. L'eau monte dans l'entonnoir A, et vient déborder par les conduits C1 et C2

sur le tamis T (tamis à maille de 40 microns). Un tourbillon se crée dans l'entonnoir A où les éléments lourds demeurent. Les éléments colloïdaux, un peu de sable fin, la faune et les débris végétaux sont progressivement entraînés par l'eau sur le tamis T. Seuls les éléments colloïdaux traversent ce tamis et s'écoulent directement dans l'évier, à moins que l'on ne désire les récupérer. Au bout de quelques minutes, le milieu devient plus clair dans l'entonnoir A et l'on peut alors accroître légèrement le débit d'eau qui, au début, doit être maintenu assez bas.

Le tamis T est volontairement incliné et, afin d'éviter qu'il ne s'obstrue, on dirige toujours les jets des conduits C1 et C2 sur la partie la plus haute de ce tamis ; au cas où cependant le tamis viendrait à s'engorger, il faudrait en dégager rapidement la partie surélevée à l'aide du jet d'eau T2 qui est spécialement prévu pour cela et qui normalement s'écoule dans l'évier. Une fois les eaux devenues claires, on inverse progressivement le sens d'inclinaison du tamis pour bien laver le dépôt qui s'est constitué dans sa partie inférieure.

Après 5 à 10 minutes de fonctionnement, les eaux dans l'entonnoir A sont devenues claires ; la faune et les débris végétaux sont entièrement retenus par le tamis. On arrête alors la circulation d'eau, et on entraîne tout le refus du tamis dans une fiole à décantation à l'aide d'une solution de bromure de potassium ou de baryum de densité 1,35. La faune et les débris végétaux y sont séparés du sable fin par densité. On récupère faune et débris végétaux et on les lave dans un creuset filtrant monté sur fiole à vide ; le verre fritté du creuset, choisi de porosité moyenne (n° 2 ou 3) est recouvert d'une rondelle de papier filtre à filtration lente.

Toujours dans le creuset filtrant (bouché alors à sa base), on peut, si on le désire, chercher à colorer différemment la faune et les débris végétaux. On laisse pour cela l'ensemble 10 minutes en contact avec du vert de méthyle à 0,5 % + 1 % d'acide acétique. On rince ensuite par de l'acide acétique à 1 %, puis on laisse en contact 30 minutes avec de la fuschine à 1 pour 500 + toujours 1 % d'acide acétique. Pour finir, on lave avec de l'eau distillée à 0,25 % d'acide acétique. Toutes ces colorations et ces lavages se font facilement dans le creuset filtrant. En fin d'opération, tous les débris végétaux sont colorés en bleu-vert très foncé et les animaux non sclérifiés, les pontes et les kystes, en rose.

Il arrive que les Collemboles non mouillables flottent en surface et ne veulent pas s'enfoncer dans le liquide. Il suffit généralement de deux gouttes d'éther acétique, déposées à la surface du liquide, pour briser les forces de tension, et déterminer l'enfoncement des Collemboles ; l'alcool, le benzène ou les mouillants comme le teepol demeurent inefficaces.

La faune et les débris végétaux étant colorés différemment, le comptage et éventuellement l'isolement des animaux s'en trouvent grandement facilités.

Appareil d'extraction :

- Entonnoirs A et E en polyéthylène, et de 25 cm d'ouverture.
- Tamis T à maille de 40 microns, et de 25 cm de diamètre.
- Tuyaux C1 et C2 de 10 mm d'ouverture.

Ces tuyaux pour se raccorder à l'entonnoir A ont été rentrés en force puis collés dans des trous légèrement plus petits, et percés 2,5 cm en dessous du rebord supérieur de l'entonnoir.

- Le manchon M, constitué par un morceau de chambre à air, ne sert qu'à grouper ensemble les tuyaux C1 et C2, et permet de les diriger plus facilement à la main sur la partie relevée du tamis T.
- Les fers S maintiennent le raccord du tuyau T1 et de l'entonnoir A pendant la marche de l'appareil. Une fois l'appareil arrêté, on peut récupérer les sables de l'entonnoir A dans le bécier V en enlevant les fers de sécurité S et en séparant le tube T1 de l'entonnoir A.

Fiole de décantation :

Les fioles à décantation de modèle courant nous sont apparues peu indiquées car ayant un écoulement trop faible, et étant, par suite de leur forme globuleuse, trop difficiles à rincer ; aussi a-t-on utilisé comme fiole à décanter une bouteille dont le fond est scié, qui se bouche (à la base) avec un gros bouchon de caoutchouc juste rentrant, et sur laquelle est adapté au sommet un robinet de verre à large conduit. Cette fiole à décantation est très facile à rincer et son écoulement suffisant pour ne pas être obstrué. Des fioles à décantation fortement coniques et de plusieurs capacités existent maintenant dans le commerce.

Pour les sols organiques où il est toujours très difficile de séparer les Microarthropodes des débris végétaux, HALE (1964) a proposé de faire bouillir, sous pression réduite et dans une solution de $MgSO_4$ ($d = 1,19$), le matériel végétal. Sous l'effet du bouillonnement, les Collemboles se détachent des débris végétaux et viennent flotter en surface, alors que les débris végétaux tendent à s'enfoncer. SINGH et PILLAI (1976) font de même barbotter 30 minutes les échantillons de sols dans une solution de $MgSO_4$ et, après repos, entraînent la mousse ainsi formée dans des boîtes de Pétri observables quelques heures après.

Pour les petits Collemboles dépigmentés, une coloration générale au vert sulfo aide parfois à mieux les voir tout en donnant parfois d'assez jolis résultats.

Éclaircissement

Afin de pouvoir en observer convenablement le détail, il est nécessaire d'éclaircir les Microarthropodes avant de les monter entre lame et lamelle, ou plus simplement de les conserver en tubes.

Les milieux éclaircissants seront d'autant plus puissants que les Microarthropodes seront plus sclérifiés.

- En ce qui concerne les Acariens, TRAVE (1965) conseille pour les Oribates de les dégraisser d'abord un mois à l'alcool ou quelques heures à l'acétate d'éthyle avant de les éclaircir. On peut éclaircir les Acariens au lactophénol, à l'acide lactique, à la potasse ou au Marc-André.

Dans le **lactophénol**, les Acariens suffisamment sclérifiés peuvent être laissés une semaine ou plus à la température de la pièce.

Composition du lactophénol

acide lactique	50 ml
phénol cristallisé	25 ml
eau distillée	25 ml

Avec l'**acide lactique** légèrement dilué, les Acariens seront éclaircis à chaud 10 minutes s'ils sont très sclérifiés, ou à froid dans une lame creuse si leur cuticule est épaisse mais claire, comme c'est le cas pour la plupart des Trombidiformes. Il se produit une légère osmose en passant de l'alcool dans l'acide lactique, mais ce phénomène n'est que passager.

Les animaux éclaircis au lactophénol ou à l'acide lactique ne doivent pas être remis dans de l'alcool, car l'on risque alors une cristallisation de l'acide lactique. Il est nécessaire de très bien laver ces animaux à l'eau avant de les monter.

La **potasse** est un éclaircissant très puissant qui n'est à employer qu'à 10 % au maximum. De bons lavages à l'eau et à l'alcool sont ensuite nécessaires pour en éliminer toutes traces. La potasse est peu employée en dehors de l'éclaircissement de certaines pièces particulièrement sclérifiées.

Le **Marc-André** est par contre un éclaircissant plus doux que les précédents. Il ne nécessite aucun lavage des animaux avant leur montage dans le liquide de Faure ou le PVA. C'est un éclaircissant très employé. Les Oribates peuvent y rester plusieurs jours sans inconvénient, mais les Acariens très peu sclérifiés ne doivent cependant y demeurer que quelques minutes.

Composition du Marc-André :

eau distillée	30 ml
hydrate de chloral fondu au bain-marie	40 ml
acide acétique cristallisé	30 ml

- Pour les Collemboles, on utilise aussi ces divers éclaircissants, mais les Collemboles sont d'une manière générale plus fragiles que les Acariens Oribates, et on emploie le plus souvent pour eux le liquide de Marc-André dans lequel on les plonge à la sortie de l'alcool ou du liquide fixateur. Le temps d'immersion des Collemboles dans ce liquide n'est pas strict et dépend des espèces. Mais, les Protoures et certaines formes juvéniles de Collemboles sont trop fragiles pour supporter même le Marc-André, qu'il est alors nécessaire de diluer. Le plus souvent, d'ailleurs, on n'éclaircit pas ces animaux que l'on monte directement.

Avec la potasse, peu recommandée, on a un rapide virage au rouge des différents pigments et, nous l'avons vu, de bons lavages à l'eau et à l'alcool sont ensuite nécessaires.

Montage et conservation

Après éclaircissement, et éventuels lavages nécessaires, les Microarthropodes sont montés dans une gomme au chloral, comme le liquide de Faure, ou un milieu plastique, comme l'alcool polyvinylique lacto-phénol (PVA).

Le montage dans le **liquide de Faure** s'effectue directement à la sortie du Marc-André.

Composition du liquide de Faure :

gomme arabique	30 g
hydrate de chloral	50 g
glycérine	20 ml
eau distillée	50 ml

Pour la préparation du liquide de Faure, faire dissoudre à froid le chloral dans de l'eau distillée, ajouter la glycérine, homogénéiser, et dans le liquide ainsi obtenu, suspendre la gomme arabique dans un sac de mousseline, laisser au moins 15 jours en contact.

Le **milieu de Hoyer**, quatre fois plus riche en hydrate de chloral, doit être réservé aux animaux très sclérifiés.

Les préparations montées à la gomme au chloral sont mises à sécher le plus longtemps possible à l'étuve à 50°C. Pour compenser les rétractions, il est nécessaire de déposer une goutte du milieu sur les bords de la lamelle.

Les Acariens et les Collembolés dépassent souvent le dixième de millimètre et il est nécessaire, pour éviter leur écrasement au séchage, de soutenir la lamelle par de petits cylindres de pâte à modeler que l'on dispose aux quatre angles et que l'on écrase ensuite à l'épaisseur voulue. Les plus gros Microarthropodes sont montés dans des lames à petits creux de 3 à 6 mm de diamètre.

Nous pensons utile de donner aussi la **technique de préparation des Collembolés préconisée par GISIN (1970)**. Cette technique est un peu longue et délicate, mais elle permet l'obtention de très belles préparations qui se conservent parfaitement.

1 - Réunir les Collembolés dans de petits tubes renfermant du liquide fixateur de Gisin, dont la composition est donnée plus haut (cf. Fixation des Microarthropodes). Après 3 jours, transférer les tubes bouchés au coton dans de l'alcool à 70°.

2 - Trier de préférence les Collembolés dans de la glycérine diluée.

3 - Les éclaircir dans la cavité d'une lame creuse à l'aide du milieu A suivant :

acide lactique	25 ml
formol à 40 %	1 ml
glycérine	5 ml

Pour du matériel ayant séjourné plusieurs années dans l'alcool, réduire le formol à 0,25 ml et la glycérine à 0,75 ml.

Chauffer de préférence sur plaque chauffante jusqu'à parfaite extension des animaux. Les observer dans la microcavité d'une lame creuse en les coinçant sous l'angle voulu à l'aide d'une lamelle partiellement recouvrante.

GISIN (1970) a aussi fait des essais d'éclaircissement des Collembolés au chlore.

4 - Monter les Collembolés dans des lames à petits creux avec un milieu A' composé de 8 ml du milieu A et 1 ml de glycérine saturée d'acide picrique (cristaux d'acide picrique en excès dans le flacon de glycérine).

Éviter la formation de bulles d'air en posant la lamelle par un côté et en la rabattant lentement. Doser le liquide de manière à ce qu'il ne déborde pas, sinon en absorber l'excès avec un morceau de buvard.

Luter la lamelle à la cire molle (paraffine + lanoline 1/1) sur des bords bien propres.

Les milieux plastiques donnent des montages très solides, recherchés pour les collections d'amateur et l'enseignement, mais souvent peu appréciés des systématiciens. L'alcool polyvinylique lacto-phénol (PVA) est un des meilleurs milieux plastiques ; nous en donnons ici une formule très concentrée qui se rétracte peu au séchage.

Composition de l'alcool polyvinylique lacto-phénol (PVA) (formule de DOWNS) :

alcool polyvinylique en solution aqueuse saturée	56 %
phénol neigeux	22 %
acide lactique pur	22 %

Ce PVA est soluble à l'eau et à l'alcool. Il doit être conservé à l'abri de la lumière en flacon coloré.

Une fois les préparations bien sèches, leurs lamelles sont à luter avec une peinture blanche à séchage rapide, ou tout simplement du rhodoïd dissous dans de l'acétone. Il ne reste plus alors qu'à étiqueter convenablement les préparations, en n'oubliant pas de les dater et de bien spécifier la préparation et le milieu de montage adoptés.

Toutefois, de nombreux systématiciens préfèrent conserver leur matériel en milieu liquide, ce qui permet par la suite d'en faire une étude plus aisée.

Ainsi, de nombreux Acariologistes, tel TRAVE (1965), n'apprécient pas le montage des animaux et préfèrent les conserver, après éclaircissement à l'acide lactique, dans de petits tubes soigneusement numérotés (vitrification du numérotage sur les bouchons en verre rodé). Ces animaux sont conservés dans un mélange de 2 volumes d'acide lactique pour 1 volume d'eau distillée. Les tubes sont réunis dans des bocaux et recouverts du liquide conservateur. Si les animaux n'ont pas été éclaircis à l'acide lactique, on peut les conserver dans de l'alcool, la cristallisation de l'acide lactique n'étant pas alors à craindre.

Les animaux ainsi conservés seront observés, dans de bonnes conditions, et sous l'angle voulu, en les coinçant comme dans la technique de Gisin sous une lamelle ne recouvrant que partiellement la microcavité d'une lame creuse (TRAVE, 1965).

ELEVAGE DES MICROARTHROPODES

De nombreuses techniques et des récipients très variés ont été décrits pour l'élevage des Microarthropodes ; tous cherchent à assurer aux Microarthropodes une humidité constante sans risque d'inondation.

Dans ce but, un support en plâtre a souvent été utilisé. Relié à une source d'eau, il assure par sa porosité le maintien d'une humidité suffisante, il s'avère inoffensif pour les animaux, et il peut supporter un milieu gélosé, un aliment ou n'importe quel autre élément jugé utile. Dans l'élevage des Enchytréides, il a déjà été conseillé l'emploi de boîtes de Pétri à fond de plâtre. On réalise facilement ces boîtes en y coulant simplement du plâtre et en plantant dans ce dernier, avant sa prise, un anneau de verre que l'on évide ensuite soigneusement. Par cet anneau, on peut humidifier le milieu sans que celui-ci se trouve submergé.

Nous avons personnellement réalisé des boîtes d'élevage à fond de porcelaine poreuse dans lesquelles l'eau monte par capillarité. On peut aussi utiliser des creusets à fond de verre fritté de faible porosité. Là encore, il est toujours possible de disposer au-dessus un milieu gélosé, de la terre ou tout aliment désiré.

VON TORNE (1966) a conseillé des petits béciers à ouate de cellulose pour l'élevage massif des Collemboles.

L'alimentation des élevages est faite en fonction des connaissances qu'on a de la nutrition des espèces. Pour les Collemboles, du pain plus ou moins moisi, des tranches de pommes de terre avariées, de la levure, des algues vertes ont parfois été utilisés ; certains constituants du sol sont aussi souvent nécessaires.

ANALYSE DES CONTENUS DIGESTIFS

MASSOUD et NAJT (1976) ont rappelé les techniques utilisées pour l'étude du régime alimentaire des Collemboles ; observations directes de terrain ou de laboratoire, étude du contenu digestif des animaux, étude en laboratoire des aliments préférentiels, étude des excréments.

Par exemple, McMILLAN et HEALEY (1971), pour analyser le contenu digestif des Collemboles, congèlent ceux-ci dans de la neige carbonique avant d'en disséquer les intestins. Les parois intestinales sont ramollies à l'aide d'acide lactique et enlevées, les contenus intestinaux libérés sont colorés au bleu de méthylène et passés sur des filtres en acétate de cellulose «Millipore». Ces filtres sont ensuite montés au baume du Canada qui les rend transparents.

En donnant aux animaux élevés en laboratoire des nourritures issues du contenu digestif d'individus prélevés dans la nature, on peut, par comparaison des lots, séparer les microorganismes ingérés accidentellement par les Collemboles de ceux qui constituent leur nourriture normale.

Chapitre 11

LES TERMITES

MORPHOLOGIE DES TERMITES ET DE LEURS HABITATS

Les différentes castes

Les termitières

Diversité des termitières

Édification des termitières

Atmosphère des grosses termitières épigées

BIOLOGIE

Rapports des individus entre eux

Protozoaires, Bactéries et Champignons symbiotiques

DIVERSITÉ DES TERMITES

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les termites et l'eau

Autres besoins des termites : matériaux fins, température, végétation

GÉOGRAPHIE ET ABONDANCE DES TERMITES

ACTION DES TERMITES DANS LA DESTRUCTION DES DÉBRIS VÉGÉTAUX

ACTION DES TERMITES SUR LA MORPHOLOGIE DES SOLS

Remontées et recouvrements

Cuirasses termitiques

ACTION DES TERMITES SUR LA PHYSIQUE DES SOLS

ACTION DES TERMITES SUR LA CHIMIE DES SOLS

1 – TERMITIÈRES ÉPIGÉES

Action sur les matières organiques

Action sur les bases totales et échangeables

Action sur le calcaire et les sels solubles

Action sur le pH

Action sur la latéritisation, la ferrallitisation et la nature des argiles

2 – TERMITIÈRES SOUTERRAINES

ACTION DES TERMITES SUR LA BIOLOGIE DES SOLS

ACTION DES TERMITES SUR LA FERTILITÉ DES SOLS

VESTIGES D'UNE ANCIENNE PRÉSENCE DES TERMITES DANS LES SOLS

TECHNIQUES D'ÉTUDE

LES TERMITES

MORPHOLOGIE DES TERMITES ET DE LEURS HABITATS

Les différentes castes

Les termites et les fourmis, insectes ptérygotes, sont les deux grands groupes d'insectes sociaux du sol.

Les termites sont des Isoptères hétérométaboles à antennes simples et à thorax segmenté, alors que les fourmis sont des Hyménoptères holométaboles à antennes coudées et différenciées, à thorax simple et possédant typiquement un pétiole formé par les premiers segments abdominaux.

Les sociétés de termites renferment des mâles et des femelles en nombre à peu près égal ; mais la plupart de ces sexués restent stériles, même adultes, n'acquièrent jamais d'ailes et se différencient en «soldats» et en «ouvriers».

Les ouvriers forment la caste la plus nombreuse, ce sont les vrais «white ants» des Anglais ; ils sont de type broyeur simple. Les soldats apparaissent plus pigmentés avec une tête de grande taille munie d'ordinaire de puissantes mandibules en cisailles. Chez les Nasuti, la tête s'allonge et se poursuit en avant par un rostre, d'où peut sortir un jet de liquide visqueux. Les termites *Anoplotermes* n'ont pas de soldats. Chez la plupart des termites supérieurs existent plusieurs catégories de soldats et d'ouvriers.

Les sexués adultes sont les seuls à posséder des ailes. 10 à 25 jours après le retour de la saison des pluies, par une fin d'après-midi orageuse, la nuit, ou le matin avant le lever du soleil, ces sexués adultes s'envolent en masse, perdent rapidement leurs ailes, s'accouplent et fondent de nouvelles colonies (NUTTING, 1969). 10 à 15 % de la biomasse des termites peut ainsi essaimer. Ces envols de termites joueraient un rôle important dans la nutrition des oiseaux, et notamment la nutrition des oiseaux migrants venus d'Europe (DE BONT, 1964).

Les larves sont blanchâtres et l'objet de grands soins. Il existe enfin des formes néoténiques qui sont des sexués de remplacement, c'est-à-dire des larves qui ont mûri rapidement leurs glandes sexuelles tout en conservant leur forme imparfaite. Ces formes néoténiques apparaissent quand le couple royal ou l'un des conjoints royaux vient à disparaître. Chez certaines espèces, tel *Reticulitermes lucifugus*, il arrive que, lors de l'extension de la colonie, un groupe d'individus s'installe dans un endroit favorable assez éloigné de la colonie-mère à laquelle il ne reste attaché que par un chemin étroit. Dans ces «comptoirs», les sexués néoténiques vont entrer en activité génésique et, même si le «cordon ombilical» se rompt, la nouvelle colonie peut mener une vie indépendante (BERNARD, 1964).

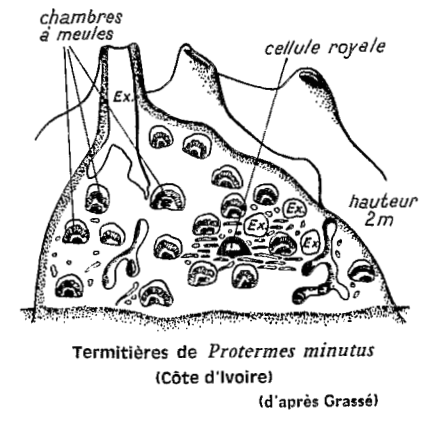
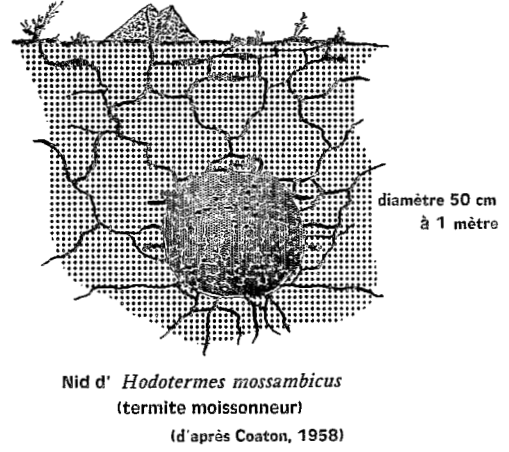
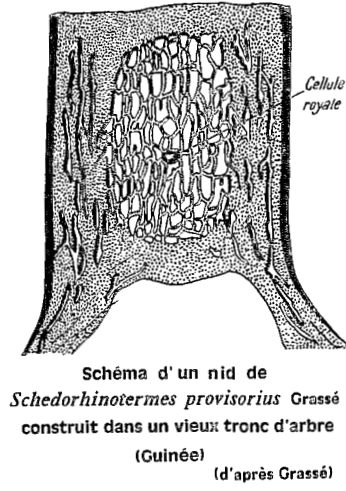
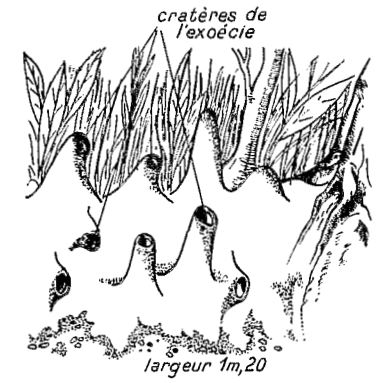
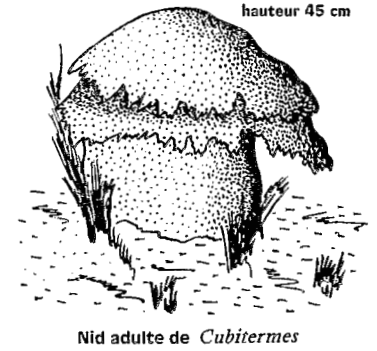
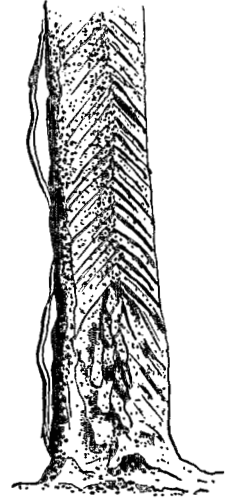
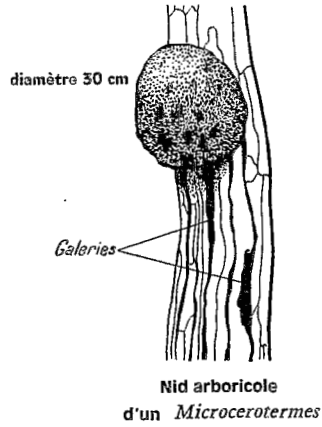
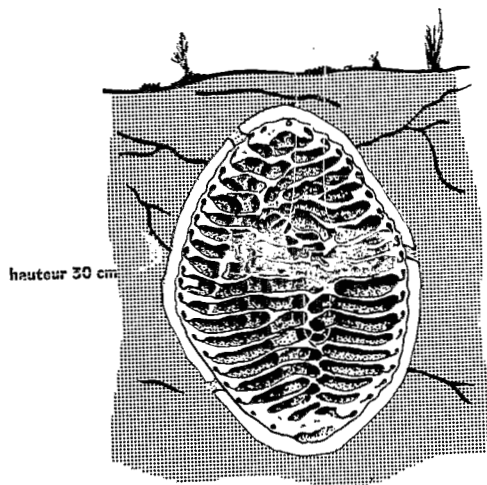


Fig. 47 - Diversité des nids de Termites.



Nid d' *Apicotermes arquieri*
(République Centrafricaine)

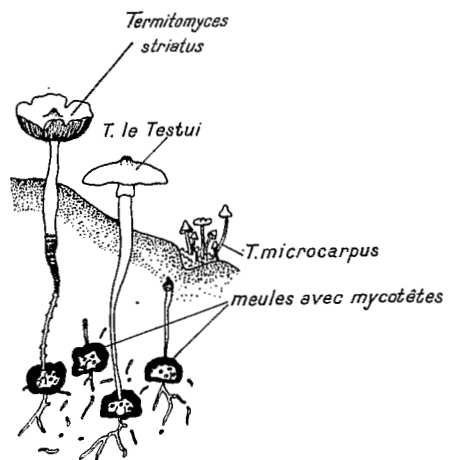
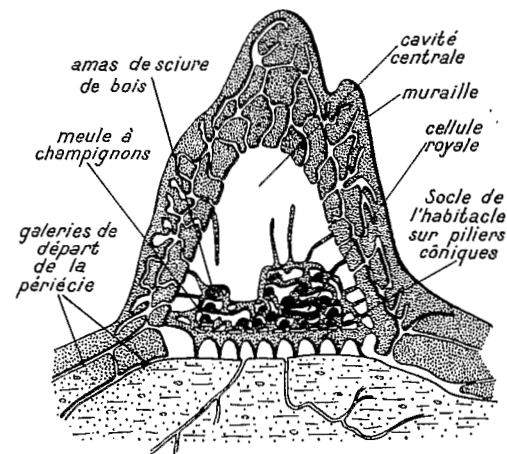


Schéma du développement
de trois espèces d'Agarics
termitophiles (d'après Heim)



Nid adulte de *Bellicositermes natalensis*
(d'après Grassé)



Nid d' *Amitermes meridionalis* (Termitières magnétiques-Australie)



Nid de *Bellicositermes rex* dans la savane africaine
(République centrafricaine)

Fig. 48 — Diversité des nids de Termites (suite).

Les termitières

Diversité des termitières

Les nids des termites apparaissent extrêmement variés :

Les termites de bois sec demeurent dans le bois dont ils se nourrissent avec l'assistance de nombreux protozoaires intestinaux. Ils excrètent des boulettes fécales de forme granuleuse caractéristique et ils s'attaquent à des bois beaucoup plus durs que ceux attaqués par les termites souterrains. Ils forment un petit groupe d'environ 250 espèces connues.

Les termites de bois humide demeurent dans des racines d'arbres ou des vieilles souches enfouies, s'attaquant de préférence à des bois déjà colonisés par les bactéries et les champignons.

Les termites arboricoles édifient des nids en argile ou en carton stercoral mais restent toujours en contact avec le sol pour leur alimentation en eau.

Les termites champignonnistes édifient des nids renfermant des chambres à débris végétaux ou à pulpe de bois, le plus souvent imbibés de salive et disposés en meules. Sur ces meules se développe un mycélium de champignon dont le rôle est analysé plus loin.

Les termites souterrains moissonneurs ont des nids hypogés et ne paraissent pas avoir d'autre source de nourriture que les herbes.

Certains termites des régions forestières sont humivores. Ils digéreraient les diverses substances organiques de l'horizon supérieur et construiraient leur nid avec le sol libre d'humus de leurs déjections.

Les dessins des Figures 47 et 48 montrent quelques types de nids caractéristiques.

Parmi les termites à grosses termitières épigées (mounds building termites), prédominant en Afrique les *Bellicositermes* et les *Macrotermes* avec des termitières en dôme, et en Australie les *Amitermes* et les *Nasutitermes* avec des termitières à parois abruptes. Alors qu'en Australie, les *Amitermes* construisent de grandes termitières, ces termites n'édifient en Afrique que de petits monticules, à part quelques espèces comme, par exemple, *A. evuncifer*.

Là où elles existent, les grosses termitières épigées représentent par elles-mêmes plusieurs dizaines de tonnes de matériaux à l'hectare.

Parmi les termitières australiennes à *Amitermes*, celles d'*A. meridionalis*, dites «termitières magnétiques» sont aplaties ou «en tranche» et toutes orientées nord-sud (cf. Figure 48). D'après GRIGG (1973), cette orientation permettrait un rapide échauffement matinal des termitières, leur éviterait un échauffement excessif vers midi et maintiendrait la chaleur du nid l'après-midi. Mais, ce même auteur a constaté plus récemment (GRIGG et UNDERWOOD, 1977) que l'orientation des termitières demeurait aussi précise au milieu des arbres qu'en plaine découverte. Le gradient thermique lié à la radiation solaire ne serait pas l'unique facteur de cette orientation des termitières «magnétiques». La forme «en tranche» de ces nids y facilite aussi les échanges de gaz.

Les nids d'*Hodotermes*, termite moissonneur (cf. Figure 47), ne sont pas entourés d'un espace libre et peuvent avoir de 50 cm à 1 m de diamètre. Ils sont constitués d'une série de minces rayons horizontaux que supportent de nombreux piliers. Des plans inclinés relient les rayons entre eux. Une même colonie d'*Hodotermes* possède plusieurs de ces nids reliés entre eux par des galeries, des surfaces de stockage d'herbes et des surfaces de rejets de terre. Les galeries de surface sont pratiquement inexistantes (WEESNER, 1960).

Édification des termitières

Les Macrotermitinae (*Bellicositermes*, *Macrotermes*) construisent leurs termitières géantes en déposant des grains de sable (quartz, microconcrétions ferrugineuses ou même pseudosables) qu'ils cimentent avec un mortier constitué d'éléments argileux imbibés de salive. Les Macrotermitinae transportent les grains de sable dans leurs mandibules et le ciment argileux dans leur jabot.

L'importance des matériaux grossiers varie selon la partie du nid considérée : certaines zones de l'habitable (loge royale notamment) sont très argileuses, alors que les murailles ont une texture beaucoup plus sableuse. PULLAN (1970) indique que dans les termitières de *Macrotermes* (termitières d'Afrique orientale) le rapport sable sur argile varie de 1 à 18, la proportion d'argile étant la plus forte aux abords de la loge royale.

Les nids sont par ailleurs en fréquents réarrangements et des apports importants d'excreta peuvent y être faits.

LEE et WOOD (1971b) ont étudié en lames minces la structure de très nombreux nids et ils ont constaté que, parmi les termites à grosses termitières, ce sont les Macrotermitinae, représentés principalement en Afrique mais aussi dans le sud-est asiatique et en Indonésie, qui incorporent le moins d'excreta dans leurs matériaux de construction. Les autres termites, et notamment les termites australiens, en incorporent davantage et édifient donc des termitières plus organiques. Les termites australiens auraient également une alimentation moins spécialisée que les termites africains et deviendraient à certains moments facilement humivores.

LEE et WOOD (1971b) ont observé en Australie chez *Coptotermes lacteus*, *Nasutitermes exitiosus* et *N. triodiae* la construction, selon la même technique que celle des Macrotermitinae, de nids à structure spongieuse que ces termites rendent secondairement plus compacte par apport de particules fines et d'excreta. La dureté de ces termitières est souvent liée à la compacité de leur structure.

D'autres termites australiens utilisent directement leurs excreta plus ou moins fluides pour cimenter des éléments du sol. Un tel comportement constructeur existe chez *Amitermes laurensis*, *Microcerotermes nervosus*, *Tumulitermes pastinator* et plusieurs autres termites. L'importance des dépôts d'excreta varie beaucoup selon les différentes parties des termitières ; les excreta sont aussi disposés plus grossièrement dans les galeries que dans les murailles.

D'autres termites encore utilisent pour la construction de leurs nids essentiellement leurs excreta riches en débris végétaux non digérés, et ils n'y incorporent que très peu d'éléments pédologiques. Tel est le cas par exemple pour les termitières de *Mastotermes darwiniensis* et de *Porotermes adamsoni*, mais c'est aussi le cas pour la nurserie et le revêtement des galeries de *Nasutitermes exitiosus* cité plus haut.

Coptotermes acinaciformis (toujours d'après LEE et WOOD, 1971b) édifie des termitières en carton constitué de boulettes fécales de bois mâché, collées entre elles par des excreta. *C. lacteus*, autre termite australien, pour la nurserie de sa grosse termitière épigée, crée une structure lamellaire à partir d'excreta fluides riches en très petits fragments de bois. *Schedorhinotermes lamanianus* étudié par RENOUX (1972) au Zaïre édifie des nids en carton stercoral entièrement hypogés mais à péricécie très étendue.

A quelques exceptions près, les galeries des termites sont tapissées d'excreta.

Une distinction importante a été faite par NOIROT (1969) entre les constructions résultant d'une addition continue de matériaux, comme c'est le cas pour les termitières de *Cubitermes* et les constructions résultant d'une réorganisation permanente des matériaux, comme c'est le cas pour les termitières de

Macrotermitinées qui, d'abord souterraines, finissent par être épigées, en conservant le même plan d'organisation tout au long de leur développement. La taille des termitières demeure cependant très variable et dépend beaucoup du climat local. En Ouganda, les tourelles des termitières de *M. bellicosus* sont, par exemple, plus communes là où la température moyenne excède 28°C (POMEROY, 1977).

GOLDBERG (1974) a montré expérimentalement que chez le termite de Saintonge (*R. flavipes*) l'adaptation des constructions aux différents obstacles est de plus en plus précise d'une reconstruction à l'autre, les traces chimiques des galeries précédentes étant fréquemment délaissées si une possibilité meilleure se présente. Les termites pourraient donc acquérir par l'expérience une bonne perception de l'espace et finir par manifester ainsi une réponse adaptée aux informations reçues.

Selon les espèces, les grosses termitières épigées demeurent «en vie» de 10 à 100 ans, et même peut-être plus, comme cela aurait été le cas pour une termitière de *Nasutitermes triodiae* observée par LEE et WOOD dans la savane tropicale australienne. POMEROY (1976a) estime qu'en Ouganda, les termitières de *Pseudacanthotermes* demeurent «en vie» en moyenne 5 ans et les termitières de *Macrotermes bellicosus* environ 10 ans.

Le lecteur que le sujet intéresse trouvera entre autres une description des grands types de nids dans GRASSÉ (1949) et NOIROT (1969), une description des nids de *Macrotermes nigeriensis* dans NYE (1955), une étude de la genèse du tumulus géant de *Bellicositermes rex* dans GRASSÉ, NOIROT (1957) et NOIROT (1969), une étude de la structure et de l'accroissement des nids d'*Apicotermes* dans BOUILLON (1964b), une étude des nids de *Schedorhinotermes lamianus* dans RENOUX (1972), une étude des diverses termitières australiennes dans LEE et WOOD (1971b) et des observations sur la croissance des termitières de *Macrotermes bellicosus* en Ouganda dans POMEROY (1976a).

Atmosphère des grosses termitières épigées

L'existence d'une circulation d'air continue a pu être mise en évidence dans le nid de *Macrotermes natalensis*. Elle est liée aussi bien à des courants de convection qu'à une perméabilité de la muraille du nid, variable au cours de l'année, et elle est généralement inférieure à 1 m/mn (LUSCHER, 1955 ; RUELLE, 1964 ; LOOS, 1964).

Les termites sont extrêmement sensibles aux moindres mouvements d'air ; cette sensibilité, qui se localise sur les antennes, explique que les termites du bois sachent conserver une épaisseur de bois égale à celle d'une feuille de papier entre eux et l'air libre (HOWSE, 1966).

La température des termitières vivantes est toujours plus élevée - parfois même d'une dizaine de degrés - que celle des dômes de terre voisins, et elle se trouve étroitement liée au métabolisme des termites. La présence des termites ailés accroît la température de la termitière de 5 à 7°C (HOLDAWAY et GRAY, 1948) ; la zone de la nurserie est aussi plus chaude.

La température de la termitière de *M. natalensis* présente des variations de 3°C et plus, selon les circonstances atmosphériques. Sa concentration en CO₂ dans l'habitable est en moyenne plus faible en saison sèche (0,6 %) qu'en saison des pluies (1 à 1,5 %), et elle évolue suivant un rythme nyctéméral parallèle à celui de la température extérieure, atteignant jusqu'à 3 % pendant la journée (RUELLE, 1964).

Enfin, en ce qui concerne l'humidité de l'atmosphère des termitières, les termites s'efforcent, comme nous le verrons, de maintenir celle-ci la plus élevée possible.

BIOLOGIE

Rapports des individus entre eux

Les spectaculaires et récents progrès de l'Écologie chimique (SONDHEIMER et SIMÉONE, 1970 ; BARBIER, 1976), en nous aidant à comprendre la nature des communications dans le monde des Insectes, nous ont permis de mieux saisir le mécanisme de l'organisation sociale des Termites et le fonctionnement de ces grosses termitières habitées par plus de 2 millions d'individus. Les termites ne peuvent, en effet, vivre isolés ; ils doivent obligatoirement rester en communication entre eux et leurs rapports pratiquement constants et fort diversifiés, assurent par la transmission des substances chimiques au sein des termitières le contrôle des sociétés.

Il existe un léchage mutuel des termites, ce léchage portant surtout sur les individus en train de muer, vraisemblablement par suite d'un attrait spécial du liquide exuvial. Il existe un ravitaillement des jeunes et des couples sexués reproducteurs, fait par les ouvriers qui régurgitent les aliments appropriés, et l'on observe aussi un échange répété de nourriture entre les ouvriers, soit d'aliments stomodéaux, soit d'aliments proctodéaux.

Les aliments stomodéaux correspondent à des aliments régurgités. La salive est la nourriture essentielle des sexués reproducteurs, et les aliments prédigérés enrichis de mycotètes de champignons la nourriture des larves de termites champignonnistes.

Les aliments proctodéaux correspondent aux aliments déféqués par l'anus ; ils sont différents des excréments. La panse rectale des termites inférieurs étant riche en flagellés indispensables à la digestion de la cellulose, les termites, en échangeant des aliments proctodéaux, se réenrichissent ainsi en ces êtres vivants. Une partie des protozoaires ingérés est d'ailleurs digérée et doit fournir un apport certainement appréciable d'aliments azotés. La disparition de l'alimentation proctodéale chez les Termitidae (ou Termites supérieurs) apparaît en relation avec le remplacement des flagellés par les bactéries dans les associations symbiotiques (NOIROT, NOIROT-TIMOTHÉE, 1969). Par l'anus, les termites rejettent évidemment aussi leurs excréments et, pour certains, un carton stercoral qui leur sert à bâtir.

Les termites communiquent entre eux par des composés chimiques appelés phéromones, que les ouvriers et le roi font circuler à travers la termitière. Aucune nouvelle reine ou nouveau roi ne peut ainsi se développer tant que ceux-ci émettent une phéromone qui bloque l'évolution des formes néoténiques. Quand les ouvriers se déplacent, ils sécrètent une phéromone d'une glande sise sous leur abdomen et laissent ainsi une piste pour leurs compagnons. Quand les termites sont inquiétés, ils sécrètent une autre phéromone qui excite les soldats.

La phéromone d'alarme des *Nasutitermes exitiosus* est composée d' α et β pinènes qui sont présents dans les huiles essentielles de nombreuses plantes et notamment des pins. Par suite, *N. exitiosus* disparaît quand, dans les forêts australiennes où il demeure, les eucalyptus sont remplacés par des pins. Par contre, *Coptotermes lacteus*, dont les phéromones ne renferment pas ces composés, attaque très facilement les pins (LEE et WOOD, 1971b).

Les associations entre termites d'espèces différentes sont fréquentes, mais les dynamiques de ces associations n'ont été encore que très peu étudiées (NOIROT, 1969).

Protozoaires, bactéries et champignons symbiotiques

Chez les Mastotermitidae, Kalotermitidae, Termopsidae, Hodotermitidae, Rhinotermitidae et Serritermitidae, existent dans une ample dilatation de l'intestin postérieur des protozoaires hyperflagellés très particuliers qui digèrent la cellulose (Polymonadines et Hypermastigines).

Chez les termites dits supérieurs (ou Termitidae), les auxiliaires de la digestion de la cellulose sont des bactéries demeurant dans l'intestin postérieur des insectes. LEE et WOOD (1971b) rapportent qu'HUNGATE (1946) a isolé de l'intestin d'*Amitermes minimus* à la fois un *Clostridium* et un Actinomycète, tous deux capables de décomposer la cellulose.

Ces deux mêmes auteurs jugent cette symbiose des termites avec les bactéries cellulolytiques plus simple que celle existant chez les ruminants où se produit secondairement une fermentation méthanique et où les bactéries semblent fournir par elles-mêmes un appoint alimentaire beaucoup plus important.

Dans les termitières des termites champignonnistes, ou Macrotermitinae, existent des meules composées de bois mâché ou de «confetti» de feuilles, et imbibées de salive. JOSENS (1971), par un marquage au noir de fumée de galettes de bois collé servant d'aliments à quatre espèces de Macrotermitinae, a vérifié l'hypothèse de la nature fécale des meules. Sur celles-ci, maintenues à humidité et à température constantes (28-30°), se développent des Basidiomycètes agaricinés appartenant aux genres *Termitomyces* ou *Xylaria*.

«Ordinairement, seul le champignon *Xylaria nigripes* pousse dans les meules à champignons des termitières d'*Odontotermes redemanni* ; les spores des autres champignons ne s'y multiplient pas. Un agent antimicrobien, contenant de l'acide caprilique, est présent dans la sécrétion de la reine. Cette substance active, qui n'est synthétisée que par la reine, empêche, *in vitro*, le développement de tous les micro-organismes autres que *X. nigripes*. Elle semble être distribuée aux autres régions de la termitière, où se trouvent les meules à champignons, par les ouvriers et les soldats qui, après avoir léché la sécrétion de la reine, cimentent les particules du sol. Ce pourrait être un des facteurs responsables du développement spécifique de *X. nigripes* dans les meules à champignons des termitières d'*O. redemanni*.» (SANNASI, 1969).

Ces meules paraissent être par elles-mêmes l'aliment le plus important, sinon le seul, dont les Macrotermitinae se nourrissent. L'enlèvement, selon les sous-familles, de la partie inférieure ou de la partie latérale de ces meules par les ouvriers est compensé par des apports au moins équivalents à la face supérieure ; la meule est en perpétuelle reconstruction: Le cas des meules d'*Acanthotermes* est compliqué du fait que ces meules sont d'abord attaquées par dedans et à certains moments entièrement mangées (GRASSÉ, 1969).

Cellulose et lignine sont les constituants quantitativement les plus importants de la meule, qui contient, en plus, des glucides variés (amidon, arabinose, etc.) et des composés pectiques. Des substances de croissance, des vitamines et des acides aminés indispensables y sont encore présents. La meule est un aliment complet utilisé en presque quasi-totalité par l'insecte, dont les excréments s'avèrent par suite très restreints.

Les *Termitomyces* des meules paraissent exercer une double action ; ils dégradent et digèrent la lignine et, du même coup, ils démasquent la cellulose. Celle-ci, plus ou moins modifiée, est alors attaquée par les bactéries cellulolytiques de l'intestin postérieur des termites ouvriers. Les Macrotermitinae recourent donc pour s'alimenter à une double symbiose : la première avec un champignon, la deuxième avec des bactéries (GRASSÉ, 1959) ; l'importance de cette double symbiose a cependant peut-être été surestimée et mériterait certainement de faire l'objet de nouvelles études.

Il a été montré qu'à côté de leur rôle nutritif, les champignons de termitières ont aussi une action dans le microclimat du nid en tant qu'agents de régulation de la température et de l'humidité (LUSCHER, 1951) ; cette production de chaleur serait aussi liée à l'activité des bactéries présentes. Toutefois, NOIROT (1969) estime que le métabolisme même des insectes joue le rôle essentiel dans l'élévation de température du nid.

DIVERSITÉ DES TERMITES

On distingue actuellement six familles de termites, rassemblant environ 190 genres et un peu moins de 2 000 espèces vivantes (KUMAR KRISHNA, 1969) :

- 1 - Les MASTOTERMITIDAE représentés par une seule espèce primitive d'Australie septentrionale : *Mastotermes darwiniensis*.
- 2 - Les KALOTERMITIDAE. Ce sont des termites primitifs peu différenciés en dehors du couple royal. Ils forment des colonies, renfermant au maximum 5 000 individus. Ces colonies se localisent dans le bois et s'avèrent d'étendue limitée. Leurs crottes moulées sont d'aspect très caractéristique.
Le genre *Cryptotermes* est commun dans toute l'Afrique occidentale, il affectionne les bois bien sains et secs ; ses soldats sont typiques.
Le genre *Néotermes* renferme de nombreuses espèces attaquant les parties sèches des arbres vivants, certains *Néotermes* sont parasites des cacaoyers, des théiers ou des tecks.
- 3 - Les HODOTERMITIDAE forment des colonies complètes avec ouvriers et soldats. Les espèces sont peu nombreuses dans cette famille. GRASSÉ (1949) la divise toutefois en deux, à savoir : les TERMOPSIDAE qui sont des termites demeurant dans le bois et les HODOTERMITIDAE *sensu stricto* qui sont des termites moissonneurs (genres *Hodotermes* (cf. Fig. 46) et *Anacanthotermes*, par exemple).
- 4 - Les RHINOTERMITIDAE. Cette famille ne renferme que 13 genres et 166 espèces, mais elle a une très grosse importance économique. On y trouve notamment les deux termites de France : *Reticulitermes lucifugus* et *Reticulitermes flavipes*.
Le genre *Coptotermes* est un genre pantropical très important, dont les soldats possèdent une glande frontale rejetant un liquide blanc et visqueux, d'où le surnom de «Termites à latex» donné à ces insectes. *Coptodermes sjöstedti* est un des termites les plus nuisibles d'Afrique (Basse Côte d'Ivoire, Guinée). Ses colonies, logées dans le bois, restent toujours en communication avec le sol pour l'humidité, ce qui n'empêche pas ces termites de s'attaquer à des bois très secs. Leurs nids sont des sortes d'éponges à trame serrée, construites en carton de bois d'origine stercorale.
Les *Psammotermes* vivent dans les déserts et savanes sèches d'Afrique construisant des nids hypogés de la taille d'un poing à celle d'une tête ; ils se nourrissent de bois et d'herbes.
- 5 - Les SERRITERMITIDAE du Brésil, ancienne sous-famille des Rhinotermitidae élevée au rang de famille par EMERSON (1965).
- 6 - Les TERMITIDAE (ou termites supérieurs). Cette dernière famille renferme les 3/4 des Isoptères décrits et plus des 9/10 des termites africains. Le mode de vie de ces termites varie d'un genre à l'autre ; la nidification y est notamment très variée, et des différences considérables peuvent se manifester à l'intérieur d'une même sous-famille.

On distingue dans les Termitidae quatre sous-familles, à savoir :

- Les *Macrotermitinae* (12 genres, 277 espèces), où l'on trouve :

Les *Bellicositermes* et les *Macrotermes*, termites champignonnistes de grande taille (cf. Fig. 47) formant des colonies de plusieurs millions d'individus avec possibilité de 2 à 3 termitières à l'hectare. Ces termites vont à des distances considérables du nid par un réseau de galeries souterraines ou couvertes, appelé périécie.

Les *Odontotermes*, à termitières modestes. Les *Protermes* qui construisent en Afrique des nids à cratères typiques et à exoécie très développée (cf. Fig. 46). L'exoécie, qui est l'ensemble des galeries reliées aux cratères, n'est pas en communication avec l'intérieur du nid, et donc non parcourue par les termites.

Citons aussi les *Microtermes*, termites de très petite taille dont certaines espèces installent leur nid dans la paroi ou au voisinage immédiat des grandes constructions précédentes.

- Les *Nasutitermitinae* (48 genres, 550 espèces) qui incluent :

Les *Trinervitermes*, termites moissonneurs s'attaquant aux feuilles des litières sèches et aux tiges de graminées.

Les *Nasutitermes*, dont certaines espèces font sur les arbres des demeures en carton brun foncé, formé de bois mâché. En Asie et en Mauritanie, de nombreuses espèces de *Nasutitermes* sont nuisibles aux boiseries des habitations. En Amérique, ils n'ont qu'une extension limitée. En Afrique, ils n'édifient le plus souvent que de petits édifices et ne s'intéressent pas aux bois morts, mais mangent des débris végétaux. En Australie, certains *Nasutitermes* (*N. triodiae* Frogg et *N. exitiosus* Hill) peuvent édifier des nids de plus de 4 mètres de hauteur.

- Les *Amitermitinae* (21 genres, 345 espèces) où se classent :

Les *Amitermites* qui édifient en Australie de grosses termitières parfois orientées (termitières magnétiques (cf. Fig. 48), mais en Afrique n'édifient le plus souvent que de petits monticules ; les nids d'*A. evuncifer* peuvent cependant en Guinée atteindre 4 mètres. *A. excellens* en Guyane est au contraire arboricole (cf. Fig. 47).

Les *Anoplotermes* qui édifient au Brésil d'étroites termitières de 2 mètres, mais en Afrique ne bâtissent pas au-dessus du sol.

Les *Microcerotermes* qui se nourrissent de bois en décomposition et édifient des nids en carton stercoral (cf. Fig. 47).

- Les *Termitinae* (56 genres, 345 espèces), dont la plupart sont humivores.

Parmi eux, les *Cubitermes* édifient des nids en forme de champignon à un ou plusieurs chapeaux (cf. Fig. 47), en forme de colonnes trapues plus ou moins coalescentes, ou encore en forme de monticules coniques.

Le genre *Procupitermes* (Afrique équatoriale) édifie des galeries en «larmiers» sur les troncs d'arbres (cf. Fig. 47).

Le genre *Apicotermes* (de la Guinée au Zaïre) possède des ouvriers humivores et édifie en mortier stercoral des nids souterrains à rampe intérieure hélicoïdale (cf. Fig. 48).

Les *Thoracotermes* présents dans l'ouest de l'Afrique tropicale et équatoriale édifient par contre des nids en colonnes de 60 à 70 cm de haut et 20 cm de diamètre.

Seul un spécialiste peut vraiment déterminer avec certitude les termites. Aussi le pédobiologiste devra-t-il toujours avoir recours à lui pour son matériel, en lui communiquant non seulement les différentes formes de termites, mais aussi la localisation et la description précise des nids.

Basée essentiellement sur la morphologie des soldats, une clé des familles et des genres de termites africains a été publiée en 1965 par BOUILLON et MATHOT. Cette clé, fort utile, donne aussi en annexe divers renseignements sur la récolte des termites.

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les Termites et l'eau

Très susceptibles à la dessiccation, les termites doivent vivre dans une atmosphère constamment humide et l'eau leur est nécessaire pour élaborer leur salive qui chez eux joue un grand rôle, tant dans l'alimentation que dans la construction des termitières et le maintien de l'humidité.

Les termites utilisent non seulement l'eau de leurs aliments et l'eau susceptible de s'accumuler en saison des pluies dans la partie d'affouillement de certaines termitières (BOYER, 1969, 1973) (1), mais aussi l'eau qu'ils descendent chercher si nécessaire à plusieurs mètres de profondeur, et éventuellement l'eau métabolique résultant de la décomposition des glucides.

Des termites, pour maintenir l'humidité de leur habitat, descendent chercher l'eau à 10 mètres, 30 mètres et même plus. KALSHOVEN (1941) avait trouvé en Tanzanie des termites qui descendent chercher l'eau à 4 mètres. MARAIS (1950) en Afrique du Sud en a signalé qui descendent la chercher à 12 mètres et même à 30 mètres une année de grande sécheresse. LEPAGE, MOREL et RESPLENDINO (1974), à l'occasion du forage d'un puits dans le nord du Sénégal, ont acquis la certitude que certains termites, dont vraisemblablement *Bellicositermes bellicosus* Smeath, ont des galeries qui descendent à 45-55 mètres, au voisinage de la nappe phréatique.

GOLDBERG (1971), avec des colorants marqueurs, a montré que le termite de Saintonge (*R. flavipes*), comme ses congénères africains plus évolués, transporte aussi de l'eau dans les zones trop sèches de son habitat.

Quant à l'eau d'origine métabolique, STRUTHERS (1970), cité par WATSON (1974), a montré sur un groupe de *Macrotermes falciger* ouvriers, qu'à 30°C une colonie d'un million de ces termites peut produire environ 4 litres d'eau en une semaine par oxydation du glucose dérivé des glucides supérieurs. Or, l'exportation d'eau dans une colonie de *M. natalensis* est de 5 à 6 litres par semaine. L'eau d'origine métabolique pourrait donc être pour les termites une ressource importante, mais seulement suppléante et très temporaire, en cas de grande sécheresse et d'épuisement momentané des nappes. LEE et WOOD (1971a) admettent la possibilité, pour certains termites, de disposer d'une eau d'origine métabolique qui pourrait même s'accumuler localement dans les parties les plus imperméables des termitières.

Les *Psammotermes* du Sahara se trouvent généralement dans des zones où la terre est légèrement humide en profondeur, mais ils peuvent aussi édifier des constructions de la taille du poing à celle d'une tête, en plein sable sec et meuble ; ces constructions sont cependant nettement humides, car les *Psammotermes* remontent de l'eau sur plusieurs mètres, ainsi que l'argile nécessaire à l'édification des nids (GRASSÉ et NOIROT, 1948). L'eau de métabolisme contribuerait aussi à maintenir l'humidité de ces nids.

Sous climat sahélo-soudanien, LEPRUN (1976) a observé dans des termitières (probablement de *Trinervitermes geminatus* et *Odontotermes sp.*) la présence de poches argileuses à forte capacité de rétention d'eau servant de réservoir. Ces poches argileuses qui possèdent des canaux adducteurs se localisent préférentiellement dans les zones d'altération sous cuirasse et s'imbibent à partir des infiltrations d'eau de pluie s'effectuant dans les diaclases des cuirasses.

(1) cf. plus loin « Action des termites sur la physique des sols ».

Les *Cubitermes* humivores et les *Trirervitermes* moissonneurs ont des besoins en eau limités. En Côte d'Ivoire, BODOT (1967) a trouvé 0,54 % d'eau dans la partie supérieure des termitières de *C. severus* et 10 à 15 % d'eau dans leur socle. Ces *Cubitermes*, comme ceux des savanes brûlées de Guinée et d'Afrique occidentale, trouvent refuge en période de sécheresse dans le socle alvéolaire des nids ou la profondeur des sols.

Les *Bellicositermes* champignonnistes ont des besoins en eau plus élevés. BODOT (1967) a trouvé dans leurs nids des humidités de 15 à 30 % (de l'échantillon sec), et il estime qu'une termitière de 2 m³ renferme environ 200 litres d'eau. Aussi, les termitières de ces espèces se localisent-elles près des fissures, des boqueteaux et des galeries forestières, au-dessus des nappes d'eau permanentes ou des nappes suspendues et temporaires. BOCQUIER (1973) a constaté au Tchad une corrélation étroite entre la localisation des termitières de *Macrotermes* et l'hydromorphie des sols, les hauteurs entourées de sols engorgés possédant toutes une ceinture de termitières.

Les *Bellicositermes bellicosus* de la région du Tchad, en fin de saison sèche, abandonnent certaines parties de leur nid et en arrosent les autres, notamment les abords de la loge royale, en crachant de la salive et en régurgitant le contenu aqueux de leur jabot. *Cyclotermes magdalenae* de la région de Bongor au Tchad, en fin de saison sèche, arrose de gouttes hyalines de salive ou d'eau pure les parois des termitières sur lesquelles ils bâtissent, ainsi que les chemins suivis par les colonnes de travailleurs.

La diminution des précipitations qui s'est manifestée de 1969 à 1973 dans la zone sahélienne a entraîné au Sénégal de fortes modifications dans la répartition des espèces et les effectifs des populations (LEPAGE, 1974).

Autres besoins des termites : matériaux fins, température, végétation

En plus d'une atmosphère humide, les termites ont besoin de matériaux fins de type argileux pour l'édification de leurs termitières. Dans les sols sableux, les termites vont parfois chercher très loin ou très profondément ces minéraux argileux dont l'absence limite les populations. BOYER (1973) a cependant montré que des *Bellicositermes bellicosus rex* peuvent, par broyage et trituration salivaire, fabriquer des argiles de type illite à partir de micas.

A Yangambi (Zaire), MEYER (1960) a noté que sur des dépôts à 30 % d'argile existaient 4 à 7 grosses termitières à l'hectare, soit 2 000 m³ de terre travaillée, alors que sur un autre dépôt à 20-30 % d'argile, les termitières ne correspondaient qu'à un volume de 1 200 à 1 500 m³ à l'hectare.

Cette préférence des termites pour les sols argileux n'est cependant pas générale et BOUILLON (1964a) a montré, par des élevages en laboratoire, que *Cubitermes exiguus* Mathot préférait le sable fin humide à l'argile, même si celle-ci était humifère.

D'une manière générale, il semble que les termites humivores, tel par exemple *C. severus* en Côte d'Ivoire, s'accommodent d'un sol à texture plus grossière que les termites champignonnistes et moissonneurs, pour autant que le rapport :

$$\frac{\text{argile} + \text{limon}}{\text{sables}} \times 100$$

soit supérieur à 10, aussi rencontre-t-on souvent ces termites sur les sols de pente (BODOT, 1967). Les *Cubitermes* utilisent cependant peu le sable grossier et concentrent le limon et l'argile dans leurs termitières ; le sable fin lui-même est généralement moins abondant dans les termitières que dans le sol (PULLAN, 1970).

Une température relativement constante et élevée pendant une grande partie de l'année est aussi nécessaire aux termites, car ils supportent mal les saisons froides. Au Texas (U.S.A.), le termite du désert

(*Gnathamitermes tubiformans*) est absent des 30 cm supérieurs du sol si la température des 15 premiers centimètres s'avère inférieure à 9°C (UECKERT, BODINE et SPEARS, 1976). En Ouganda, comme dans beaucoup d'autres régions d'Afrique, les termitières sont absentes des régions élevées ; la limite de température minima y est de 9°C pour *Macrotermes subhyalinus* et de 12°C pour *M. bellicosus* (POMEROY, 1977).

Le facteur température est plus particulièrement important les années à fortes précipitations, l'humidité du sol demeurant le facteur essentiel les années à pluviométrie anormalement basse.

Chaque espèce de termite a ses préférences. SMYTHE et WILLIAMS (1972) ont ainsi constaté qu'au-dessus de 20°C, *Coptotermes formosanus* mange plus et survit mieux que *Reticulitermes flavipes*. Or, au-dessus de 30°C, les Protozoaires intestinaux du premier résistent mieux que ceux du second. La plus forte température ayant permis une assez longue survie de ces termites a été de 33-35° pour *C. formosanus* et 31,5-33°C pour *R. flavipes*.

TSAI PANG-HWA et CHEN-NING SENG (1964) ont constaté qu'en Chine les principales espèces de termites sont étroitement dépendantes des facteurs climatiques, et notamment de la somme des températures moyennes journalières. Ainsi, la limite nord de *Reticulitermes approximately* coïncide-t-elle avec l'isotherme de température cumulée 3 500°C, celle d'*Odontotermes formosanus* avec le 35e degré de latitude nord, celle de *Coptotermes formosanus* avec l'isotherme de température cumulée 4 500°C et une pluviométrie d'un mètre ; celle des *Kalotermitidae* est proche de l'isotherme de température cumulée 6 000°C et de la limite nord de la région forestière subtropicale soumise aux pluies de mousson ; celle des termites à grosses termitières épigées correspond à la limite du climat tropical de mousson à deux saisons distinctes, une sèche et une des pluies.

D'après les variations de température en altitude, ces auteurs estiment qu'en Chine, sous le 25e degré de latitude nord, un kilomètre de distribution verticale correspond à 320-470 km de distribution horizontale. Les 18 espèces de termites trouvées entre 1 000 et 1 900 mètres dans la province du Yunnan peuvent ainsi être considérées comme des termites de la région à *Coptotermes formosanus*, située bien plus au nord.

Enfin, pour les colonies populeuses, une végétation suffisante aux besoins nutritifs doit nécessairement exister ; les populations de termites se modifient si les conditions du milieu, et notamment la végétation, viennent à changer.

Ainsi, en Côte d'Ivoire, par suite de l'extension des défrichements précédant les nouvelles cultures industrielles (palmier à huile, hévéa, etc.), les fourmis Dorylines ont joué un rôle de premier plan dans la régression des *Bellicositermes natalensis*. Par contre, seule la compétition interspécifique semble expliquer dans ce même pays l'expansion des *Amitermes evuncifer* au détriment des *Cubitermes severus*, dont les deux cinquièmes des termitières sont actuellement plus ou moins colonisés par les *Amitermes* (BODOT, 1967).

De même, au Nigéria, la mise en culture de savanes boisées a amené la disparition rapide des espèces édificatrices de monticules épigés ainsi que celle plus lente des espèces lignivores. Par contre, *Amitermes evuncifer* et *Microtermes spp.* ont augmenté en nombre et sont devenus un fléau pour les récoltes (WOOD, JOHNSON et OHIAGU, 1977).

GÉOGRAPHIE ET ABONDANCE DES TERMITES

Les termites sont partout présents dans les régions intertropicales, et notamment en Afrique.

Dans la forêt équatoriale, les termites sont nombreux et leurs différentes espèces souvent en compétition. On y observe une grande abondance de termites cartonniers élevant des nids arboricoles ou

semi-arboricoles ; nombreux y sont aussi les termites à termitières souterraines qui pullulent dans la litière, mais relativement rares y sont les grosses termitières épigées.

Dans les savanes boisées, très nombreuses au contraire sont les grandes termitières épigées en forme de dôme massif ou les termitières en forme de champignon à un ou plusieurs chapeaux (*Cubitermes*).

GOFFINET (1975) a constaté qu'au Zaïre, en passant de la forêt dense à la forêt claire puis à la savane, s'observe une plus faible abondance des Microarthropodes (Acariens et Collembolés) et une diminution relative de la plupart des autres groupes fauniques, à l'exception toutefois des termites dont l'abondance et la biomasse augmentent considérablement. La transformation de la forêt dense sèche en forêt claire puis en savane s'accompagne d'une substitution progressive des termites lignivores à grandes termitières champignonnistes (*Macrotermes falciger*) par les termites humivores et les *Cubitermes* dont l'action dans la pédogenèse et la dynamique des latosols demeure beaucoup plus limitée (GOFFINET, 1976).

Dans les steppes, la densité de la végétation règle la fréquence des petites communautés (*Anacanthotermes*, *Psammotermes*).

En Afrique du Sud, dans l'état d'Orange et le nord de l'État du Cap, *Odontotermes latericius* dénude la prairie par taches (HARTWIG, 1966) : 39 % de la prairie sont libres de termites, 37 % supportent un nid par hectare, 16 % deux nids par hectare, 6 % trois nids par hectare et 2 % quatre nids par hectare. La prairie buissonnante ou arbustive ne paraît pas attaquée par les termites.

Les termites pénètrent même dans les zones désertiques et s'y nourrissent des herbes temporaires qui poussent à intervalles réguliers, et éventuellement des crottes de chameaux.

La faune des termites d'Afrique du Nord, du Maroc à l'Égypte, comprend quatorze espèces, dont douze sont propres à cette région et forment donc une faune endémique. Ces 14 espèces se répartissent en 4 familles et 8 genres (BERNARD, 1964).

Dans les régions méditerranéennes, les termites sont très peu abondants et se réduisent à quelques espèces souterraines ou lignicoles (*Reticulitermes*, *Calotermes*).

En France même existent *Reticulitermes flavipes* et *Reticulitermes lucifugus*. Les dégâts occasionnés par ces termites, notamment à Bordeaux et à Royan, ont maintes fois été signalés dans la grande presse. A Paris, avec l'accroissement de la ville, et surtout le réseau souterrain chaud et humide qu'elle offre, les termites tendent actuellement à prospérer. DE FEYTAUD (1968) a, dans un compte-rendu à l'Académie d'Agriculture, fait le point sur les termites parisiens, leur localisation et leurs dégâts.

Dans les régions marécageuses, même chaudes, les termites sont peu nombreux s'ils ne peuvent trouver des refuges surélevés pendant les périodes d'inondation.

En altitude, les termites sont limités par la température et ne dépassent guère 2 000 mètres. *Archotermopsis wroughtoni* demeure cependant dans les troncs de pin sur les pentes de l'Himalaya à 2 700 mètres d'altitude (HARRIS, 1955). Certains Rhinotermitidae résisteraient aussi mieux au froid que les autres termites.

Si certaines espèces de termites peuvent vivre en régions tempérées et même froides, les régions tropicales et intertropicales demeurent toutefois leur vrai domaine, c'est-à-dire celui où ces insectes sont les plus abondants et où leur action est la plus affirmée.

Les populations de termites à termitières souterraines sont difficiles à estimer, mais pour les grosses termitières qui peuplent les savanes, et dont les habitants orientent la dynamique des sols, on a par contre d'assez bonnes estimations. Une termitière de *Macrotermes bellicosus* en Afrique peut renfermer 2 millions d'individus, ce qui donne avec une densité de 2 à 3,5 termitières à l'hectare, une moyenne théorique de 400 à 700 *Macrotermes* au m² (HARRIS, 1955).

Dans une forêt ombrophile de la cuvette zairoise, MALDAGUE (1964) a trouvé une densité de 1 000 termites au m² correspondant à une biomasse de 10 g (soit 100 kg/ha). Les termitières constituaient par elles-mêmes 22 tonnes de matériaux à l'hectare (ou 17,6 t à l'état sec).

On peut estimer que, dans le nord du Nigeria (SANDS, 1965) et en Côte d'Ivoire (BODOT, 1967), existe une moyenne de 1 000 à 10 000 termites au mètre carré, soit une biomasse approchée de 5 à 50 g (LEE et WOOD, 1971b).

JOSENS et CORVEAULE (1973), JOSENS (1974) jugent que dans les savanes de Lamto (Côte d'Ivoire) existent à l'hectare 1,6 million de termites fourrageurs (= 160/m²), 4,5 millions de termites humivores (= 450/m²) et 5 millions de termites champignonnistes (= 500/m²), consommant respectivement 40, 30, et 1 300 à 1 600 kg de matière végétale sèche à l'hectare (c'est-à-dire 4, 3, et 130 à 160 g au m²). Ces divers termites ne représentent cependant au mètre carré qu'une biomasse fraîche de 2,4 g et une biomasse sèche de 0,7 g.

Le peuplement des termitières de *Bellicositermes bellicosus* étudiées par LEPAGE (1972) dans une savane sahélienne du Ferlo septentrional (Sénégal), région plus sèche et à végétation plus pauvre, est nettement moins important :

une termitière d' 1 m³ renfermait 194 500 individus et pas de sexués
une termitière de 5 m³ renfermait 457 500 individus et 100 sexués
une termitière de 10 m³ renfermait 857 000 individus et 8 500 sexués
une termitière de 20 m³ renfermait 737 000 individus et peu de sexués
une termitière de 30 m³ renfermait 334 500 individus et très peu de sexués.

Avec une demi-termitière de *B. bellicosus* à l'hectare (soit 20 à 25 m³ de terre pesant approximativement 25 à 30 tonnes), LEPAGE (1972) trouve une moyenne de 4,7 à 5 g de *B. bellicosus* au m², mais il est à noter qu'il existe conjointement dans cette savane sahélienne 0,75 à 9 g de *Trinervitermes trinervius* au mètre carré.

En Australie, une termitière de *Coptotermes lacteus*, haute de 90 cm et large à la base de 180 cm, a été trouvée par GAY et GREAVES (1940) renfermer 1 million d'individus manifestant leur activité sur 6 000 m². Toujours en Australie, une termitière de *Nasutitermes exitiosus*, haute de 45 cm et large à la base de 120 cm, a été trouvée par HOLDAWAY, GAY et GREAVES (1935) renfermer 700 000 à 1,8 million d'individus. LEE et WOOD (1971b) ont trouvé dans la forêt à Eucalyptus du sud de l'Australie 600 *Nasutitermes exitiosus* au mètre carré, soit une biomasse de 3 g au mètre carré, et de 6 g en comptant les 8 autres espèces de termites présents.

L'abondance des termitières dépend souvent, nous l'avons vu, de l'importance des débris végétaux, aussi NYE (1955) a-t-il trouvé dans la région déboisée d'Ibadan (Nigeria) une densité d'une demi-termitière de *Macrotermes nigeriensis* à l'hectare, alors que dans une forêt récemment défrichée la densité de ces mêmes termitières était de 6 à l'hectare.

BOUILLON et KIDIÉRI (1964), en République Centrafricaine, ont utilisé les photographies aériennes pour rechercher les corrélations susceptibles d'exister entre la densité des termitières de *Bellicositermes bellicosus rex* et la géologie ou la pédologie du lieu. Les termites sont, en effet, souvent en corrélation étroite avec la nature du lieu. GOODLAND (1965) a ainsi trouvé en Guyane britannique (nord de la savane Rupununi) que les termitières étaient limitées aux sols les plus pauvres ayant une somme Ca + K + Mg inférieure à la moitié de celle des sols dépourvus de termitières. La capacité de rétention d'eau et la couverture végétale y étaient aussi réduites de 5 %, la teneur en azote de 10 %. Le matériel des termitières était cependant plus riche en bases, azote et carbone que le sol lui-même.

ACTION DES TERMITES DANS LA DESTRUCTION DES DEBRIS VEGETAUX

Les termites consomment une grande part de la productivité végétale. Ordinairement, ils ingèrent les débris végétaux après les avoir recouverts de terre, car ils évitent de s'exposer à l'air libre, à l'exception de quelques espèces qui sortent en colonnes la nuit ou par temps couvert. De très nombreuses espèces de termites s'attaquent aux diverses cultures tropicales (HARRIS, 1971).

MALDAGUE (1964) estime que, dans la forêt de la cuvette centrale zaïroise, les termites consomment approximativement six à sept tonnes de matières organiques par an et par hectare, soit environ 50 % de la matière végétale tombée au sol. Ils s'avèrent incontestablement les premiers responsables de la disparition rapide des litières.

LEE et WOOD (1971b) ramènent cette consommation de l'apport végétal à seulement 35 %. Ces mêmes auteurs estiment que dans la forêt sèche à Eucalyptus près d'Adélaïde (Australie) les populations de *Nasutitermes exitiosus* détruisent 16,6 % du bois mort, 9 % étant métabolisés et 7,6 % étant incorporés dans les termitières, mais huit autres espèces de termites représentant ensemble une biomasse à peu près identique sont simultanément présentes dans cette forêt.

LEPAGE (1972), dans une savane sahélienne du Ferlo septentrional (Sénégal) pense que *Bellicositermes bellicosus* consomme à lui seul 5,4 % de l'herbe produite et jusqu'à 49 % dans les dépressions plus humides. Mais, là encore, existent, à côté de *B. bellicosus*, une vingtaine d'autres espèces de termites herbivores, lignivores ou humivores.

Le métabolisme des termites dans les habitats tropicaux à fortes populations approche ou excède 100 Kcal/m²/an, c'est-à-dire qu'il est voisin du métabolisme des gros herbivores et de celui des principaux décomposeurs, qui sont dans ces mêmes habitats respectivement estimés à 57 et 129 Kcal/m²/an (LEE et WOOD, 1971b).

Le coefficient d'assimilabilité des termites est élevé et les matériaux végétaux ingérés se trouvent fortement dégradés. Certains auteurs, dont BOYER, pensent toutefois que les excréments des termites, peu après leur rejet, subissent une minéralisation rapide sous l'action de la microflore et que le coefficient d'assimilabilité des termites est généralement surestimé. Le résultat, quoi qu'il en soit, conduit à une forte minéralisation des matériaux végétaux ingérés par les termites.

Rappelons que les termites du bois (Kalotermitidae, Termopsidae) possèdent pour la digestion de la cellulose des protozoaires multiflagellés dans leur panse rectale. Les Termitidae, c'est-à-dire les 3/4 des Isoptères décrits et plus des 9/10 des termites africains, possèdent des bactéries cellulolytiques dans leur intestin postérieur. Certains de ces termites, dits «champignonnistes» utilisent des champignons pour dégrader la lignine et démasquer la cellulose ultérieurement utilisée par les bactéries cellulolytiques. Les termites assimilent surtout les produits de décomposition de la cellulose : hémicelluloses (hexosanes et pentosanes), amidon, sucre, tous corps plus abondants dans l'aubier et les bois morts déjà fortement colonisés par les bactéries et les champignons.

LEE et WOOD (1968) ont étudié dans le sud de l'Australie *Nasutitermes exitiosus* (Hill), termite qui se nourrit de bois mort, et ils ont noté que les fonctions digestives de ce termite font passer le rapport lignine sur cellulose de 0,5 dans la nourriture à 5 dans les termitières.

De nombreux termites ouvriers paraissent aussi détruire les substances humiques des horizons supérieurs des sols, excréant un sol libre d'humus ; tel serait le cas des *Cubitermes*, des *Apicotermes*, des *Thoracotermes* (*Termitinae*) et de certains *Cornitermes* (*Nasutitermitinae*) d'Amérique du Sud.

Les termites, en forêt comme en savane, participent activement à la disparition des litières végétales, contrecarrent le plus souvent les processus d'humification, et même pour certaines espèces,

contribuent à détruire les substances humiques déjà formées. Pour cette raison, la jachère, le mulching et le brûlis contrôlé ne peuvent améliorer le sol, comme ces pratiques le font dans les pays tempérés. D'autant plus que les termites agissent dans un contexte climatique, microbien et très souvent pédologique (pauvreté chimique des sols notamment) qui va dans le sens de la minéralisation des matières organiques et non de leur humification ; les acides fulviques prédominent ainsi généralement sur les acides humiques (BACHELIER, 1960a, 1963).

Cependant, là où les termites incorporent des matières stercorales, des excréments ou des matériaux végétaux plus ou moins évolués à leurs constructions, celles-ci peuvent être légèrement plus humiques que les sols voisins et, d'une manière générale, posséder des teneurs en carbone et en azote plus élevées, surtout dans les régions soumises aux feux de brousse.

L'action des termites sur les matières organiques du sol sera envisagée plus en détail en considérant l'action de ces insectes sur la chimie des sols.

ACTION DES TERMITES SUR LA MORPHOLOGIE DES SOLS

Remontées et recouvrements

L'action des termites sur la morphologie des sols est connue par les remontées spectaculaires de matériaux qu'effectuent certains de ces insectes, les enrichissements chimiques qui en découlent et les recouvrements auxquels ils ont pu donner lieu.

Tous les auteurs s'accordent en effet à reconnaître que les matériaux des grosses termitières épigées proviennent pour l'essentiel des horizons profonds du sol (HARRIS, 1954 ; HESSE, 1955 ; NYE, 1955 ; BOYER, 1958, 1975, etc.). Les différents termites qui les édifient, tout en fouissant profondément le sol sous leur nid, remontent les matériaux dont ils ont besoin et qu'ils sont susceptibles de transporter. La très grosse majorité des particules incluses dans ces termitières épigées est par suite inférieure à 2 mm. Pour les Macrotermitinae, une chute brutale des particules supérieures à 0,5 mm se manifeste dans l'habitacle au profit d'un apport plus argileux, issu des horizons profonds du sol.

BOCQUIER (1973) a ainsi constaté dans des toposéquences de sols tchadiens que des *Bellicositermes* avaient édifié leurs termitières avec des matériaux remontés de 2,5 à 3 mètres de profondeur. Une termitière renfermait de la montmorillonite, alors que le sol sous-jacent ne renfermait jusqu'à 3 mètres que des argiles de type kaolinite, illite et interstratifiés.

Tout en confirmant par des études micromorphologiques l'origine profonde des matériaux de construction des termitières, STOOPS (1964, 1968) a observé dans les termitières de *Macrotermes natalensis* des plateaux Batéké (Zaïre) deux types de structure possédant des caractères chimiques distincts : la structure «granulaire» des parties extérieures de la muraille, édiflée avec un matériel issu du sous-sol et n'ayant pas subi de grands changements; et la structure «en calottes empilées» qui se rencontre dans les parties intérieures de la termitière et qui est édiflée avec un matériel de construction d'origine toujours profonde, mais bouleversé et enrichi en matières organiques. Ce même auteur a aussi noté dans les termitières de *Cubitermes* une très nette augmentation des teneurs en argile et matières organiques.

Dans ses études des termitières de *Bellicositermes bellicosus rex*, BOYER (1973) a très clairement montré que ces termites, par des prélèvements en profondeur, déterminent sous le nid une zone d'approfondissement très poreuse dans laquelle viennent s'incurver par effondrement les horizons voisins et s'y accumuler les eaux des nappes temporaires et du lessivage oblique. Au-dessus de cette zone d'approfondissement, se situe un niveau de comblement que surmontent l'habitacle et les chambres

à meules, puis le cône d'accroissement. Tout autour de ce cône s'étalent en pente douce les déblais du tumulus sur lesquels a pu se former un horizon organique. Le niveau de remontée des eaux suit intérieurement l'incurvation de la termitière (cf. Figure 49).

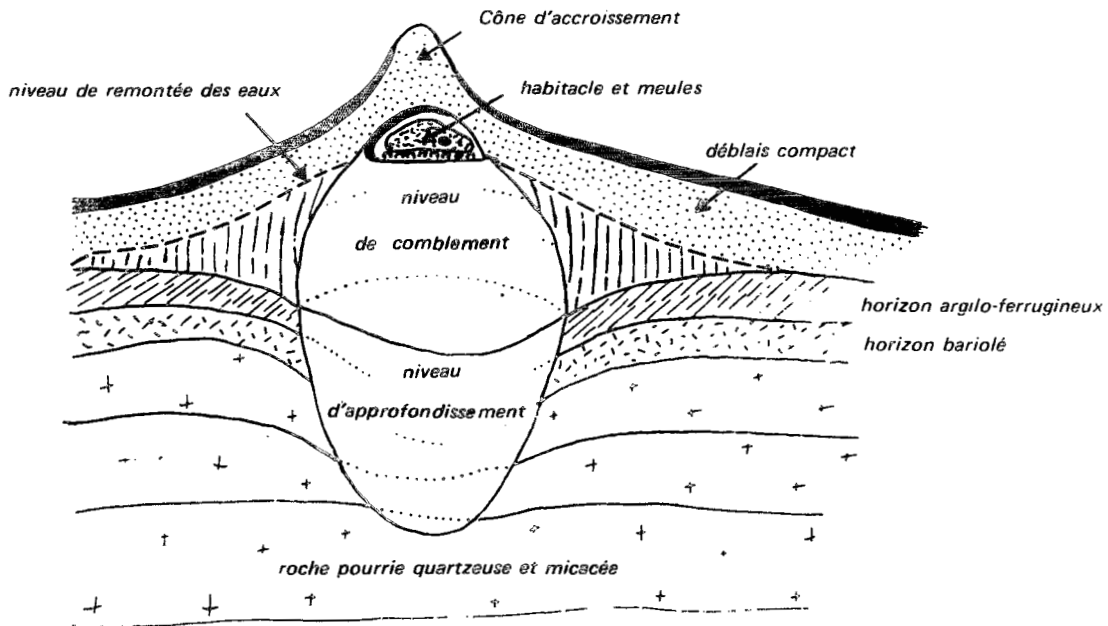


Figure 49 – Schéma d'une termitière de *Bellicositermes bellicosus rex*

NYE (1955) a observé l'édification d'une termitière de 60 cm de haut en un mois et l'édification d'une termitière d'un mètre cinquante en moins d'un an. POMEROY (1976a) estime qu'en Ouganda les termitières de *M. bellicosus* correspondent à une remontée minimum de 1 m³ par hectare et par an, abstraction faite de l'érosion qui peut localement être plus forte. Mais, ce même auteur (POMEROY, 1976b) note que dans les bas-fonds de vallées, aussi bien les termitières de *M. bellicosus* que celles de *M. subhyalinus* paraissent édifiées avec des matériaux issus des horizons supérieurs ; une hydromorphie temporaire trop proche de la surface en est peut-être la cause.

Quand la croissance de la termitière épigée s'arrête, la végétation herbacée tend à la recouvrir ; elle demeure en activité encore un certain temps, puis sa population se raréfie, et elle meurt. La termitière s'affaisse alors lentement, ses galeries se comblent, une chaîne de sols s'établit sur ses pentes, puis l'érosion étale et répartit tout autour les matériaux que les termites avaient remontés en surface ; des arbustes tendent à s'implanter à la périphérie plus humide du dôme de terre, qui reste le dernier vestige de l'ancienne termitière (GRASSÉ et NOIROT, 1957 ; ALONI, 1975).

Ces vieilles termitières abandonnées déterminent le relief typique des grandes zones de savane herbacée, qui succèdent au recul de la forêt ; elles peuvent aussi parfois influencer sur la végétation. AUBREVILLE (1959) a ainsi remarqué qu'au Ghana, les plaines côtières vues d'avion présentent des alignements de fourrés. La cause de ce morcellement dirigé doit être rapportée aux feux de brousse orientés par un vent qui, sur la côte du Ghana, souffle dans une direction constante SO-NE. Les feux de brousse sont guidés dans leur cheminement par l'obstacle des termitières, car les lambeaux de végétation effilochés qui demeurent sont en fait des alignements de termitières buissonnantes. La végétation ligneuse dans sa phase ultime ne se maintient partiellement ici qu'en coiffant les termitières.

Sur une assez longue période, les remontées d'éléments fins effectuées par les termites, la descente conjointe des éléments grossiers, l'érosion des termitières et l'étalement de leurs matériaux contribuent à déterminer une granulométrie caractéristique des profils pédologiques et peuvent éventuellement aboutir au recouvrement d'anciennes surfaces pierreuses ou gravillonnaires. Ceci, compte tenu du rôle protecteur plus ou moins important qu'a pu jouer la végétation dans le passé.

BOYER (1975a, 1975b) a ainsi observé en République Centrafricaine que, par le jeu de l'érosion, les matériaux arrachés aux termitières forment des déblais importants au pied des édifices, puis des nappes de recouvrement pauvres en sables grossiers et en éléments supérieurs à 2 mm.

LÈVÈQUE (1975), étudiant les sols formés sur le socle granitogneissique du Togo, a aussi constaté une nette dominance des sables moyens (60-80 à 300-400 microns) dans les horizons superficiels et une dominance des sables grossiers et très fins plus en profondeur, vers 50 cm à 2 mètres. D'après cet auteur, les sables fins constamment repris pour la construction des termitières sont apportés en surface, tandis que les sables grossiers se trouvent progressivement enterrés. De plus, l'exposition des termitières au ruissellement des pluies aboutirait à favoriser superficiellement l'érosion des fractions les plus ténues, si les remontées d'argiles effectuées par les termites ne compensaient cette éluviation superficielle.

ROOSE (1976) estime que les *Trinervitermes*, dans la savane du centre de la Haute-Volta, favorisent le développement d'un horizon superficiel appauvri en particules fines et lixivié en bases. Peut-être s'agirait-il plus là, à notre avis, de l'approfondissement d'un horizon supérieur homogénéisé, où remontées et entraînements s'équilibreraient.

Parfois, à l'horizon superficiel formé par les termites peut se superposer un horizon formé par les vers. NYE (1955) a décrit un tel profil observé sous forêt au Ghana.

De nombreuses surfaces pierreuses ou gravillonnaires résultant d'anciennes périodes d'érosion ou des nappes de gravats résultant d'apports colluviaux se sont trouvées en Afrique enterrées sous les remontées biologiques. Tous les lits de cailloux, communs dans les sols africains, ne sont évidemment pas le résultat d'un tel processus. De nombreuses autres hypothèses ont été avancées pour en expliquer le recouvrement (BACHELIER et LAPLANTE, 1954 ; SÉGALEN, 1969 ; COLLINET, 1969 ; LÈVÈQUE, 1969 ; RIQUIER, 1969 ; GRAS, 1970 ; etc.). Il est fort possible d'ailleurs que toutes ces hypothèses soient valables et ne dépendent que des circonstances, mais l'on ne peut nier pour autant l'importance des remontées biologiques effectuées essentiellement en Afrique par les termites et les fourmis ; les populations de vers de terre n'y sont que très localement dominantes. Le passage au Cameroun de la forêt à la savane herbacée puis arbustive est particulièrement instructif à ce sujet : Comme l'a écrit ERHART (1956), la forêt forme le filtre qui permet dans les sols ferrallitiques la séparation entre la phase migratrice soluble et les minéraux résiduels de la pédogenèse ; l'érosion y est limitée. Par contre, dès que la forêt, le plus souvent sous l'action de l'homme, vient à disparaître ou même simplement à s'éclaircir, l'érosion se manifeste intensément. Rappelons que FOURNIER (1960) l'estime, pour le sud du Cameroun et sur sol nu, à plus de 1 000 tonnes par km² et par an.

Les horizons supérieurs des sols ferrallitiques sont rapidement entraînés par l'érosion ; des nappes de gravats correspondant aux dépôts résiduels se forment et les horizons d'accumulation des hydroxydes mis à nu se cuirassent en donnant des sols plus ou moins remaniés mais généralement infertiles. Les termites remontent alors en surface, et à travers les cuirasses ou les débris cuirassés, les éléments fins qu'ils prélèvent en profondeur dans la zone d'altération de la roche-mère. On a formation d'un nouveau sol, avec souvent démantèlement des cuirasses. Les arbustes qui s'implantent sur les vieilles termitières écroulées ou en bordure des termitières actives, favorisent aussi le démantèlement des cuirasses.

Avec le recouvrement des éléments grossiers de surface par des éléments fins prélevés en profondeur, des nappes de gravats ou des accumulations gravillonnaires de surface, résultant d'anciennes érosions ou d'apports, se trouvent enterrées et l'on a alors des profils pédologiques, où il faut bien se garder de consi-

dérer l'horizon gravillonnaire comme en place et résultant de processus physico-chimiques. TRICART (1957) a ainsi observé au Soudan le démantèlement de cuirasses ferrugineuses quaternaires ou pliocènes par les termites.

Les grosses termitières en dôme donnent une géomorphologie toute particulière aux savanes et en orientent la genèse des sols. Les termitières abandonnées s'effondrent rapidement, elles se recouvrent d'herbes (notamment d'*Imperata*), et petit à petit s'implantent à leur pourtour des arbustes nouveaux. Ces arbustes n'appartiennent plus à la cénose de l'ancienne forêt qui jadis recouvrait ces lieux, et qui depuis a reculé ; ils supportent les feux de brousse annuels et permettent progressivement un passage à la savane arbustive.

BOYER (1969) estime que, dans les savanes de la République Centrafricaine, les termitières de *Bellicositermes bellicosus rex* (hauteur = 1,90 m, diamètre = 30 m et densité de 10 termitières/ha) peuvent déterminer un recouvrement de 37 à 40 cm en dix ans et les termitières de *Bellicositermes natalensis* (hauteur = 1,20 m, diamètre = 30 m et densité de 10 termitières/ha) un recouvrement de 8 à 9 cm en dix ans, compte tenu d'une érosion qui ne ferait qu'étaler les matériaux.

LEE et WOOD (1971a) ont calculé qu'en Australie l'érosion des diverses termitières, en négligeant les pertes par l'érosion de nappe et le vent, pourrait permettre la formation d'un horizon superficiel épais de 10 cm en 250 à 1 250 ans, selon les régions et les populations de termites.

Par contre, WATSON et GAY (1970) ont observé que les termites moissonneurs, en dénudant la surface des sols, en favorisent fortement l'érosion ; les termitières imperméables se trouvent alors mises en relief.

Au Zaïre, MALDAGUE (1961b) estime que la position des industries mésolithiques dans les sols s'accorde avec la vitesse de recouvrement liée à la densité des termitières. DE PLOEY (1964) pense que les dépôts de la couverture pourraient s'y élever à quelques 10 000 ans, date du début de la période humide actuelle succédant à une période subaride. DE PLOEY reconnaît cependant que dans certains cas, le dépôt final des couvertures argilo-sableuses sur les nappes de gravats peut être simplement le résultat du ruissellement ou du colluvionnement.

Cette origine profonde des matériaux constituant les termitières n'est valable que pour les grosses termitières épigées, car les termites construisant de petites termitières plus ou moins hypogées utilisent généralement les matériaux des horizons supérieurs des sols. Ainsi, ROBINSON (1958), étudiant au Kenya des sols à *Odontotermes badius*, a constaté que les matériaux utilisés par ces termites avaient une origine supérieure, or il s'agit là de termites à nids hypogés n'édifiant en surface que de petits monticules et des galeries couvertes. Il en est de même pour *Nasutitermes sp.* qui édifie des nids hémisphériques d'environ 30 cm de haut. Les constructeurs de petites termitières ne travaillent que dans les horizons supérieurs des sols.

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

Cuirasses termitiques

L'origine termitique possible de certaines cuirasses ferrugineuses a été fort discutée ces quarante dernières années.

NAZAROFF (1931) a, le premier, pensé que les cuirasses ferrallitiques brunes et très vacuolaires que l'on trouve en Angola pouvaient être dues à la «ferruginisation des termitières» ; ces masses vont de 400 cm³ à plusieurs dizaines de m³.

ERHART (1951a, 1951b, 1953, 1956) a souvent défendu l'origine termitique de certaines cuirasses ferrugineuses très répandues dans la zone soudanaise d'Afrique, la vallée du Niari et le massif du Chaillu (Congo). D'après cet auteur, la structure vacuolaire de ces cuirasses serait identique à celle des termitières ; on retrouverait dans leurs canaux un enduit blanc rappelant le vernis stercoral des galeries de termitières et les blocs que forment ces cuirasses seraient bien délimités dans les sols. De plus, ces cuirasses étant formées à partir d'argiles latéritiques et ferrugineuses dépourvues de tout sel soluble, l'origine de leur structure vacuolaire ne pourrait être expliquée par des phénomènes de dissolution. Cette dernière raison ne nous paraît pas convaincante, car des phénomènes de dispersion et de complexation peuvent permettre l'entraînement des colloïdes et des hydroxydes. Ainsi, GRIFFITH (1953), se basant sur des profils observés à Trinidad, est d'avis que les prétendues cuirasses termitiques seraient dues à des durcissements d'horizons bariolés avec départ secondaire des noyaux clairs non indurés ; les divers termites présents dans ces profils (dont *Nasutitermes ephratae*) n'auraient pas contribué aux processus de cuirassement.

SAURIN et ROCH (1958), étudiant dans le sud du Viet-Nam des sols latéritiques formés sur des dépôts alluviaux riches en hydroxydes de fer, ont par contre estimé que la structure vésiculaire observée dans les cuirasses locales suggère une activité termitique.

GRASSÉ et NOIROT (1959) ont fait remarquer que le volume des cuirasses latéritiques dépasse habituellement de beaucoup celui des plus grosses termitières actuelles. Ces cuirasses sont disposées par bancs et elles ne possèdent pas l'architecture des termitières. De plus, nous avons vu qu'à la mort des termitières, celles-ci s'effondrent rapidement et leurs cavités se combent ou disparaissent.

Personnellement, nous pensons que certaines cuirasses jugées d'origine termitique seraient des cuirasses de type vermiculé, secondairement démembrées. Il nous paraît aussi possible que puissent localement se ferruginiser de vieilles termitières quand, par exemple, dans des fonds de vallée, les apports d'hydroxydes sont assez abondants et la dessiccation des hydroxydes assez rapide pour fossiliser les termitières avant leur effondrement. C'est à cette conclusion qu'était déjà arrivé TEISSIER en 1959 pour les termitières fossiles de la latérite du Cap Manuel à Dakar et à laquelle souscrivent maintenant de nombreux auteurs, dont YAKUSHEV (1968).

Toutefois, il est à noter que BOYER (1975b) a observé, dans les sols ferrallitiques des savanes oubanguiennes de la République Centrafricaine, le cas de termites remontant de l'argile bariolée qui ensuite se pectise et durcit dans les termitières en les indurant fortement.

ACTION DES TERMITES SUR LA PHYSIQUE DES SOLS

Il existe un travail constant des sols intertropicaux, effectué non seulement par les termites des termitières épigées dont la zone d'activité est plus ou moins grande, mais aussi par les termites souterrains qui n'édifient pas en surface. Un accroissement de la macroporosité en résulte généralement, mais la microporosité s'en trouve parfois réduite (SPEARS, UECKERT et WHIGHAM, 1975).

Les galeries des termites souterrains, comme celles des vers, facilitent la pénétration de l'eau et de l'air dans les sols, contribuent à freiner l'érosion et favorisent les processus oxydants. Par contre, les grosses termitières épigées des Macrotermitinae sont pratiquement imperméables et une forte érosion se manifeste souvent entre elles. Certains *Odontotermes* construisent aussi à fleur de terre de vastes placages beaucoup moins perméables que la surface lisse du sol (GRASSÉ et NOIROT, 1959). A l'opposé, les nids à excroissances en cratère (exoécie) de certains *Protermes* et autres *Odontotermes* favorisent l'évacuation en profondeur des eaux de pluie.

BOYER (1969, 1973, 1975a et 1975b) étudiant l'hydrologie des grosses termitières de *Bellicositermes bellicosus rex*, a constaté qu'en saison des pluies leur cuvette sous-termitique est remplie à la fois par les eaux d'infiltration, les eaux qui s'écoulent obliquement au-dessus des horizons les moins perméables (tel l'horizon d'accumulation des hydroxydes), et aussi les eaux des nappes qui, en charge sous les horizons imperméables, peuvent éventuellement remonter dans la cuvette sous-termitique de la zone d'affouillement. Vers la fin de la saison des pluies, les galeries de ces termitières se colmatent, le fond de la cuvette sous-termitique devient imperméable et emprisonne l'eau en créant dans la termitière une petite nappe d'engorgement hydrique, perchée et temporaire. Pendant la saison sèche, cette réserve d'eau s'évapore lentement au niveau d'une frange capillaire qui est très développée étant donnée la microporosité des matériaux ; les éléments tenus en dissolution précipitent alors sur place en enrichissant la termitière et le sol avoisinant.

BOYER a observé des mouvements hydriques identiques mais plus réduits sous la termitière de *Bellicositermes natalensis*. Rappelons aussi les observations déjà citées de LEPRUN (1976) faites en climat sahélo-soudanien sur des poches argileuses servant de réservoir d'eau dans certaines termitières (cf. Les termites et l'eau).

WATSON (1969) en Rhodésie, étudiant avec un traceur radioactif (Cr^{51}) le mouvement de l'eau dans deux termitières (*Odontotermes badius* et *Macrotermes bellicosus*), a constaté que ces termitières étaient soumises à un lessivage plus faible que le sol environnant. Cet auteur a calculé que, si le calcium et le magnésium des carbonates libres présents dans ces termitières provenaient uniquement de la nappe d'eau, le processus d'accumulation aurait demandé 5 000 ans, compte tenu de la teneur de l'eau en ces éléments ; or, les termitières en Afrique centrale ont moins de 700 ans. Il y a donc remise en solution d'éléments apportés par les remontées de sol et les matières organiques des meules et des excréments.

Grâce aux apports naturels d'eau et aux remontées effectuées par les termites, l'intérieur des termitières s'avère beaucoup plus humide que les sols environnants. Quand un arbre arrive à s'implanter sur une termitière vivante (et il faut pour cela que les termites le tolèrent), cet arbre est tout de suite plus beau que les arbres voisins, non seulement parce qu'il dispose de plus d'eau, mais aussi parce qu'il a généralement à sa disposition davantage d'aliments minéraux. Malheureusement, le cas le plus fréquent est celui où les termites s'attaquent aux arbres des reboisements en les faisant mourir, et une même variété d'eucalyptus, que nous avons vu dans le centre du Cameroun tirer bénéfice des termitières, nous l'avons vu dans l'ouest du Cameroun être irrévocablement attaquée par un autre termite, faute d'un tapis graminéen capable de répondre à ses besoins alimentaires.

Pour ce qui est de la stabilité structurale des matériaux de termitières, il semble bien exister une corrélation entre la proportion de matières organiques incluses dans ces matériaux et leur résistance à la dispersion.

GILLMAN, JEFFERIES et RICHARDS (1972) ont notamment mis en évidence dans une termitière de *Coptotermes acinaciformis* une glycoprotéine jouant un rôle adhésif et probablement issue d'une excrétion de l'insecte. Dans de nombreuses régions, les termitières broyées sont d'ailleurs utilisées comme matériau de pisé. BOYER (1975b) juge cependant que le mucus et les protéines peptisantes ne peuvent avoir qu'une action temporaire, par suite de leur rapide décomposition.

Effectivement, à leur mort, les grosses termitières épigées s'affaissent progressivement et toute trace de leur architecture interne disparaît, à moins que, selon l'hypothèse précédemment envisagée, elles n'aient été indurées par les hydroxydes de fer (cas des cuirasses termitiques).

BRUNEAU DE MIRE (1975) a émis l'hypothèse que, dans le nord du Cameroun, la formation des sols stériles, dits «hardé» (sols voisins des solonetz solodisés) résulterait, au moins dans certains cas, d'une cimentation due aux termites et aggravée par l'action anthropique. On peut se demander si ce n'est pas plutôt les termitières qui, par elles-mêmes, feraient «effet de mèche» pour les alcalins et les

carbonates de calcium et de magnésium, ce qui expliquerait aussi bien la position des termitières au centre des «hardé» ; sols qui forment au milieu de la brousse épineuse non seulement des taches stériles mais aussi des bandes longitudinales plus ou moins liées aux microreliefs.

ACTION DES TERMITES SUR LA CHIMIE DES SOLS

1 – TERMITIÈRES ÉPIGÉES

L'action des termites sur les caractéristiques chimiques des sols correspond essentiellement à l'enrichissement chimique des termitières, puis secondairement des horizons de surface, après l'érosion et l'étalement en nappe des nids.

Cet enrichissement chimique des termitières est non seulement la conséquence des remontées de matériaux fins, mais aussi la conséquence des divers apports hydriques et de l'incorporation des excréments. Le broyage et la trituration par les ouvriers de matériaux prélevés en profondeur et plus ou moins altérés, peut aussi contribuer à la libération de certains éléments et parfois, à partir des micas, à la synthèse d'illites.

Action sur les matières organiques

Nous avons précédemment constaté l'action très active des termites dans la destruction des débris végétaux et noté leur très fort coefficient d'assimilabilité, encore que ce dernier est peut-être surestimé, car les excréments de ces insectes subissent, dans le contexte pédoclimatique et microbien favorable où ils se trouvent, une rapide minéralisation.

De nombreux termites, avons-nous vu, détruisent aussi les substances humiques des sols, soit directement (termites humivores), soit indirectement en favorisant une activité microbienne déshumifiante.

Les termites poussent très loin la dégradation des matières organiques, mais les teneurs en carbone et en azote dans le matériel des termitières peuvent cependant être plus élevées que dans les sols voisins, surtout quand il s'agit de termites incorporant des excréta et des matériaux végétaux plus ou moins évolués à leurs constructions. BOYER (1971) a même constaté que la matière organique, en passant par le tube digestif des termites humivores, acquérait une certaine stabilité vis-à-vis des agents de dégradation de l'humus, ce qui contribuerait encore à rendre les abords des nids des termites humivores plus humiques que les sols voisins.

GRIFFITH (1938) a trouvé, en Ouganda, dans les termitières de *Macrotermes* moins de matières organiques que dans les sols.

JOACHIM et KANDIAH (1940), à Ceylan, ont fait la même constatation avec des termitières d'*Odontotermes redemanni* Wassm.

BOYER (1956a), étudiant en République Centrafricaine des termitières de *Bellicositermes* et de *Thoracotermes* (termite humivore), a trouvé moins de matières organiques dans ces termitières que dans les sols voisins. Toutefois, les teneurs en carbone et en azote demeurent plus fortes dans les termitières de *Thoracotermes* (humivores forestiers) que dans celles de *Bellicositermes* ; ceci paraissant dû au fait que les *Thoracotermes* incorporent des matières stercorales à leurs boulettes de construction.

Le rapport C/N dans toutes ces termitières est bas. BOYER a trouvé dans les termitières de *Bellicositermes* (*B. natalensis* en Côte d'Ivoire et *B. rex* en République Centrafricaine) un rapport C/N de 10 à 12 dans la périécie avec un pH peu différent de 7, un rapport C/N de 6,1 dans l'endoécie avec un pH de 6,5 et un rapport C/N de 2,7 dans la loge royale avec un pH légèrement supérieur à 7. Dans les termitières de *Thoracotermes brevinotus* (République Centrafricaine), ce même auteur a trouvé un rapport C/N de 5,8 dans la périphérie de la termitière et de 4,2 en son centre ; le pH y était peu différent de 7.

HESSE (1955) dans l'Est de l'Afrique n'a, par contre, pas trouvé de différence entre les teneurs en matières organiques des termitières de *Macrotermes goliath*, *M. bellicosus* et *M. natalensis* et les teneurs en matières organiques des sols voisins, mais NYE (1955) a parfois trouvé une teneur en carbone plus grande dans les termitières à *Macrotermes nigeriensis* que dans les sols environnants, ce qui est peut-être dû aux sécrétions utilisées par ce termite pour coller entre elles les boulettes de terre.

STOOPS (1964) note aussi une augmentation considérable de la matière organique dans les termitières de *Cubitermes sankurensis* et *C. species*, or les *Cubitermes* édifient principalement leurs termitières avec leurs excréments et très peu de salive (étude de NOIROT et NOIROT-TIMOTHÉE, 1962, sur *Cubitermes fungifaber*).

MALDAGUE (1970), au Zaïre, a observé que les sols des grandes constructions de Macrotermitinae (*Bellicositermes* et *Macrotermes*), tout en offrant une texture plus fine, avaient des taux de carbone et d'azote nettement inférieurs à ceux des sols voisins et présentaient un rapport C/N peu modifié. Par contre, ce même auteur a constaté un enrichissement en carbone et en azote dans les termitières d'*Amitermes evuncifer* (termitières mi-hypogées—mi-épigées construites en carton stercoral) ainsi que dans les termitières de *Nasutitermes ueleensis* et de *Cubitermes fungifaber* (termitières maçonnées à partir de matériaux fins malaxés avec des sucs salivaires).

LEE et WOOD (1968 et 1971a) ont étudié les diverses termitières d'Australie (Australie tropicale du Nord, Queensland, Nouvelles Galles du Sud et Australie du Sud) et, d'une manière générale, le carbone et l'azote leur sont apparus plus abondants dans les matériaux des termitières épigées que dans les sols voisins. Le rapport C/N y est aussi plus élevé. *Nasutitermes exitiosus* (Hill) est un termite qui, dans le sud de l'Australie, se nourrit de bois mort et incorpore ses excréments dans les termitières et les murs des galeries souterraines. Les termitières de cet insecte renferment plus de 50 kilos de matières organiques et possèdent un rapport C/N très élevé, d'environ 30 à 40. Les termitières de *Nasutitermes triodiae*, espèce largement distribuée en Australie, renferment en moyenne vingt fois plus de carbone et d'azote que les sols voisins ; le rapport C/N y est aussi très élevé et compris entre 10 et 30. D'une manière générale, d'après LEE et WOOD (1971a), les termites australiens se nourrissant d'herbes ont des termitières à rapport C/N de 0,8 à 2,0 fois plus élevé que celui des sols voisins, et les termites se nourrissant de bois, des termitières à rapport C/N de 1,2 à 2,7 fois plus élevé.

Cette nature plus organique des termitières australiennes épigées serait due à l'incorporation d'excreta très organiques au mortier des termitières. Le fait que ces termites australiens ne soient pas des termites champignonnistes nous suggère aussi que les excreta de ces insectes doivent renfermer des matériaux ligneux, en plus grande quantité et à un stade moins dégradé que ceux susceptibles d'exister dans les excreta des termites champignonnistes d'Afrique.

Il n'en demeure pas moins que les termites australiens, comme les autres, détournent à leur profit une très grande partie de l'énergie des litières et des apports végétaux, ce qui, tout au moins en savane, ne nuit pas forcément à l'humification des sols, étant donné que de toute manière la végétation herbacée y est généralement détruite chaque année par les feux de brousse.

Pour les nids en carton stercoral, LEE et WOOD (1971a) ont montré que ces nids renfermaient jusqu'à 16,5 % de composés polyphénoliques et une forte proportion de composés de nature humique ou préhumique. La lignine en demeure un constituant premier. Ces nids en carton sont très résistants à la décomposition microbienne et résistent généralement en laboratoire à l'attaque de l'eau oxygénée.

Il est enfin à noter qu'une partie de l'azote organique présent dans les termitières est régulièrement exportée par les termites ailés dont la grande majorité tombent aux environs et meurent ; mais, nous n'avons pas encore d'estimation précise sur l'importance de cet apport d'azote aux sols qui doit toutefois demeurer très limité. LEPAGE (1972) a en effet trouvé dans une savane sahélienne du Ferlo septentrional (Sénégal) 10 000 à 20 000 *Bellicositermes bellicosus* sexués à l'hectare et 15 000 *Trinervitermes*, soit respectivement un poids frais de termites de 2 800 g et 500 g à l'hectare (c'est-à-dire seulement 0,28 g et 0,05 g au mètre carré).

En nourrissant plusieurs espèces de termites avec du papier filtre et en utilisant la technique de réduction de l'acétylène, BREZNAK, BRILL, MERTINS et COPPEL (1973) ont par ailleurs mis en évidence une fixation d'azote par les bactéries présentes dans le tube digestif de ces insectes. Cette fixation d'azote est d'autant plus importante que la nutrition du termite est pauvre en azote. Toutes les castes de termites pourraient fixer de l'azote, mais les soldats posséderaient la plus faible activité fixatrice ; le fait est qu'ils se nourrissent essentiellement des aliments stomodéaux et proctodéaux de leurs compagnons. Les autres insectes étudiés par ces auteurs ne se sont pas avérés susceptibles de fixer de l'azote.

Action sur les bases totales et échangeables

Nombreux sont les travaux qui ont montré un enrichissement des grosses termitières épigées en bases totales, en bases échangeables et, dans certains cas, en calcaire et en sels solubles.

Il a été vu que cet enrichissement des grosses termitières épigées provient des remontées de matériaux de la zone d'altération de la roche-mère, des apports hydriques, de l'utilisation des excréta et de la solubilisation et la concentration secondaire de certains de leurs éléments.

BOYER (1956b) a ainsi trouvé en République Centrafricaine que dans les termitières de *Bellicositermes rex* les bases totales (Ca, Mg, K et Na) augmentent en passant du sol en place à la périécie (zone d'environnement de la termitière), puis à la muraille et à l'habitable. Les teneurs en sodium sont notamment très élevées dans l'habitable et paraissent liées aux apports de salive des termites. Les enveloppes successives de la muraille et la répartition souvent anarchique des éléments chimiques dans celle-ci sont dues au choix des matériaux et non à une stratification pédologique, d'autant plus que ces murailles subsistent en permanence des remaniements. Les teneurs en bases des meules sont voisines de celles des matériaux végétaux qui les composent.

WATSON (1970) a observé que, dans les sables du Kalahari en Rhodésie, les termites remontent du zinc et, à un degré moindre, de l'argent, de l'or, du molybdène et du plomb d'un horizon d'accumulation minérale sis à 3 mètres de profondeur. En un endroit, les termites auraient même remonté de l'or de 23 mètres de profondeur ; les galeries des termites descendent en ce lieu jusqu'à la nappe aquifère sise à 27 mètres (WATSON, 1972).

STOOPS (1964), sur les plateaux Batéké au Zaïre, a noté une augmentation importante du calcium, du potassium et du fer libre dans les termitières de *Cubitermes sankurensis* et *C. species*. D'après cet auteur, les *Cubitermes* cités sembleraient avoir une action beaucoup plus marquée sur les matériaux de construction que les *Macrotermes natalensis* dont les termitières situées au voisinage sont de nature plus grossière.

En ce qui concerne les bases échangeables, il existe dans les matériaux des termitières épigées un accroissement de la capacité de fixation des cations (T) qui est lié à une plus grande teneur en éléments argileux, mais, comme l'accroissement de la somme des cations échangeables (S) y est habituellement supérieur à celui de la capacité de fixation, le rapport S/T s'y trouve normalement plus élevé que dans le sol.

Cette plus grande richesse des termitières épigées en bases échangeables a été constatée entre autres auteurs par SYS (1957) et STOOPS (1964) au Zaïre, par GOODLAND (1965) en Guyane britannique, par THORP (1967) en Thaïlande, par BOYER (1969) en République Centrafricaine, et par LEE et WOOD (1971b) en Australie.

SYS (1957) a ainsi trouvé dans de grosses termitières de *Macrotermitinae* de 8 m de haut et 450 m³ de volume un rapport S/T de 1, alors qu'il n'était que de 0,5 à 0,6 dans le sol voisin. Le calcium, le magnésium et le potassium échangeables étaient dix fois plus élevés dans les termitières.

THORP (1967) rapporte qu'en Thaïlande, sur des sols lessivés et appauvris ne supportant plus que la forêt, les termitières, avec un pH plus fort et une richesse plus grande en calcium, sont, après nivellement et légère fertilisation, utilisées pour les cultures vivrières.

LEE et WOOD (1971b) ont calculé que, dans la savane tropicale australienne près de Darwin, les grosses termitières à *Nasutitermes triodiae* ne représentent que 2 % du poids total de l'ensemble termitières plus horizon Al (0-8 cm), mais renferment jusqu'à 9,6 % du carbone total, 5,3 % de l'azote total, 5 % du phosphore total, 11,6 % du calcium total, 6,4 % du potassium total, 9,1 % du calcium échangeable, 13,1 % du potassium échangeable, 2,7 % du sodium échangeable et pas moins de 22 % du magnésium échangeable.

WATSON (1975) a montré l'importance de la pluviométrie locale dans les teneurs en calcium extractible des termitières de *Macrotermes spp.* sises sur roches basiques en Rhodésie. Les concentrations en cet élément au sein des termitières sont d'autant plus faibles que la pluviométrie est plus forte. WATSON suggère un lessivage plus prononcé du calcium, mais peut-être que des apports hydriques moins calciques et une évaporation plus faible sont aussi en cause. WATSON (1977) a aussi constaté en Rhodésie une concentration du calcium extractible, potassium extractible, phosphore assimilable et azote total au sein des termitières de *Macrotermes falciger*.

Cette concentration dans le paysage des éléments chimiques au sein des termitières semble bien être une règle générale.

Action sur le calcaire et les sels solubles

En ce qui concerne le calcaire, il a plusieurs fois été trouvé des horizons de nodules de carbonate de calcium dans la profondeur des grosses termitières épigées, et cela même dans le contexte de sols ferrallitiques acides et remarquablement peu calciques (GRIFFITH, 1938 ; PENDLETON, 1941 ; MILNE, 1947 ; HESSE, 1955 ; NYE, 1955 ; SYS, 1957 ; BOYER, 1959...).

NYE (1955) a constaté l'existence de concrétions calcaires à la base des termitières dans la partie sud du Ghana, sous une pluviométrie d'environ 75 cm ; mais il n'en a pas trouvé dans les termitières à *Macrotermes nigeriensis* de la région beaucoup plus humide d'Ibadan au Nigéria. SYS (1957) a signalé dans la région de Lubumbashi (Zaïre) la présence de concrétions calcaires dans des grosses termitières. BOYER (1959) a trouvé des concrétions calcaires dans les termitières à *Bellicositermes rex* du sud du Cameroun, en plein sol ferrallitique dépourvu de tout calcaire.

Comme l'a montré BOYER (1959, 1973, 1975a, 1975b), il apparaît que les nodules calcaires éventuellement présents dans la profondeur des grosses termitières doivent résulter de l'évaporation en saison sèche de l'engorgement saisonnier des horizons de la cuvette sous-termitique, compte tenu des dissolutions qui ont pu s'y produire ; c'est-à-dire que le calcium des nodules peut provenir des divers apports d'eau, mais aussi de dissolutions à partir des matériaux de remontée, des apports végétaux, et des excréments.

En régions plus sèches, il a aussi souvent été trouvé dans les termitières des accumulations de sels solubles, qui les font parfois même lécher par le bétail.

HESSE (1955), dans les grandes termitières de l'Est-Africain à *Macrotermes goliath*, *M. bellicosus* et *M. natalensis*, a constaté que certaines de ces termitières possèdent des concrétions calcaires ou renferment des accumulations de sels solubles appréciées du bétail. Les accumulations de sels solubles se rencontrent surtout dans les termitières abandonnées, d'où l'hypothèse de HESSE d'une évaporation favorisée des eaux du sol dans des termitières qui se localisent le plus souvent dans des sols de dépression saisonnièrement engorgés ou possédant un horizon profond imperméable.

WATSON (1962) a trouvé sous une grosse termitière épigée dans le sud de la Rhodésie un cône de sol blanchi sur approximativement 6 mètres de profondeur et renfermant environ 2 % de carbonates dans sa partie intérieure et 4 % dans sa partie périphérique. L'intérieur de ce cône renfermait aussi des sels de sodium, lui donnant un pH très élevé, de l'ordre de 9 vers 3 mètres de profondeur. Une évaporation favorisée des solutions du sol, du temps où cette termitière possédait encore son réseau de galeries, apparaît l'explication la plus plausible de ces accumulations ; encore que par eux-mêmes les termites aient tendance à déterminer dans l'habitable des termitières de fortes teneurs en sodium.

Concernant les sels de sodium solubles à l'eau, ROONWAL (1975) a aussi constaté que les termitières du termite moissonneur *Anacanthotermes macrocephalus* (Deoneux) (Hodotermitidae) des déserts indiens en renferment un bien plus fort pourcentage que les sols environnants.

KOSLOVA (1951) a trouvé des accumulations de nitrates (et non plus de carbonates) dans certaines termitières des déserts d'Asie centrale (Turkemenian), termitières édifiées par des termites moissonneurs du genre *Anacanthotermes*. Il est vraisemblable que ces accumulations de nitrates proviennent là aussi d'une évaporation favorisée.

Pour les accumulations de sels solubles observées dans les termitières des régions sèches, il s'agit le plus souvent de l'évaporation favorisée des solutions du sol au sein de celles-ci mais, comme pour le calcium, il doit parfois y avoir aussi reprise d'éléments chimiques à partir des divers apports effectués par les termites, notamment pour le sodium. Rappelons que nous avons déjà évoqué cet « effet de mèche » des termitières à propos du rôle possible de celles-ci dans la formation des « hardé » du Nord-Cameroun. (cf. Action des termites sur la physique des sols).

Action sur le pH

Le pH du sol en place est, soit peu modifié, tel est le cas des termitières à *Macrotermes* étudiées par HESSE, ou le cas des termitières de Guyane britannique étudiées par GOODLAND (1965), soit plus généralement amené à une valeur proche de la neutralité.

Les résultats des études de NYE (1955), BOYER (1956a) et SYS (1957) confirment cette neutralisation du sol par les termites. SYS, par exemple, trouve un pH de 7 à 7,8 dans les grosses termitières épigées de la région de Lubumbashi (Zaire) alors que le pH reste légèrement acide dans les sols non travaillés. L'augmentation du pH est souvent liée à la plus grande richesse chimique des termitières.

Dans les termitières mortes où se sont accumulés des sels de sodium, le pH peut être très nettement basique (WATSON, 1962).

Action sur la latéritisation, la ferrallitisation et la nature des argiles

La plus grande richesse chimique des termitières, leur pH généralement moins acide, et la fréquence des remaniements avec apports de salive qui s'y manifestent, paraissent freiner les processus de ferrallitisation ; le rapport $\text{SiO}_2/\text{Al}_2\text{O}_3$ est souvent plus élevé dans les termitières que dans le sol voisin,

mais de la silice libre peut aussi y être apportée par les eaux, alors que les entraînements s'y trouvent pratiquement supprimés.

Par suite d'un excès de silice, le rapport $\text{SiO}_2/\text{Al}_2\text{O}_3$ des matériaux des termitières de *Bellicositermes bellicosus rex* et *B. natalensis* a toujours été trouvé par BOYER (1969) en République Centrafricaine, plus élevé que dans les sols environnants.

Le milieu des termitières est peu agressif. Les illites issues des micas ne s'y kaolinisent pas et de la montmorillonite existe parfois en petites quantités au sein des grosses termitières épigées, sans que les remontées ou les apports puissent en expliquer la présence. Il s'agit le plus souvent d'un minéral de transition dont l'évolution s'est trouvée stoppée dans le milieu conservateur de la termitière, mais on s'est aperçu qu'il pouvait aussi exister de la montmorillonite dans des termitières situées sur de grandes épaisseurs de colluvions où l'altération des minéraux argileux avait été poussée aussi loin que possible vers le stade kaolinite et gibbsite ; divers auteurs ont par suite pensé à une synthèse possible de la montmorillonite au sein des termitières, étant donnés leur milieu ionique calcique et leur pH voisin de 8 (FRIPIAT, GASTUCHE, VIELVOYE et SYS, 1957). Le magnésium pourrait aussi favoriser la synthèse de la montmorillonite et le calcium retarder la kaolinisation (FRIPIAT, GASTUCHE et COUVREUR, 1954). Le pH a une importance dans la synthèse des différents minéraux argileux en réglant la vitesse de mise en solution et de précipitation des divers constituants de la phyllite ; la nature des électrolytes présents commanderait dans une large mesure la vitesse du phénomène et la nature du minéral obtenu (HENIN, 1954).

SYS (1957) a constaté que les grosses termitières étudiées par lui dans la région de Lubumbashi (Zaire) renferment de la montmorillonite, alors qu'on ne trouve que de la kaolinite dans les sols ferrallitiques environnants.

BOYER (1975a, 1975b) a aussi trouvé dans les termitières de *Bellicositermes bellicosus rex* des néoformations d'illite, d'hallowysite et de métahallowysite, de gibbsite et de boehmite.

LEPRUN et ROY-NOËL (1976), étudiant la répartition des termites dans la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal occidental), ont constaté que *M. bellicosus* y construit sur les sols ferrugineux et ferrallitiques à kaolinite, alors que *M. subhyalinus* y édifie sur les sols à montmorillonite et attapulgites, et également mais plus rarement sur les sols à kaolinite. Dans ce dernier cas, la perte des ions potassium interfoliaires des feuillets de mica remontés par les termites donne des vermiculites et permet d'inclure une petite quantité d'argile gonflante dans les termitières.

Par contre, LEE et WOOD (1971a, 1971b) en Australie n'ont pas observé de différence entre les minéraux argileux des diverses termitières et ceux des sols voisins.

Enfin, preuve macabre du pouvoir conservateur des termitières, WATSON (1967) a découvert en Rhodésie dans un ancien cimetière des termitières fossiles où des squelettes humains vieux de 700 ans se sont conservés, alors qu'ils ont disparu dans les sols voisins. En fait, on sait que nombre de populations africaines enterrent de préférence leurs morts dans les termitières, précisément parce qu'ils s'y conservent mieux.

II – TERMITIÈRES SOUTERRAINES

L'action des termitières souterraines ou faiblement épigées sur la chimie des sols apparaît moins importante, étant donné l'origine généralement superficielle des matériaux travaillés par les termites.

Ainsi, pour *Odontotermes badius* au Kenya, ROBINSON (1958) est arrivé à la conclusion que les galeries couvertes et les petits monticules de ce termite sont édifiés avec des matériaux d'origine

pédologique superficielle. Le carbone, la somme des bases échangeables (S), la capacité de fixation des bases (T), le calcium échangeable et le magnésium échangeable ne présentent pas de différences significatives avec les horizons supérieurs du sol environnant. Quelques modifications, résultant du travail des matériaux, plus que des apports étrangers, ont cependant été relevées dans ces termitières : le pH y est notamment plus élevé et, dans la somme des cations échangeables qui demeure constante (S), les pourcentages de calcium et de magnésium échangeables se trouvent souvent accrus.

ACTION DES TERMITES SUR LA BIOLOGIE DES SOLS

MEIKLEJOHN (1965) a trouvé en Rhodésie que les termitières à *Macrotermes spp.* sont microbiologiquement plus actives que les sols environnants. Ces termitières renferment plus de cellulolytiques, d'ammonifiants et de dénitrifiants (*Pseudomonas* et *Denitrobacillus spp.*). Elles renferment par contre très peu de fixateurs d'azote du genre *Beijerinckia* (aérobie) ou du genre *Clostridium* (anaérobie).

BOYER (1971) a montré au contraire que les termitières de *Bellicositermes* sont riches en fixateurs d'azote du genre *Beijerinckia*, bien que la flore intestinale des *Bellicositermes natalensis* ait été trouvée plus pauvre en bactéries fixatrices d'azote, aérobies et anaérobies, que la microflore du sol (BOYER, 1956c). Les espèces de cellulolytiques aérobies y sont aussi moins nombreuses et leur répartition très différente.

De nombreuses études sont encore nécessaires en ce domaine, mais l'on peut actuellement penser que les matériaux des termitières, quand ils sont en conditions favorables de température et d'humidité, présentent une activité biologique globale supérieure à celle des sols voisins ; la fixation d'azote y est notamment meilleure, tout au moins quand les oligo-éléments nécessaires y sont présents. La neutralité des pH apparaît aussi favorable aux flores fixatrices d'azote et aux cellulolytiques.

Nous n'avons pas encore connaissance d'assez de travaux concernant l'action des termites sur la faune édaphique pour pouvoir en esquisser une synthèse valable. Les différentes modalités de la guerre chimique que les termites livrent aux autres Arthropodes ont été brièvement analysées par QUENNEDEY (1975).

Concernant la flore, HAUSER (1977) a constaté près de Ouagadougou (Haute-Volta) qu'il existe des plantes typiques des termitières, des plantes qui croissent toujours en dehors de celles-ci et des plantes qui se retrouvent plus ou moins dans les deux biotopes. La densité de la végétation demeure toutefois plus élevée sur les termitières ou leurs abords, et presque la moitié des plantes couvre dans cette région le cinquième de la surface totale.

ACTION DES TERMITES SUR LA FERTILITE DES SOLS

Il importe peu pour les plantations que les termitières souterraines viennent à être mélangées à l'horizon supérieur des sols au cours des travaux culturaux, étant donné l'origine superficielle des matériaux qui constituent ces termitières. Ceci, pour autant que les termites à nids hypogés ne soient pas prédateurs des cultures. Si tel est le cas, reste avant de lutter contre eux à voir si leur action prédatrice ne vient pas d'un manque de débris végétaux plus couramment attaqués, auquel cas les cultures en bandes alternées seraient à préconiser.

Pour les grosses termitières épigées : des bases totales et échangeables plus abondantes, une granulométrie plus fine, un pH plus proche de la neutralité et un milieu biologique plus favorable laissent prévoir moins de carences et une nutrition minérale des plantes plus satisfaisante. Mais, en contrepartie, il est aussi à considérer la faible porosité des murs de la termitière et, surtout en Afrique, une possible pauvreté en matières organiques.

Araser les grosses termitières épigées revient à étendre un horizon profond et éventuellement enrichi sur un horizon de surface, ce qui, dans le contexte écologique de nombreux sols tropicaux et équatoriaux particulièrement pauvres, n'est pas obligatoirement à déconseiller. Les graminées et de nombreuses cultures poussent mieux sur les matériaux des termitières que sur les sols voisins :

HESSE (1955) a constaté en Tanzanie que le sisal pousse mieux sur les termitières.

SYS (1957), comparant des terres rouges où les termitières avaient été arasées à des terres rouges où elles avaient été simplement arrondies, a jugé les premières plus fertiles, en particulier pour le maïs fourrager.

BODOT (1967) a aussi observé en Côte d'Ivoire que les touffes de graminées, et surtout celles d'*Hyparrhenia*, sont plus fournies (de 7 à 9 tiges contre 1 à 2), plus hautes (1,50 m contre 60 à 80 cm) et plus vertes aux abords des nids que dans la savane environnante.

POMEROY (1976b) estime, par contre, qu'en Ouganda les termitières de *M. bellicosus* et *M. subhyalinus*, même abondantes, n'affectent que peu les propriétés physiques et chimiques des sols et ne peuvent par suite que très peu en modifier la fertilité. Des expériences de terrain restent toutefois à faire.

WATSON (1977) conseille de mélanger, en Rhodésie, les termitières de *Macrotermes falciger* au sol en vue d'obtenir des récoltes plus abondantes.

Par ailleurs, il s'est souvent constitué sous forêt à la surface des vieilles termitières un horizon humifère d'importance et de fertilité pratiquement équivalentes à celles du sol environnant. Si, après déforestation, on décide l'arasement des termitières, il est souvent conseillé de décaper d'abord celles-ci pour, après arasement, ramener la terre humifère sur la surface nivelée, mais un apport d'engrais organiques est parfois aussi efficace et s'avère plus économique (MEYER, 1960).

En fait, pour chaque problème de mise en valeur de sols à termitières, il est nécessaire de connaître les termites présents et les modalités de leur action dans le temps, compte tenu des sols, de la végétation et des cultures envisagées.

VESTIGES D'UNE ANCIENNE PRÉSENCE DES TERMITES DANS LES SOLS

Il ne s'agit plus ici de cuirasses termitiques, mais de formations géologiques auxquelles les termites auraient contribué dans les temps passés.

Il existe ainsi au Brésil des formations superficielles de sables limoneux jaunes, beaucoup plus répandues que les termites actuels qui en semblent responsables (TRICART, 1957). TALTASSE (1957) a aussi décrit au Brésil une formation naturelle à 3 horizons distincts qui semblerait d'origine termitique, bien que les termites aient depuis longtemps disparu de cette région.

CONRAD (1959), de son côté, a signalé des constructions probablement faites par des *Psammo-termes* dans des paléosols du nord-ouest du Sahara (région de Béni-Abbès) ; constructions indiquant un rôle actif des termites dans la modification physique et chimique des sols au quaternaire. La couleur ocre

des concrétions ferrugineuses des horizons B de ces paléosols évoque des phases humides répétées et d'amplitude assez marquée pour que le sol en ait conservé des traces.

Certaines formations termitiques fossiles devraient aider aux reconstitutions paléoclimatiques.

TECHNIQUES D'ÉTUDE DES TERMITES

Pour recenser les populations de termites, LEE et WOOD (1971b) rappellent que STRICKLAND (1945) a prélevé des échantillons de sol de 58 cm² sur 7,5 cm de profondeur, SALT (1952) des échantillons de 81 cm² sur 15 cm de profondeur et HARRIS (1963) des échantillons de 75 cm² sur 15 cm de profondeur. LEE et WOOD eux-mêmes conseillent, si les termites sont abondants, des échantillons de 100 cm² sur 10 à 15 cm de profondeur et, si les termites sont peu abondants, des échantillons de 625 cm² (= 25 x 25), toujours sur 10 à 15 cm de profondeur.

L'extraction proprement dite des termites à partir des échantillons prélevés peut s'effectuer par flottation ou sur des entonnoirs d'extraction identiques à ceux utilisés pour les Microarthropodes (cf. chapitre 10).

Pour les comptages des nids, LEE et WOOD (1971b) conseillent de les réaliser dans 10 quadrats de 400 m² ou 25 quadrats de 100 m².

La connaissance précise du peuplement des grosses termitières épigées demeure toujours difficile à acquérir. Peut-être peut-on s'inspirer pour cela des techniques données par LEVIEUX (1969) pour les fourmis (cf. chapitre 12). Le mieux serait d'endormir ou de tuer tous les termites d'un nid avant de les compter, ce qui n'est pas simple.

Enfin, concernant l'étude de l'activité des termites au cours des saisons, il est à la fois intéressant et amusant de signaler l'expérience réalisée dans l'Arizona (U.S.A.) par HAVERTY (1976) et ses collègues à l'aide de 1 200 rouleaux de papier hygiénique régulièrement répartis sur le terrain selon un quadrillage à maille d'un mètre. L'activité des *Heterotermes aureus* (Snyder) présents a suivi les variations de température : leur activité fut minime de décembre à février, modérée au printemps et en automne, et forte, mais géographiquement dispersée, durant l'été. Les fortes pluies d'automne n'eurent pas d'effet favorable ; seules les petites pluies d'été favorisèrent l'activité des termites.

Chapitre 12

LES AUTRES INSECTES PTÉRYGOTES ET LEURS LARVES

ORDRE DES ISOPTÈRES OU TERMITES (cf. chapitre XI)

ORDRE DES ZORAPTÈRES

ORDRE DES ORTHOPTÈRES

ORDRE DES DERMAPTÈRES

ORDRE DES COLÉOPTÈRES

Famille des Cicindelidae

Famille des Carabidae

Famille des Silphidae

Famille des Staphylinidae

Famille des Pselaphidae

Famille des Scydmaenidae

Famille des Scarabaeidae

Groupe des Cucujoidea

Famille des Elateridae

Famille des Alleculidae

Famille des Tenebrionidae

Famille des Cerambycidae

Famille des Curculionidae

Influence des Insecticides sur les Coléoptères du sol

ORDRE DES PLANIPENNES

ORDRE DES MÉCOPTÈRES

ORDRE DES LÉPIDOPTÈRES

ORDRE DES DIPTÈRES

Densité dans les sols

Relations avec les facteurs abiotiques du milieu

Nutrition des larves de Diptères

Action dans les sols

Influence des insecticides sur les larves de Diptères

ORDRE DES HYMÉNOPTÈRES

Abeilles, Pompiles et Guêpes

Les Fourmis

ORDRE DES PSOCOPTÈRES

ORDRE DES THYSANOPTÈRES

ORDRE DES HOMOPTÈRES

ORDRE DES HÉTÉROPTÈRES

RENSEIGNEMENTS TECHNIQUES

Conservation des larves d'insectes

Pièges

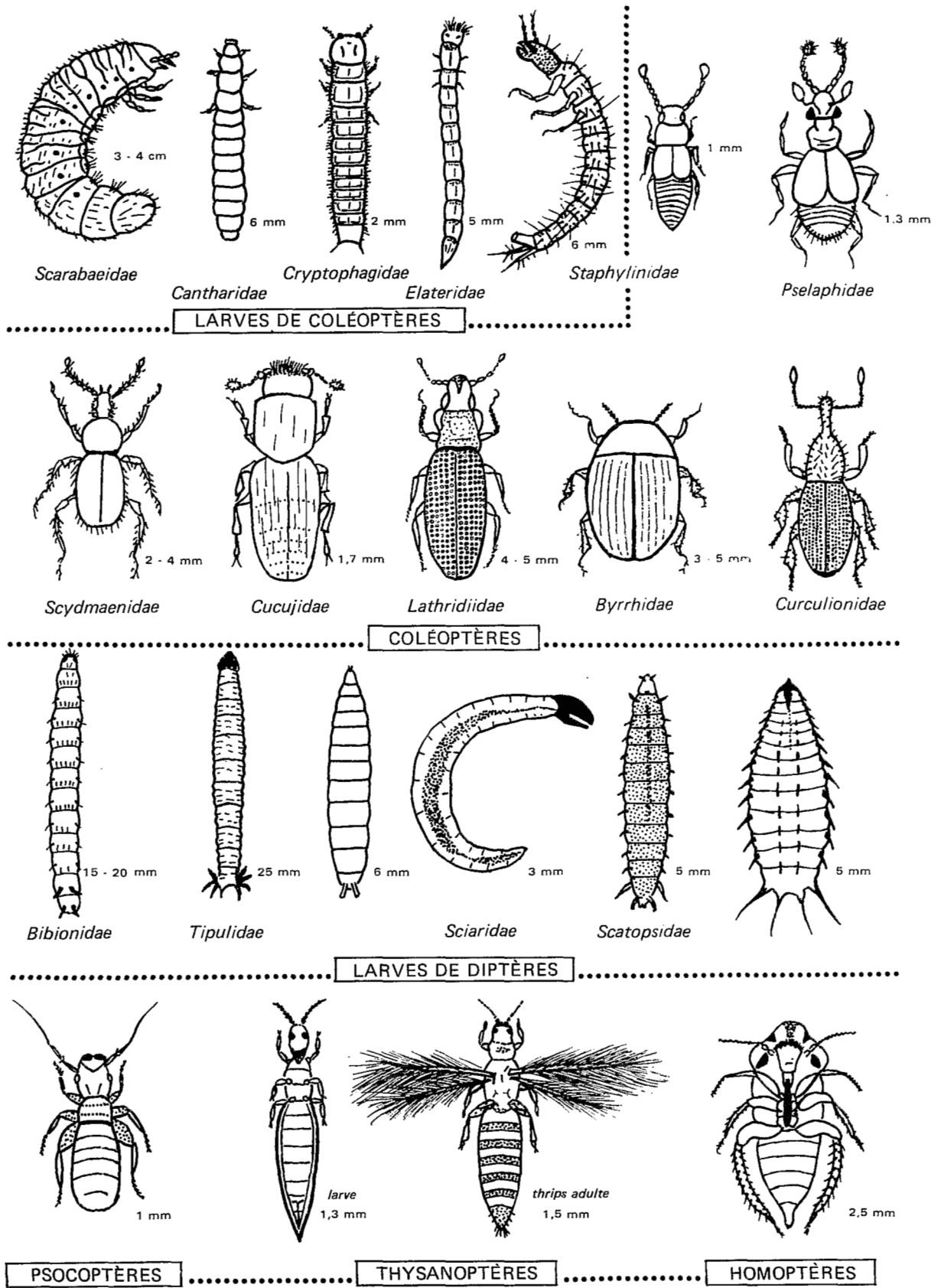


Fig. 50 – Quelques insectes ptérygotes ou leurs larves.

LES AUTRES INSECTES PTÉRYGOTES ET LEURS LARVES

Reprenant la systématique des insectes donnée au chapitre 7, nous considérerons plus particulièrement l'importance que, sous forme adulte ou larvaire, ces animaux prennent dans les différents sols. Nous verrons qu'en dehors des Termites qui ont fait l'objet du précédent chapitre, ce sont les Fourmis et les larves de Coléoptères ou de Diptères qui s'avèrent les insectes dont l'action dans le sol semble la plus importante.

ORDRE DES ISOPTÈRES OU TERMITES

Cf. Chapitre précédent.

ORDRE DES ZORAPTÈRES

Cet ordre renferme de petits insectes carnassiers qui vivent dans les terres tropicales. Ce sont des insectes rares et nous ne mentionnerons ici que pour mémoire le genre *Zorotypus*.

ORDRE DES ORTHOPTÈRES

Cet ordre renferme les *SAUTERELLES*, les *CRIQUETS* et les *COURTILIÈRES*, tous assez rares sous forêt.

Dans les steppes de Russie, les sauterelles déterminent par leurs excréments un important apport de matière organique au sol pendant la courte période chaude et humide favorable aux processus microbiens de décomposition, et alors que le vent tend à entraîner la litière (STEBAYEV, NAPLEKOVA, GUKASYAN, 1964).

De nombreux criquets ont des habitudes fouisseuses et déterminent dans les horizons supérieurs des sols un mélange des particules. Stockant des débris végétaux dans leurs galeries, ils contribuent aussi à enrichir les sols en matières organiques.

Les courtilières se nourrissent surtout de racines et, à un degré moindre, d'insectes. Ce sont d'excellentes fouisseuses qui sont capables de très bien nager en cas de submersion des sols.

ORDRE DES DERMAPTÈRES

Cet ordre renferme les *FORFICULES* (ou *PERCE-OREILLES*).

La plupart des perce-oreilles se nourrissent de plantes mortes et de mycélium. Ils sont souvent très nombreux dans les jardins des régions tempérées en été et en automne.

ORDRE DES COLÉOPTÈRES

De très nombreux Coléoptères demeurent dans les sols et peuvent souvent servir d'indicateurs au Pédobiologiste. Certains genres à vie strictement endogée possèdent un endémisme extraordinaire (COIFFAIT, 1960). D'après cet auteur, les sols favorables au développement des Coléoptères endogés seraient des sols ayant une teneur élevée en éléments fins (argiles et limons) susceptibles d'y maintenir une humidité favorable. Chaque type de forêt possède ses associations caractéristiques de Coléoptères (STRIGANOVA, 1962).

L'action des Coléoptères dans le sol se traduit principalement par l'influence qu'ils ont sur son équilibre biologique. Toujours d'après COIFFAIT (1960), 80 % des Coléoptères du sol sont en effet des prédateurs, aussi bien à l'état larvaire qu'à l'état adulte. Les larves de Coléoptères sont, après les larves de Diptères, les plus nombreuses du sol ; dans nos régions tempérées, elles hibernent plus profondément que les imagos (DESEO, 1958).

Certaines familles de Coléoptères intéressent plus que d'autres le Pédobiologiste.

Famille des Cicindelidae

Les *CICINDELES* sont des insectes carnassiers très agiles qui courent rapidement et s'envolent à la moindre alerte. Leurs larves demeurent dans des galeries verticales où elles se tiennent à l'affût des proies. Comme les adultes, elles sont carnivores et préfèrent les lieux ensoleillés et sablonneux. Les différentes espèces de cicindèles sont hautement spécialisées ; SHELFORD (1911) les a utilisées comme indicatrices dans les différents types de forêts d'Amérique du Nord.

Famille des Carabidae

Les *CARABES* sont en majorité carnassiers et pour la plupart nocturnes. Ils s'attaquent aux araignées, aux vers, aux mollusques, aux autres insectes et à leurs larves et ils se mangent parfois entre

espèces. *Calosoma sycophanta* est bien connu en tant que prédateur des chenilles processionnaires du pin. Les carabes sont généralement considérés comme des auxiliaires de l'agriculture (BASEDOW, 1973), mais CACHAN, NGUYEN-THI-THU-CUC et CLÉMENT (1975), étudiant leur rôle dans les biocénoses cultivées de Lorraine, ont montré que leur action prédatrice sur les phytophages était limitée. Il existe aussi de nombreux carabes omnivores ou même phytophages, et le rôle de ces insectes apparaît comme fort complexe au sein des chaînes alimentaires. Il est toutefois utile de les protéger.

Certains genres renferment des formes fouisseuses, mais les carabes sont relativement peu nombreux dans les sols. NEF (1957) en a trouvé de 15 à 20 au mètre carré sous bois de pins et environ une trentaine sous chênaie, parfois moins sous hêtraie. TISCHLER (1955a) les estime plus nombreux dans les champs argileux que dans les champs sableux.

TIETZE (1968) juge qu'ils sont des indicateurs très pratiques pour caractériser les divers biotopes et plus particulièrement leurs valeurs d'humidité. DAGET et LECORDIER (1971) ont constaté que dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) les carabes supportent sans grand dommage le passage du feu de brousse. Toutefois, les peuplements ne suivent pas la même évolution au cours de l'année, selon que la savane a été incendiée ou non.

Famille des Silphidae

Les *NÉCROPHORES* sont les insectes le plus connus de cette famille. Ce sont des insectes d'assez grande taille se trouvant le plus souvent sous les cadavres des petits animaux (souris, oiseaux), dans les vieux excréments ou sur des champignons pourris. Certains s'attaquent aux petits mollusques. D'autres demeurent dans les sols et se nourrissent de champignons souterrains. TISCHLER (1955a) les estime plus nombreux dans les sols sableux que dans les sols argileux.

***Famille des Staphylinidae* (cf. Figure 50)**

Les *STAPHYLINS* forment une famille très homogène caractérisée par des élytres courts ne recouvrant généralement que les deux premiers segments abdominaux. On en connaît plus de 1 200 espèces en France. Ils vivent dans les milieux les plus divers : fumier, détritux, champignons, sous les écorces, dans des guépiers ou des fourmilières, etc. LIPKOW (1968) en a étudié les divers comportements dans le sol.

Ils sont souvent abondants dans les sols. Sous forêt, BORNEBUSCH (1930) en a dénombré de 50 à 225 au mètre carré selon le peuplement végétal, soit un poids approximatif de 0,1 à 0,45 g. Ils apparaissent plus nombreux dans les sols à mor que dans les sols à mull.

KUHNELT (1950) cite les espèces du genre *Atheta* comme vivant dans des galeries souterraines et se nourrissant d'algues du sol. Plusieurs espèces du genre *Bledius* sont limitées aux sols salins : en saison des pluies, elles enfouissent pour leur nourriture des algues de surface non salines, qu'elles stockent dans leurs galeries et, en saison sèche, elles rejettent les algues restantes alors chargées en sels.

***Famille des Pselaphidae* (cf. Figure 50)**

Les insectes qui constituent cette famille ont des élytres plus recouvrants que chez les Staphylins, mais néanmoins encore très courts. Leurs palpes maxillaires bien développés évoquent une deuxième paire d'antennes. Ce sont des insectes de très petite taille, de 1 à 3 mm. Ils sont nocturnes. Pendant le jour, ils restent cachés sous les pierres ou les détritux et, le soir venu, ils volent ou courent à la recherche de petits Acariens dont ils se nourrissent, principalement des Oribates. Certains vivent avec les fourmis (Coléoptères myrmécophiles).

On récolte des Pselaphidae l'hiver en tamisant des feuilles mortes, des débris végétaux ou du bois vermoulu.

Famille des Scydmaenidae (cf. Figure 50)

Ce sont encore de petits insectes de 1 à 3 mm que l'on trouve dans les sols, mais aussi dans les écorces et les détritux végétaux. Quelques espèces vivent avec les fourmis, il en est de parasites des Arachnides dans les régions tropicales ; d'autres se nourrissent d'Acariens.

FRANZ (1957) a étudié ces insectes dans la région du Tchad.

Famille des Scarabaeidae : SCARABÉES, CÉTOINES, HANNETONS, RUTÉLINES

Les Scarabaeidae ont des antennes caractéristiques avec massue formée de lamelles mobiles autour de leur point d'insertion, d'où le nom de «lamellicornes» donné aux insectes de cette famille. Nombreux sont ceux qui possèdent une flore intestinale les aidant à digérer la cellulose.

De nombreux scarabées, tels les bousiers, sont coprophages et contribuent à la formation du sol par leurs activités de fouissage et l'incorporation de matières organiques dans les horizons supérieurs. Les bousiers sont parfois localement assez nombreux. Leur activité d'enfouissement du fumier aide au contrôle des mouches du bétail (Stomoxynae notamment), si elle se manifeste à la même période que celle de la ponte des mouches (MACQUEEN et BERNE, 1975). Des essais d'application pratique ont déjà été tentés aux Iles Fidji avec des Histeridae, autre famille d'insectes coprophages.

BORNEMISSZA et WILLIAMS (1970) ont observé à Canberra, en Australie, qu'environ 80 % du fumier de vache est enterré par le bousier *Onthophagus australis*, ce qui détermine un apport immédiat, important et localisé d'azote, de phosphore et de soufre pour les plantes. Dans des cultures en serre de millet japonais, les plantes des pots ayant reçu simultanément fumier et Coléoptères renfermaient 2,5 fois plus d'azote, 5 fois plus de phosphore et 2,5 fois plus de soufre que les plantes des pots ayant seulement reçu du fumier. La productivité du millet japonais s'en est trouvée fortement accrue : de 82 % pour le poids sec des tiges et d'environ 11 % pour les racines.

D'autres scarabées se nourrissent de débris végétaux en décomposition ou s'attaquent aux racines des plantes et s'en nourrissent après qu'elles se soient étiolées.

Les larves des Scarabaeidae sont fousseuses et se nourrissent surtout de matériaux végétaux en décomposition, mais elles peuvent aussi s'attaquer aux racines des plantes, surtout si les débris végétaux viennent à manquer ; la nocivité des «vers blancs» est bien connue. D'après POLIVKA (1960), ces larves seraient plus nombreuses dans les sols légèrement acides à pH voisin de 6. D'après GHILAROV (1963), elles auraient un rôle important dans la pédogenèse des sols de steppes russes.

Groupe des Cucujoidea (cf. Figure 50)

Cet important groupe de Coléoptères réunit plusieurs familles qui ont des représentants dans les horizons supérieurs des sols où ils se nourrissent de débris végétaux et de champignons. KUHNELT (1961) cite les familles des *Cryptophagidae* et des *Lathridiidae* comme plus particulièrement intéressantes. Plusieurs représentants de ces familles vivent dans les nids souterrains des petits animaux. Les *Byrrhidae* appartiennent aussi à ce groupe ; ils possèdent des larves d'aspect massif qui ressemblent à celle des Scarabaeidae et qui sont parfois très nombreuses dans les sols de prairie.

Famille des Elateridae

Les *TAUPINS* sont parmi les insectes les mieux connus de cette famille. Les adultes placés sur le dos sautent en produisant un bruit sec, d'où le nom de «click-beetles» que leur ont donné les Anglais.

Les larves d'Elateridae (cf. Figure 50) sont cylindriques, fortement chitinisées et dites pour leur forme «larves fil de fer». Ces larves ont un régime alimentaire carnassier, phytophage ou mixte, et peuvent devenir très nuisibles aux cultures, si leur nourriture normale vient à manquer. Elles sont parfois très abondantes dans les sols. BORNEBUSCH (cité par NEF, 1957) en a trouvé jusqu'à 250 au mètre carré dans un bois de pins, soit approximativement 3,7 g au mètre carré. Dans les sols de bonne qualité, ces larves semblent moins nombreuses et sont seulement de quelques dizaines au mètre carré.

Dans les régions tempérées, elles demeurent dans les premiers centimètres du sol au printemps et en automne, mais plus en profondeur en été et en hiver (LAFRANCE, 1968). Dans les sols russes au climat plus continental, elles demeurent dans les 10 à 15 cm supérieurs des sols au printemps et en automne, et s'enfouissent jusqu'à 40 cm de profondeur en été ou en hiver (NADVORNIJ, 1971). Les jeunes larves d'Elateridae offrent une meilleure résistance à la sécheresse que les larves âgées et descendent moins profondément dans le sol en été.

L'humidité, la température et la densité du sol (et donc la rotation des cultures), ainsi que l'état physiologique des larves, commandent leurs migrations verticales. DOANE, LEE, KLINGLER et WESTCOTT (1975) ont trouvé que diverses larves d'Elateridae, dont *Ctenocera destructor*, étaient particulièrement attirées par les faibles quantités de CO₂ émises au cours de la germination des graines de blé ou d'avoine.

Les larves du genre *Cardiophorus* qui préfèrent les sols légers sont très longues et minces, cette forme leur permettant de s'infiltrer facilement dans le sol. Il est d'autres larves, plus courtes et plus massives, qui creusent le sol à l'aide d'un front en saillie et de puissantes mâchoires (genre *Selatosomus*). Les larves du genre *Agriotes*, généralement très nuisibles pour l'Agriculture, sont intermédiaires entre ces deux types. La larve d'*Agriotes mancus* (Sav.) qui s'attaque aux cultures vivrières dans le sud-ouest de l'état du Québec (Canada), vit trois ans dans le sol (LAFRANCE, 1967).

DIRLBEK, BERANKOVA et BENDLOVA (1973) ont constaté que le travail du sol diminuait d'autant plus fortement les «larves fil de fer» que le sol était plus bouleversé. Les couverts végétaux permanents sont favorables à leur développement alors que la culture régulière crée au contraire des conditions qui leur sont hostiles. Les larves du genre *Agriotes* sont moins limitées par la culture que les larves des autres genres (*Selatosomus*, *Adelocera*, *Athous*, *Melanotus*...).

Famille des Alleculidae

Cette famille renferme de nombreuses espèces tropicales qui vivent dans le sol et dont les larves ressemblent fortement aux «larves fil de fer» des Elateridae.

Famille des Tenebrionidae

Les larves des Tenebrionidae sont parfois très nombreuses dans les terrains arides d'Europe centrale, mais elles sont aussi présentes dans nos régions tempérées. Ces larves d'aspect très varié possèdent pour creuser de fortes pattes antérieures. Les espèces phytophages contribuent grandement, là où elles existent, à la destruction des débris végétaux. Plusieurs espèces s'attaquent aux racines mortes ou vivantes.

Les excréments de ces larves de Tenebrionidae posséderaient une activité microbienne faiblement muqueuse où l'activité des cellulolytiques demeurerait forte (STEBAYEV, NAPLEKOVA, GUKASYAN, 1964 ; STEBAEV, NAPLEKOVA, VOLKOVINCER, 1968).

MARCUZZI (1964), dans les sols d'Apulie (Italie du Sud), a mis statistiquement en évidence une relation étroite entre la distribution des Tenebrionidae et certaines caractéristiques physico-chimiques des sols. Les Tenebrionidae des sols d'Apulie préfèrent un pH de 7 à 8, une teneur en calcaire de 60 à 80 %, une teneur en carbone de 5 à 10 % et un rapport C/N faible. Ils apprécient en outre les sols sableux très pauvres en argile. Mais, MARCUZZI et VENEZIA (1968) étudiant l'écologie des Tenebrionidae de Dalmatie (Yougoslavie), ont aussi constaté que si *Stenosis intermedia* et *Gonocephalum pusillum* montrent des préférences pour les faibles pH et les rapports C/N élevés, par contre *Allophylax picipes* préfère un pH élevé et de faibles teneurs en carbone. *Dendarus dalmatinus* et *Tentyria italica* ne montrent pas de préférence.

Famille des Cerambycidae : LONGICORNES ou CAPRICORNES

Seules quelques larves de longicornes intéressent le sol et s'attaquent éventuellement aux racines de graminées. Le plus souvent, les larves de longicornes se localisent dans les bois morts ou malades, mais s'attaquent aussi parfois aux arbres sains. Nous citons surtout cette famille pour mémoire.

Famille des Curculionidae : CHARANÇONS (cf. Figure 50).

Quelques larves de charançons demeurent dans le sol et se nourrissent de racines. Elles préfèrent hiberner dans les sols à dense chevelu de racines. Plusieurs Curculionidae de petite taille vivent aussi dans la litière et l'horizon humique des sols (COIFFAIT, 1960).

Influence des insecticides sur les Coléoptères du sol

L'action des insecticides à base d'organochlorés ou d'organophosphorés est très différente selon les espèces, allant de l'extinction de celles-ci au maintien, ou même à l'accroissement, de certaines populations (EDWARDS, THOMPSON, 1973).

Par exemple, le D.D.T. (Dichlorodiphényltrichloroéthane) à doses moyennes de 2 à 3 kg à l'hectare réduit déjà fortement les Coléoptères du sol ; les staphylins et les charançons étant les premiers à se rétablir (FLEMING et HAMLEY, 1950).

Pour le H.C.H. (Hexachlorocyclohexane), GRIGOREVA (1952) a constaté que, dans un sol de Russie, cet insecticide à raison de 5 kg à l'hectare pouvait réduire les carabes de 39 % sans affecter les Elateridae et les Staphylinidae ; à raison de 10 kg à l'hectare, il réduisait les Elateridae de 55 % sans affecter les Staphylinidae et, à raison de 30 kg à l'hectare, il réduisait fortement ces trois familles de Coléoptères à la fois. Le H.C.H. apparaît très toxique pour les larves de carabes, de staphylins, de Lathridiidae et d'Elateridae demeurant dans les 10 cm supérieurs des sols.

L'Aldrine, autre insecticide organochloré, affecte peu les Coléoptères (EDWARDS, 1964).

Le Parathion, insecticide organophosphoré, agirait plus profondément que le D.D.T. et le H.C.H. (WEBER, 1953).

ORDRE DES PLANIPENNES

Les larves de *FOURMIS-LIONS* sont bien connues ; elles vivent au fond de petits entonnoirs creusés dans les sols meubles et situés de préférence à l'abri d'une roche ou d'un tronc d'arbre. Elles existent aussi en régions intertropicales. Ces larves se nourrissent de petits insectes qui tombent dans leur piège, et qu'elles aident à tomber par des projections de sable. Les adultes ressemblent un peu à des libellules, mais, au repos, les ailes de ces insectes se rabattent le long du corps formant un toit à deux pentes.

ORDRE DES MÉCOPTÈRES

Cet ordre renferme les «*MOUCHES-SCORPIONS*», ainsi dénommées par suite de la présence chez le mâle de deux excroissances terminant l'abdomen. Les larves de ces insectes sont omnivores et souvent prédatrices. Elles peuvent se rencontrer dans l'horizon feuillu des sols de terrains boisés ou, pour quelques espèces, plus en profondeur.

ORDRE DES LÉPIDOPTÈRES

Les chenilles défoliatrices de certains papillons de jour apportent indirectement au sol des débris d'aiguilles ou de feuilles assez importants. Quelques chenilles nocturnes se cachent durant le jour dans les horizons supérieurs du sol et il peut se faire qu'elles se nourrissent alors en dessous de la litière. Toutes ces chenilles, d'une manière générale, ne modifient cependant que peu la vie des sols.

Plus importantes par leur action apparaissent certaines chenilles de papillons de nuit qui sont bien adaptées à la vie dans le sol et s'enfoncent aisément en profondeur, telles les larves des Agrotidae ou noctuelles, que les Anglais dénomment «cutworms». Certaines de ces larves vivent sur les plantes, mais la majorité d'entre elles vivent à la surface du sol.

La larve d'*Agrotis segetum* Schiff ou «noctuelle des moissons» ronge les plantes au collet. Il en est de même pour la larve d'*Agrotis exclamationis* L. ou «noctuelle point d'exclamation» qui peut aussi s'attaquer à la vigne. Quelques larves d'Agrotidae sont souterraines, telle la larve d'*Agrotis ypsilon* Rott ou «noctuelle ypsilon» qui s'attaque aux céréales, aux betteraves, aux pommes de terre, aux choux et autres légumes ; telle aussi la larve de *Porosagrotis orthogonia* qui coupe les plantes à 25 ou 50 millimètres en dessous de la surface.

ORDRE DES DIPTÈRES

Densité dans les sols

Les larves de Diptères (cf. Figure 50) constituent avec les larves de Coléoptères la grande majorité des larves d'insectes du sol.

BORNEBUSCH (1950) estime qu'il existe selon les sols entre 250 et 1 000 larves de Diptères au mètre carré pour 50 à 450 larves de Coléoptères. Ces larves de Diptères correspondraient à une

biomasse de 1 à 7 g et, du point de vue respiratoire, consommeraient entre 0,5 à 2,3 mg d'oxygène par heure à 13°C.

Les sols à mor semblent les sols les plus peuplés en larves de Diptères. La répartition de ces larves est généralement hétérogène et en agrégats, par suite du groupement des pontes, comme c'est notamment le cas chez les Bibionidae, d'où souvent une mauvaise estimation de leur densité.

Relations avec les facteurs abiotiques du milieu

Les «larves de mouches» évitent habituellement la lumière et la chaleur, mais elles résistent souvent très bien au froid. Certaines s'enfoncent dans le sol au début de l'hiver. L'inondation les affecte peu.

La résistance sous forme déshydratée de certaines larves de Diptères est très remarquable. Les larves de *Polypedilum vanderplanki* (moucheron Chironomide du nord du Nigéria et de l'Ouganda) vivent dans de petites mares temporaires peu profondes. Quand ces mares viennent à disparaître, les larves s'enfoncent dans la boue et se dessèchent avec elle. Avec le retour des eaux, les larves reprennent vie en 1 heure. HINTON (1960) a montré que, desséchées, 93 % de ces larves peuvent résister 14 heures à 61° et 11 heures à 68°. De nombreuses larves déshydratées, gardées 3 ans en laboratoire puis soumises pendant 7 ans à l'action du chlorure de calcium, ont momentanément repris vie quand on les a remises dans de l'eau. Déshydratées en dessous de 3 % par de l'anhydride phosphorique, ces larves ont pu supporter pendant 1 minute une température de 103° ou être plongées brusquement dans de l'air liquide (-190°) ou de l'hélium liquide (-270°). De plus, HINTON a aussi montré la forte résistance de ces larves desséchées à certains toxiques, tel l'alcool éthylique ; sur 33 larves desséchées plongées dans de l'éthanol pendant 24 heures, 27 ont survécu.

DELETTRE et BAILLIOT (1977) ont aussi constaté dans les podzols de la lande bretonne la très forte résistance des larves de *Parasmittia* sp. (Chironomidae Orthoclaadiinae) à la sécheresse. Ces larves effectuent la totalité de leur croissance en hiver dans un sol saturé d'eau, mais en été elles peuvent supporter jusqu'à des pF de 5 à 6, les émergences ayant seulement lieu en automne.

Deux familles de Diptères possèdent des larves fouisseuses : les Bibionidae et les Tipulidae. Quelques larves de Tipulidae sont semi-aquatiques et ne vivent que dans les lieux très humides.

Nutrition des larves de Diptères

La majorité des larves de Diptères se nourrit de débris végétaux, aussi les horizons les plus riches en ces larves sont-ils les horizons de décomposition de la litière et, à un degré moindre, les horizons humifères.

De nombreuses larves de Diptères manifestent des préférences alimentaires certaines : racines, si les matières organiques viennent à manquer, bois mort en décomposition, mycélium de champignons, champignons, fumier, boulettes fécales, charognes, etc. Beaucoup de larves de Diptères sont aussi carnivores à l'occasion ; les larves de Tabanides se nourrissent même régulièrement de Coléoptères. Certaines larves de Diptères sont parasites.

Action dans les sols

Les larves de Diptères influencent fortement la décomposition des débris végétaux, d'autant plus qu'elles peuvent mélanger activement ces débris avec la partie minérale du sol, souvent même plus efficacement que les Enchytréides.

D'après GHILAROV (1963), le rôle des larves de Diptères serait très important dans la pédogenèse des sols de la toundra et de la taïga ; biomes dans lesquelles, l'été, les Diptères effectivement pullulent.

Nous avons eu souvent au laboratoire des milieux herbacés ou des litières végétales réduits en bouillie en quelques jours par les larves de Sciaridae ou de Scatopsidae.

En Bretagne, TREHEN, BAILLIOT et DELETTRE (1975) ont trouvé : dans un mull, de 7 000 à 12 000 larves de Sciaridae au mètre carré ; dans un moder de 4 000 à 11 000 et dans une pelouse à fétuques environ 2 300. La population de ces larves offrait de très fortes variations saisonnières et le maximum d'émergence des Sciarides succédait toujours à une période de dessiccation très prononcée du sol, vers pF 3.

D'AGUILAR et BESSARD (1963) ont souligné l'action très importante des larves de Bibionidae dans la dégradation des débris végétaux. Ces larves que l'on rencontre facilement en colonies de l'automne au printemps, et surtout de septembre à novembre, sous les litières forestières, fragmentent énergiquement celles-ci et en accélèrent fortement l'évolution. Le rapport C/N peut ainsi passer de 66,9 dans des feuilles de châtaignier à 65,2 dans les déjections des bibions ; pour le chêne, ce rapport peut passer de 56 à 33,5 et pour des graminées de 27,3 à 20,6. D'AGUILAR et BESSARD ont aussi montré que des pailles humides pouvaient être rapidement transformées en terreau humique par les larves de Bibionidae. KARPACHEVSKY, PEREL et BARTSEVICH (1968) ont montré que, par rapport à la litière, les excréments des larves de bibions renferment proportionnellement moins d'hémicelluloses et de cellulose, plus de lignine et moins de carbone soluble au pyrophosphate de sodium. BRAUNS (1954) signale que ces larves sont très sensibles au calcium. KRIVOSHEINA (1962) en décrit plusieurs espèces.

SZABO, BARTFAY et MARTON (1967) ont calculé que dans un sol sous chênaie en Hongrie, et pour un apport annuel de 300 g de litière sèche, les larves de bibions, qui étaient d'environ 200 au m², ingéraient environ 15 % de cette litière. Ces larves donnaient en 1 an, avec une période active de seulement 100 jours, environ 100 g d'excréments représentant dans le sol 0,12 % de la matière organique de l'horizon humifère. Une microflore caractéristique, mais variable selon les types de sols, existe dans l'intestin de ces larves, qui par ailleurs ingèrent avec la litière une assez forte quantité de matières minérales.

Les larves de Tipulidae réduisent aussi très énergiquement les débris végétaux. PEREL, KARPACHEVSKY et YEGOROVA (1971) ont constaté en Russie que la litière de forêt disparaît trois fois plus rapidement en présence de ces larves. Celles-ci sont présentes en grand nombre à la fin de l'hiver dans les prairies et les pelouses humides, les bois morts et les feuilles mouillées au bord des ruisseaux forestiers. On peut, dans les cas les plus favorables, en trouver jusqu'à 400 au mètre carré. Elles sont totalement saprophages et se nourrissent des substances mortes les plus variées, tant végétales qu'animales ; elles apprécient notamment les feuilles de hêtre. Là où elles sont nombreuses, elles peuvent absorber toutes les feuilles tombées (PRIESNER, 1961).

STRIGANOVA (1975a) a évalué la consommation des larves de *Tipula peliostigma* Schum des forêts de l'Ural (Russie) à 13-50 mg de feuilles de chêne ou de bouleau par jour, avec un taux d'assimilation de 27 à 56 %, ce qui semble un taux très élevé par rapport aux valeurs généralement admises. A poids égal, les jeunes larves de tipules consomment trois fois plus que les vieilles.

Les larves de tipules renferment dans leur tube digestif des bactéries pouvant décomposer la cellulose et minéraliser fortement le matériel végétal (STRIGANOVA et VALLACHMEDOV, 1976). D'après PRIESNER (1961), *Tipula maxima* utilise les fractions d'albumine présentes dans les feuilles mortes. Les excréments de tipules sont généralement riches en acides humiques.

RICOU (1975) a montré qu'il est possible d'infester de tipules une prairie qui en est dépourvue ; les meilleurs résultats se manifestent dans une prairie ni trop sèche ni trop humide, ce qui, dans ce dernier cas, risque d'entraîner l'apparition de viroses. La distribution des larves, de régulière au départ, devient rapidement en agrégats avec la dispersion des adultes et des œufs.

Des larves de Chironomidae peuvent encore contribuer à la dégradation des litières de forêts feuillues, notamment dans les hêtraies.

Dans un pâturage polonais, OLECHOWICZ (1976) a constaté que les larves de Diptères consomment durant la saison de pâturage 16 % du fumier de mouton et en assimilent le dixième, dont les trois quarts servent à la respiration ; 7 Kcal seulement sur les 278 Kcal ingérées au mètre carré servent à l'éducation des larves. Les résultats de l'influence qu'exercent les diverses larves de Diptères sur la dégradation des débris végétaux, et notamment leur humification, demandent de nouvelles études. On sous-estime certainement l'importance de ces larves dans les sols car, si leur action est limitée dans le temps et dans l'espace, elle est par contre très importante et, en quelques jours, un pullulement de ces larves modifie une litière plus profondément que ne le ferait en de nombreux mois un peuplement normal de Microarthropodes.

Influence des insecticides sur les larves de Diptères

Les organochlorés et les organophosphorés tuent certaines larves de Diptères, dont des espèces non nuisibles, mais ils en laissent subsister d'autres et parfois même les favorisent. Tel est le cas avec l'Aldrine (EDWARDS, 1964), la Dieldrine ou le Zeidane (EDWARDS, THOMPSON, 1973).

LIPA (1958) avait déjà observé qu'en général les populations de Diptères s'accroissent dans les sols raisonnablement traités au H.C.H. (hexachlorocyclohexane), ce qui résulte vraisemblablement d'une réduction des prédateurs et notamment des larves d'Elateridae.

Pour des parcelles de betteraves traitées au H.C.H., LIPA donne les résultats suivants :

H.C.H. en Kg/ha	Larves de Diptères au m ²
non traité	3,6
1,0	4,3
2,0	6,0
2,9	7,1
5,8	6,6

Avec des doses plus élevées de H.C.H., ou de H.C.H. mélangé à du D.D.T., les diverses larves de Diptères tendent toutefois à disparaître (WEBER, 1953).

ORDRE DES HYMÉNOPTÈRES

Abeilles, Pompiles et Guêpes

Certaines abeilles terricoles (Andrenidae, Halictidae) vivent dans des sols généralement sableux où elles effectuent des remontées de matériaux très limitées.

De même, pour les Pompiles, autres hyménoptères porte-aiguillon qui chassent les araignées et les enterrent après y avoir déposé un œuf ; l'importance des terriers de ces insectes demeure aussi très limitée.

Les guêpes sont pratiquement sans intérêt pour nous. Par contre, les fourmis, nombreuses et presque partout représentées, jouent un très grand rôle dans la vie des sols.

Les Fourmis

Ce sont des espèces pionnières que l'on rencontre aussi bien sur les dépôts récents de rivières que sur les terres dénudées ou les tourbières (GASPAR, 1966a). Dans les régions tropicales, elles résistent bien aux feux de brousse (BUFFINGTON, 1967).

On en a décrit plus de 240 genres et plus de 7 000 espèces, dont 180 pour la France. Diverses glandes sécrètent chez ces insectes non seulement plusieurs phéromones d'alarme, mais aussi de l'acide formique et diverses autres substances volatiles auxquelles chaque espèce doit son odeur propre et qui aident à la communication entre individus. Les ouvrières vivent rarement plus de quelques mois ; la reine vit au moins un an et souvent bien davantage ; les mâles meurent après l'accouplement.

L'action pédologique des fourmis a certainement été moins étudiée que celle des termites, du fait surtout que ces insectes n'édifient généralement pas des nids aussi volumineux que les grosses termitières épigées, et du fait aussi que s'ils creusent abondamment le sol, et contribuent à remonter en surface les matériaux des horizons sous-jacents, ils ne les utilisent pas, à quelques exceptions près, pour leurs constructions. Les fourmis restent plus souples que les termites dans leur comportement et s'avèrent moins hautement spécialisées qu'eux.

Les fourmis jouent cependant un rôle important dans de nombreux sols du continent américain, et il est intéressant de constater que du nord de l'Argentine aux U.S.A., les fourmis *Atta* et *Acromyrmex* cultivent au sein de leurs nids, comme certains termites africains, des champignons sur des meules de débris végétaux coupés et imbibés de salive, ou éventuellement de liquide excrémental. Dans le cas des *Atta*, les champignons cultivés appartiennent au genre *Rhozites* (alors qu'il s'agit des genres *Termitomyces* et *Xylaria* chez les termites africains). Les *Atta* cultivent aussi une Lépiote (*Leucocoprinus gangylophorus*) qui ne fructifie qu'exceptionnellement dans la nature, la culture dans la fourmilière en ayant réduit le cycle au stade conidien. Les fourmis champignonnistes se nourrissent exclusivement du champignon, alors que les termites mangent la meule elle-même, après que la cellulose et la lignine aient été dépolymérisées par les enzymes du champignon.

Les grands nids d'*Atta* atteignent 5 m de diamètre, un volume de 20 m³ et un poids de 40 t. Ces nids possèdent environ 2 000 chambres dont 250 à meules de champignons, ils renferment approximativement 120 m de galeries dont certaines débouchent à l'air libre, et les pistes qui rayonnent autour des nids peuvent avoir 50 m de longueur sur 15 à 30 cm de large. Le nid est construit avec un mélange de matériel végétal mastiqué, de salive et d'excréments. Les fourmis plantent souvent elles-mêmes le mycélium des champignons, mais elles en limitent ensuite le développement. Pendant son vol nuptial, la future reine emporte d'ailleurs une pelote de mycélium avec elle. Jusqu'à 5 tonnes de feuilles peuvent être rapportées au nid en une saison d'activité.

Les *Atta* possèdent deux types de fourmis : les ouvrières moyennes qui coupent les feuilles et s'occupent des larves et les fourmis minimes qui broient les feuilles et s'occupent des meules. Certaines minimes accompagnent aussi souvent les ouvrières moyennes pour empêcher une petite mouche de pondre sur leur tête, les larves de cette mouche mangeant ensuite la cervelle des fourmis.

On peut facilement trouver en Amérique du Sud 3 millions de fourmis à l'hectare (= 300/m²), à savoir 1,23 million de petites fourmis et 1,77 million d'*Atta* ou d'*Acromyrmex*, ce qui correspond approximativement à une masse vivante de 4,8 kg/ha.

L'activité de ces fourmis est grandement fonction de la lumière et des pluies. Elles contribuent à enrichir le sol en matières organiques, en accroissent l'aération et en facilitent la pénétration par les

eaux de pluie. De nombreux animaux sont associés à ces fourmilières et contribuent à l'évolution des matières organiques enfouies. D'autres y trouvent refuge. Les déchets des *Atta* forment des dépotoirs qui possèdent une faune caractéristique (carabes, blattes, larves de Coléoptères...) et servent d'engrais aux populations locales.

Ces fourmis champignonnistes ne nuisent généralement pas aux cultures et leur action sur la fertilité des sols s'avère le plus souvent positive (WEBER, 1966). Au Mexique, dans la région du lac Tapala, les *Atta* s'avèrent cependant prédatrices des champs de tabac et des vergers.

Les *Eciton* sont des fourmis qui s'attaquent aux nids des *Atta* pour en ravir les larves.

Il est aussi en Amérique des fourmis qui nichent dans le bois mort et en accélèrent la décomposition en le réduisant en fines particules lorsqu'elles creusent leurs galeries. Il est des fourmis arboricoles qui édifient des nids en carton, mais la majorité des fourmis vit dans le sol. Elles déposent superficiellement autour d'un trou central la terre poudreuse qu'elles prélèvent en profondeur, et forment ainsi des monticules de terre meuble, plus ou moins hauts selon les espèces.

SHALER (1891) a observé en Nouvelle-Angleterre (côte atlantique nord des U.S.A.) un champ recouvert d'environ 50 mm de sable fin remonté par les fourmis. LYFORD (1963), étudiant aussi les sols de la Nouvelle-Angleterre, a constaté que les galeries des fourmis y descendent à 35 cm de profondeur, et il estime que l'épaisseur de sol remontée en 250 ans par celles-ci doit être d'environ 25 mm. Il pense que l'horizon A de la plupart des sols bruns de cette région est constitué d'un tel matériel de remontée.

BEIQUE et FRANCOEUR (1968), dans la province du Québec (Canada), ont décrit des podzols à profil complexe où les fourmis ont remonté et remis en circulation les produits d'accumulation des horizons B.

BAXTER et HOLE (1967) trouvent pour les sols limono-sableux de la prairie de Tama (S.O. du Wisconsin, U.S.A.), 1 531 fourmilières de *Formica cinerea* à l'hectare couvrant 1,7 % de la surface. Pour la moitié ou les deux-tiers de ces fourmilières, la fraction minérale qui les constitue est issue à 85 % de l'horizon B. Les teneurs en potassium et en phosphore assimilable y sont aussi plus élevées que dans le sol voisin par suite de l'accumulation des matières organiques et de la remontée des matériaux de l'horizon B.

SALEM et HOLE (1968), dans le sud du Wisconsin (U.S.A.), ont étudié les fourmilières de *Formica exsectoides* développées principalement dans les ouvertures de la forêt. Ces fourmilières, hautes de 37 cm et larges de 1,1 m à la base, descendent jusqu'à 1,60 m de profondeur et occupent 1,9 % de la surface du sol. Elles déterminent une remontée massive d'éléments profonds et argileux, d'environ 3 kg au m² par an ; elles réduisent la densité du sol de 1,5 à 0,8 et accroissent les éléments assimilables.

NAGEL (1969), dans le centre et surtout l'ouest du Kansas (U.S.A.), a étudié les fourmilières de la fourmi moissonneuse *Pogomyrmex occidentalis* plus abondantes dans les sols de loess que dans les sols sableux. Ces fourmilières, hautes de 15 à 30 cm et d'un diamètre de 70 à 140 cm avec allongement vers l'est, sont en moyenne âgées de 14 ans. Chaque nid est recouvert de 0 à 3 cm de gravier, agrégats divers ou chaume. En dessous se trouve une croûte résistante à l'eau qui maintient sec l'intérieur de la fourmilière et réduit ainsi la germination des graines stockées. 75 à 90 % du matériel de la fourmilière proviennent de la surface du sol, notamment le gravier et le sable. La zone dénudée entourant la fourmilière favorise l'érosion. Le pH de la fourmilière est plus faible que celui du sol voisin. Le phosphore s'y trouve concentré, notamment en dessous de la fourmilière, vers 20 cm de profondeur.

THORP (1949) a calculé qu'il existe dans les plaines de l'ouest des U.S.A. une moyenne de 49 fourmilières à l'hectare, ce qui représenterait 1,5 tonne de terre remuée en permanence. Ce matériel tiré des horizons sous-jacents détermine un net rajeunissement du sol.

Dans les sols des steppes subdésertiques du sud-ouest de l'Utah (ouest des U.S.A.), les fourmilières déterminent autour d'elles une zone circulaire dénudée qui les rend facilement visibles d'avion

(THORP, 1967), d'autant plus que cette zone dénudée tend à s'éroder plus facilement, mettant encore davantage la fourmilière en relief. Les fragments végétaux enfouis dans ces fourmilières sont colonisés par les champignons et utilisés ensuite par les fourmis, mais sont souvent aussi repris par les vers de terre qui contribuent alors à créer une fine structure granulaire de ces sols.

Dans le sud de l'Australie, GREENSLADE (1974) a étudié les fourmilières de la fourmi argentine *Iridomyrmex purpureus*. Ces fourmilières sont constituées d'un réseau de galeries localisé dans la partie supérieure des profils, avec quelques puits descendant à 1 mètre ou plus. Le matériel retiré du sol est incorporé dans le nid qui est ordinairement constitué de matériaux de l'horizon A avec apport d'horizon B et de gravier. Ces fourmilières n'existent pas dans les sols sableux ou de texture trop légère. Certaines de ces fourmilières situées sur sols ferrallitiques renferment des matériaux d'un horizon de surface actuellement disparu, et seraient vieilles de quelques centaines d'années, compte tenu du temps estimé nécessaire pour que l'érosion ait enlevé les 20 cm supérieurs de l'horizon A.

Dans les steppes du sud de la Russie, GRINFELD (1941) a trouvé qu'il existait localement jusqu'à 4 000 fourmilières à l'hectare.

Dans les savanes préforestières de Côte d'Ivoire, LEVIEUX a trouvé en 1965 une moyenne de 7 000 fourmilières à l'hectare, quels que soient pratiquement le couvert végétal et la nature du sol (LEVIEUX, 1966). En 1968, cette moyenne était tombée à 3 500 fourmilières à l'hectare, et 4 000 dans les terres noires. Cette diminution de moitié des fourmilières entre 1965 et 1968 n'a pu être clairement expliquée. En forêt-galerie ou en forêt dense, la moyenne des fourmilières n'était que de 500 nids à l'hectare (LEVIEUX, 1973). Ce même auteur (LEVIEUX, 1972a) a montré que dans ces savanes de Côte d'Ivoire, les diverses espèces de fourmis exploitent au mieux le milieu grâce à une stratification verticale des aires de chasse, de l'intérieur du sol au sommet des arbres, et grâce aussi à une interpénétration de ces aires de chasse rendue possible par une prédation spécifique des différentes espèces : les *Leptogenys* s'attaquent ainsi aux *Oniscoides* (Isopodes), alors que les *Meganopora* s'en prennent aux termites ; il existe de plus une diversification dans les horaires de chasse. D'autres fourmis encore sont granivores.

LEVIEUX (1973) a observé que le feu avait une action immédiate négligeable sur les fourmis, mais, en détruisant la strate herbacée, il modifie les ressources alimentaires de nombreuses espèces et peut entraîner des changements dans la composition du peuplement spécifique de la savane. L'influence des feux de brousse a déjà été traitée dans le premier chapitre.

Les fourmis portent les particules de sol dans leurs mandibules, mais ne les collent généralement pas entre elles comme le font les termites ; on n'a qu'une simple remontée mécanique de matériaux profonds dont la granulométrie dépend de la prise possible des mandibules.

Certaines espèces de fourmis édifient cependant en surface un petit dôme de taille modeste et plus ou moins cimenté. Les fourmis décrites par THORP (1967) et NAGEL (1969) dans les steppes d'Amérique recouvrent leur dôme de terre fine avec des éléments plus grossiers, sableux ou même graveleux.

Les *Formica rufa*, communes dans les forêts tempérées et principalement les forêts de conifères, surmontent leur nid souterrain d'un important dôme de brindilles qui empêche la déperdition de la chaleur interne et maintient en son intérieur un microclimat très humide. En cas de surchauffe, une certaine ventilation est pratiquée par agrandissement des ouvertures du nid.

Les fourmis rousses (*F. polyctena* et *F. rufa*) libèrent de grandes quantités d'acide formique qui imprègnent les sols et, quand ces fourmis sont particulièrement abondantes, il n'existe plus dans le sous-bois que quelques graminées éparses.

Les galeries des fourmis facilitent l'aération des sols et accroissent la pénétration de l'eau, ainsi que l'entraînement en profondeur par celle-ci des particules les plus fines. Quant aux conséquences des remontées d'éléments fins des horizons sous-jacents, elles ont déjà été analysées avec les termites et nous venons d'en voir plusieurs exemples ; elles se traduisent essentiellement par la création en surface d'un horizon de texture plus fine, dont les caractéristiques chimiques varient selon les sols et les espèces de fourmis.

Nous ne citerons à ce sujet que quelques travaux :

— Étudiant les fourmilières de *Formicina flava* Fab. dans les monts du Forez et le marais breton, ainsi que les fourmilières de *Formica piniphila* dans le marais poitevin, DUPUIS et VERGER (1964) ont trouvé dans ces fourmilières une granulométrie peu différente de celle des sols voisins, une teneur en matières organiques en général plus élevée avec un rapport C/N légèrement supérieur, des variations de pH et de bases très faibles, mais par contre une teneur en phosphore assimilable nettement plus élevée. DUPUIS et VERGER estiment qu'actuellement le phosphore apparaît comme l'élément le plus valable pour distinguer les microreliefs dus aux fourmis des autres microreliefs naturels.

— HERZOG, REAGAN, SHEPPARD et autres (1976) ont de même constaté en Louisiane (U.S.A.) que les fourmilières de *Solenopsis invicta* Buren offrent un pH plus élevé et de plus fortes concentrations en phosphore que les sols environnants, alors que les matières organiques y sont cependant moins importantes. La teneur en phosphore des sols a été aussi souvent considérée par les préhistoriens comme un critère de repère des habitats humains.

— CZERWINSKI, JAKUBCZYK et PETAL (1969, 1971), en Pologne, et dans des sols de prairie sur terrasses alluviales sableuses, ont observé que les fourmilières des genres *Myrmica* et *Lasius* (*L. niger* et *L. flavus*) renfermaient plus de matières organiques, d'azote total, de calcium échangeable, de potassium assimilable et de phosphore assimilable que les sols voisins. Le pH y était aussi plus élevé. Dans les fourmilières abandonnées, l'activité bactérienne et fongique était élevée, mais les Actinomycètes inhibés. Une influence de ces fourmis sur la végétation a aussi été observée, notamment au bénéfice de *Carex panicea*, *Deschampia caespitosa* et *Poa pratensis*. La plus grande sécheresse des nids empêche en effet la croissance de nombreuses plantes ou en retarde la floraison. Les plantes à rhizomes s'y trouvent par contre favorisées, ainsi que les plantes réclamant des sols plus secs et plus chauds (JAKUBCZYK, CZERWINSKI et PETAL, 1972).

— GASPARD (1972), étudiant aussi l'action des fourmis du genre *Lasius* dans des prairies, a de même observé qu'une colonie de *L. flavus* remontait approximativement 10 g de sol par jour, ce qui correspondrait à une croissance annuelle des nids de 2 cm en hauteur et 7 cm en diamètre. Les fourmilières étaient plus alcalines que les sols voisins avec un apport de calcium, de potassium et de phosphore variable selon le substrat géologique.

— Dans une savane préforestière de Côte d'Ivoire, LEVIEUX (1976) estime à 30 g par m² la remontée annuelle de matériaux effectuée par la seule fourmi *Paltothyreus tarsatus*. Ces matériaux issus des horizons d'accumulation B sont constitués d'éléments de 1 à 4 mm de diamètre maximum ; les éléments inférieurs à 0,5 mm sont négligés, ce qui contribue à engorger les microtubules du sol. La macroporosité du sol est favorisée, mais la microporosité peut s'en trouver diminuée.

— WIKEN, BROERSMA, LAVKULICH et FARSTAD (1976), en Colombie britannique, ont trouvé que dans des sols bruns appauvris, le travail de *Formica fusca* Linné effaçait le lessivage et la différenciation des horizons et en accroissait la macroporosité ; sur le plan chimique, la partie supérieure de ces sols se trouvait enrichie en calcium, magnésium, potassium, sodium et bore.

— Au Fezzan (Lybie), dans les sables de la région de Mourzouk, BERNARD (1951) a mis en évidence une remontée de boulettes de sel dans les fourmilières d'*Acantholepis frauenfeldi* et il a constaté que l'eau retenue par le sel de ces boulettes contribue à entretenir un degré hygrométrique optimum à l'intérieur des nids. Dans d'autres sols non salins des régions sèches, divers auteurs ont pu observer des fourmis descendant très profondément pour s'alimenter en eau à une nappe phréatique située parfois à 5 ou 10 mètres de profondeur.

En ce qui concerne leur nutrition, les fourmis, selon les espèces, sont plus ou moins carnivores, herbivores ou omnivores. Certaines protègent et parfois même élèvent des pucerons, des coccidies, des cicadelles ou des chenilles pour leurs sécrétions sucrées.

D'après KUHNELT (1950), les fourmis attaquaient peu les Microarthropodes (Acariens et Collemboles) et, vu qu'elles attaquent énergiquement les autres animaux carnivores (araignées, Coléoptères, Chilopodes, et même escargots), elles protégeraient donc indirectement les Microarthropodes. Ceux-ci, d'autre part, utiliseraient les débris organiques accumulés dans les sols par les fourmis. En fait, bien souvent, seule la petite taille des Acariens et des Collemboles doit leur permettre d'échapper aux fourmis, encore que certaines comme *Strumygenis louisianae* se nourrissent principalement de Collemboles (TOWNES, 1951, cité par KUHNELT, 1961). Il en est de même pour *Lasius emarginatus* et les fourmis américaines du groupe des Daceti (VANNIER, 1970).

KAJAK, BREYMEYER, PETAL et OLECHOWICZ (1972), étudiant en Pologne l'influence des fourmis sur les invertébrés de prairie, ont constaté que les fourmis carnivores éliminaient jusqu'à 40 % des jeunes cicadelles (principaux insectes herbivores de la prairie étudiée), mais aussi 30 % des Diptères émergeant et 40 % des jeunes araignées. Dans les zones de pâturage, les fourmis dominantes consommaient à chaque saison environ 1,2 g au m² de matières organiques sèches d'origine végétale ou animale, et seulement 150 mg dans les zones de parcage ; valeurs qui ne correspondaient qu'à respectivement 0,11 % et 0,01 % de la productivité primaire (PETAL, 1974).

Les fourmis carnivores constituent un des groupes les plus actifs de prédateurs et ont probablement un coefficient de perte énergétique très élevé : leur coefficient d'assimilation (Production/Consommation) serait voisin de 2 %.

Mettant en présence diverses fourmis et divers Arthropodes, JELICA PANIC (1963) a pu observer qu'en plus de leurs préférences alimentaires les fourmis se comportent différemment selon qu'elles se trouvent en présence d'un animal en dehors, en bordure ou à l'intérieur de leur nid, selon la mobilité de cet animal et selon qu'il vient ou non d'une autre fourmilière dont il a pu prendre l'odeur. Le sang de nombreux Collemboles à pseudocelles est aussi toxique pour les fourmis ; les Hypogastruridae et les Onychiuridae sont ainsi normalement évités. Si les fourmis viennent à ingérer ces Collemboles ou leur produit de centrifugation, elles présentent rapidement des signes de paralysie temporaire.

Les sécrétions des limaces ne semblent pas gêner les fourmis, mais, par contre, les sécrétions des glandes dorsales des Diplopodes et les sécrétions de la dernière paire de pattes des Chilopodes apparaissent très actives (JELICA PANIC, 1963).

Les fourmis sont à la fois des insectes nuisibles et utiles (GASPAR, 1966b).

De nombreuses fourmis sont nuisibles à l'agriculture ou favorisent indirectement la propagation des pucerons. Par exemple, concernant *F. polyctena*, GORNI (1976), étudiant en Pologne les effets des émissions industrielles sur les sites forestiers, a constaté que les nids de cette fourmi sont les plus nombreux dans les zones les plus polluées. Les fourmis y manifestent une activité plus grande déterminant une vie microbienne plus importante, notamment en ce qui concerne la fixation de l'azote, mais elles se nourrissent de nombreuses espèces bénéfiques aux forêts et consomment les excréments des Aphides, pucerons qu'elles protègent et qui contribuent à détruire les pins affaiblis par les émissions industrielles.

Les fourmis du genre *Camponotus* creusent des nids et galeries dans les arbres. D'autres aident à la transmission mécanique de bactéries pathogènes ou au cycle de certains vers (*Formica fusca* aux U.S.A. est ainsi l'hôte secondaire de *Dicrocoelium dentriticum* Rudolphi, parasite important des moutons et autres bêtes à cornes).

Mais les fourmis aident par contre à l'élimination des cadavres des petits animaux et des Arthropodes et sont souvent utilisées comme moyen de lutte biologique contre les parasites des cultures.

Il est nécessaire d'utiliser pour cela des espèces à grandes colonies, à abondance limitée et non myrmécophiles (c'est-à-dire aimant le miellat des pucerons). Une colonie de *Formica rufa* peut détruire 200 000 animaux en un été et une colonie de *Formica nigricans* en Suisse 40 000 insectes par jour. Une seule colonie de Dorylines en Afrique détruit 1 600 000 insectes en 10 jours sur 1 hectare !

Les fourmis s'avèrent particulièrement résistantes aux insecticides. GUNTART (1947) a constaté que leur activité n'est pas affectée par des poudrages de H.C.H. (hexachlorocyclohexane) effectués à raison de 25 kg, 50 kg et 125 kg à l'hectare ; un poudrage de 500 kg à l'hectare commence seulement à les affecter. HOFFMAN et MERKEL (1948) ont par contre observé sous forêt qu'une pulvérisation huileuse de D.D.T. (dichlorodiphényltrichloroéthane) affecte les fourmis à raison de 5,6 kg à l'hectare, mais celles-ci retrouvent leur état normal après une semaine.

Plusieurs substances antibiotiques ont été extraites du corps des fourmis.

L'étude des fourmis est passionnante. Nombreuses sont les fourmis parasites ou commensales. Il est même des fourmis qui élèvent des pucerons, comme l'homme élève des vaches, allant sur les rameaux où demeurent ces pucerons jusqu'à leur construire des «étables» en terre. Cela nous entraîne toutefois trop loin du cadre pédobiologique que nous nous sommes fixé, et celui qui désire se documenter sur ces insectes peut toujours se reporter aux nombreux ouvrages les concernant.

Pour ce qui est des techniques d'étude, LEVIEUX (1969, 1972b) a étudié les problèmes posés par l'échantillonnage des peuplements de fourmis terrioles. CAGNIANT (1972), dans des stations forestières algériennes, a calculé qu'il faut inventorier 6 fois plus de nids que d'espèces pour avoir une probabilité de 80 % de les trouver toutes ; avec 7 fois plus de nids que d'espèces, la probabilité serait de 99 %.

Pour étudier la structure des fourmilières, divers auteurs ont essayé d'en solidifier les galeries. ETTERS HANK (1968) a ainsi étudié la structure du nid de la fourmi *Iridomyrmex purpureus* en remplissant les galeries de la fourmière de plomb fondu. RUELLE (1964) avait déjà mis au point une technique analogue avec du ciment pour l'étude des termitières de *Macrotermes natalensis*.

ORDRE DES PSCOCOPTÈRES : *PSOQUES* (Cf. Figure 50)

D'après JEANNEL (1945), on compte environ 800 espèces de Psoques, vivant surtout dans les contrées chaudes. Elles sont certainement plus nombreuses et on trouve aussi facilement des Psoques sous nos climats tempérés dans les vieux papiers, les reliures de livres et les diverses litières végétales des sols. Ce sont des microphages se nourrissant de spores, de moisissures et de petits débris organiques. Ils n'intéressent que très peu la vie des sols.

ORDRE DES THYSANOPTÈRES : *THRIPS* (cf. Figure 50)

Les Thrips sont de petits insectes aux ailes étroites et frangées de longs cils qui les font tout de suite reconnaître. Leurs larves se nourrissent de végétaux vivants, de champignons et de petits animaux. Elles sont parfois très nombreuses dans les sols.

ORDRE DES HOMOPTÈRES : CIGALES, PUCERONS, COCHENILLES

Les larves de cigales demeurent à l'intérieur des sols et pour la majorité suçent les racines des plantes. La vie des adultes est d'environ 1 mois et demi. Les femelles pondent dans de petites branches sèches et, à l'éclosion, les larves se laissent tomber sur le sol dans lequel elles s'enfoncent et vivent quatre ans en se nourrissant aux dépens des racines. En relation avec leur habitude fouisseuse, les pattes antérieures de ces larves sont hautement spécialisées.

On peut trouver jusqu'à une centaine de larves d'Homoptères au mètre carré. Leur rôle dans la décomposition des débris végétaux est probablement très restreint.

Toutefois, les larves de cigales modifient parfois la structure des sols. HUGIE et PASSEY (1963) ont ainsi observé aux U.S.A. que la structure des sols semi-arides situés au nord-ouest du Grand Lac Salé résulte essentiellement d'une activité parfois fort ancienne des larves de cigales. Ces larves comblent en effet leurs terriers avec des mottes cylindriques confectionnées à partir des matériaux de l'horizon habité. Ces «crotovinas de cigales» se rencontrent surtout dans les sols bruns de steppe et les sierozems, où il existe une relation inverse entre la densité apparente et l'abondance des crotovinas.

Certaines cochenilles peuvent être aussi assez nombreuses dans les litières et les sols, telle par exemple *Orthezia cataphracta* que l'on trouve dans les litières de forêt ou les sols de pâturage, et notamment les sols de pâturage alpin, où il peut en exister jusqu'à 500 au mètre carré (KUHNELT, 1961).

ORDRE DES HÉTÉROPTÈRES : PUNAISES

Beaucoup de punaises prédatrices, ou plus souvent phytophages, se trouvent éventuellement dans les litières, mais ce ne sont généralement pas des formes édaphiques et elles ne s'enfoncent dans le sol que pour hiverner. Quelques punaises tropicales du genre *Scaptocoris* possèdent cependant des pattes fouisseuses très spécialisées, creusent des galeries et s'attaquent aux racines. KUHNELT (1961) signale ainsi que la punaise *Scaptocoris talpa* creuse profondément à l'intérieur des sols et attaque les racines de canne à sucre.

RENSEIGNEMENTS TECHNIQUES

Conservation des larves d'insectes

Les larves fraîches sont jetées dans de l'alcool bouillant que l'on retire immédiatement du feu. Quelques minutes plus tard, on reporte l'alcool à l'ébullition, puis on le laisse refroidir et on conserve ensuite les larves dans de l'alcool à 80°.

Les larves desséchées sont placées quelques minutes dans un mélange bouillant moitié alcool, moitié acide acétique. On laisse refroidir, on couvre bien le récipient, et on abandonne les larves toute une nuit dans ce mélange. On conserve ensuite les larves dans de l'alcool à 80°.

Pour les larves de Coléoptères, et avant de les transférer dans de l'alcool à 80°, il est conseillé de les laisser une semaine dans le mélange suivant :

alcool éthylique à 95°	6
aldéhyde formique à 35 %	15
acide acétique glacial	2
eau distillée	30

Pour les collections et l'enseignement, la préparation à sec des larves d'insectes est parfois préférée (GHILAROV, 1964).

La fixation des larves à exosquelette épais (Elateridae - sauf Cardiophorini -, Phylloceridae, Tenebrionidae, Alleculidae, Erinnidae, nombreux Syrphidae, etc.) s'effectue en vidant ces larves par l'ouverture anale préalablement percée ; ceci, en roulant doucement dessus un petit cylindre de verre, puis après les avoir montées sur une aiguille, en les faisant précautionneusement sécher et regonfler sur une flamme de lampe à alcool.

La fixation des grosses larves molles (Lamellicornes, Cerambycides, Asilides, gros Curculionides, etc.) est parfois plus délicate. La larve est tuée au chloroforme ou à l'éther, vidée par l'ouverture anale incisée, rincée intérieurement à l'aide d'une fine pipette 2 à 3 fois avec une solution à 10 % d'acide acétique, puis déshydratée au cours de 5 à 6 bains d'alcool de concentration croissante allant de 70 % à 96 %. A chaque fois, l'alcool est laissé 10 minutes à l'intérieur de la larve. La peau est ensuite rincée 2 à 3 fois avec du chloroforme, soufflée, puis remplie avec une solution de paraffine dissoute dans le chloroforme et, pour finir, de paraffine fondue éventuellement enrichie de craie, dans le cas des larves blanches.

Pièges

Pour les nombreux insectes qui se déplacent à la surface du sol, tels les carabes, il est instructif d'en connaître les populations et d'en suivre l'activité tout au cours de l'année grâce à des ramassages systématiques ou à des pièges régulièrement relevés. Ces pièges peuvent être facilement réalisés avec des entonnoirs à large ouverture étroitement emboîtés dans des cylindres enfouis au ras du sol. Un liquide fixateur est placé dans les tubes de récolte adaptés à la base des entonnoirs, et des couvercles (légèrement surélevés à l'aide de baguettes) recouvrent l'ouverture des entonnoirs, les protégent de la chute des débris végétaux et de la pluie, et freinent l'évaporation du liquide fixateur.

BOUCHÉ (1972) a aussi décrit un pot-piège où l'entonnoir de capture est remplacé par un récipient plein d'une solution saturée d'acide picrique. Les trous faits par les Pédologues font aussi couramment office de pièges, y compris éventuellement pour les scorpions et les serpents.

Des pièges attractifs ont été aussi proposés. LAFRANCE (1970) a ainsi observé que des petits tas de fléole desséchée constituaient un moyen de capture efficace des taupins (Elateridae), spécialement quand ces tas étaient imprégnés de mélasse ou d'acide caproïque.

LE BERRE (1969) a publié un texte intéressant sur les diverses méthodes de piégeage des invertébrés.

Les ramassages directs d'insectes de surface s'effectuent sur des superficies bien délimitées et, si possible, sous tente moustiquaire. GILLON, GILLON et PERMES (1970) ont montré dans une savane de Côte d'Ivoire que les carrés de ramassage devaient avoir au minimum 10 m de côté ; les tas de bois morts constituent par ailleurs des milieux refuge et les dépressions temporairement inondées des lieux de ponte préférentiels, surtout pour les insectes phytophages (GILLON et GILLON, 1973). Ces mêmes

auteurs ont trouvé des peuplements d'Arthropodes quatre fois plus importants en saison des pluies qu'en saison sèche ; certains animaux mieux adaptés à la sécheresse sont cependant plus fréquents en cette dernière saison.

Pour les Diptères, les diverses larves sont capturées dans des entonnoirs d'extraction par voie sèche, ou à l'aide des techniques de lavage et de flottation vues au chapitre 10. FEENEY (1967) a proposé un appareil à tamis avec entraînement par l'eau et barbottage d'air comprimé en milieu de saumure pour l'extraction des larves de Tipules. Pour ces mêmes larves, STEWART (1974) a aussi décrit un tamis à eau tri-dimensionnel assez élaboré.

Pour la capture des adultes ailés qui sortent de terre, des nasses d'émergence sont vendues dans le commerce ou peuvent être facilement réalisées. Ces nasses consistent en une petite tente, généralement pyramidale, au sommet de laquelle est disposé un tube de récolte renfermant un film collant.

Chapitre 13
LES MYRIAPODES

SYSTÉMATIQUE

1 – PAUROPODES ET SYMPHYLES

PAUROPODES

SYMPHYLES

2 – DIPLOPODES ET CHILOPODES

BIOLOGIE

Longévit 

Nutrition

Fouissement

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les Myriapodes et l'eau

Les Myriapodes et la temp rature

Les Myriapodes, le calcium et les autres  l ments chimiques

LES MYRIAPODES DANS LE SOL

Distribution

Densit  des Myriapodes dans les diff rents sols

Esp ces caract ristiques et esp ces t moins

Action des Diplopodes dans la destruction des débris végétaux

Action des Myriapodes sur la physique et la chimie des sols

Influence des pesticides

TECHNIQUES D'ÉTUDE DES MYRIAPODES

Capture des Myriapodes

Conservation des Myriapodes

Préparation des petits Myriapodes : éclaircissement - montage.

LES MYRIAPODES

SYSTEMATIQUE

Les différents ordres qui composent la classe des Myriapodes sont parfois élevés au rang de classe à l'intérieur du sous-embranchement des Antennates. Les «mille-pattes» correspondent cependant dans les esprits à un groupe bien déterminé, aussi pensons-nous bon de maintenir pour les besoins de notre exposé cette classe des Myriapodes. Au sein de celle-ci, les familles se sont de même largement multipliées ces dernières années, mais nous n'envisagerons ici que les anciens groupes de Myriapodes en les considérant surtout comme des types morphologiques et biologiques de référence. La Figure 51 rassemble les silhouettes de ces différents types de Myriapodes.

Selon que l'orifice génital s'ouvre sur un des premiers segments postcéphaliques ou sur l'avant-dernier segment abdominal, on divise les Myriapodes en PROGONÉATES et OPISTHOGONÉATES.

Les PROGONÉATES comprennent les SYMPHYLES, les PAUROPODES et les DIPLOPODES.

Les OPISTHOGONÉATES correspondent aux CHILOPODES.

△ Antennes bifides à leur extrémité ; nombre de paires de pattes toujours supérieur chez l'adulte à celui des boucliers dorsaux ; petits animaux dépassant à peine 1 mm :

(Ordre des) Pauropodes

genres *Pauropus*

Eurypauropus

△ Antennes simples

- Segments alternativement avec et sans pattes, les segments sans pattes étant très courts. Petits animaux de 2 à 8 mm, longs, grêles et blanchâtres :

(Ordre des) Symphyles

- Tous les segments portent des pattes, au moins sur la plus grande partie du corps.

☑ deux paires de pattes sur les segments :

(Ordre des) Diplopodes 1

- ☐ une seule paire de pattes sur les segments. La première paire de pattes est modifiée en crochets ou forcipules qui sont en relation avec des glandes à venin :

(Ordre des) Chilopodes 2

1 – (Ordre des) Diplopodes

- △ Téguments mous ; des faisceaux de longs poils latéraux plumeux. Ne se contractent ni en boule, ni en spirale :

POLYXENIDES

- △ Téguments durs, imprégnés de calcaire, sans faisceau de poils latéraux. Se roulent en boule ou en spirale.

- Corps large, convexe, de 12 segments (sans compter la tête), se roulent en boule :

GLOMERIDES

- Écussons dorsaux lisses non relevés sur les bords :

Glomeridae

- Écussons dorsaux portant des tubercules, relevés sur les bords et à rebords en arrière :

Gervaisidae

- Corps étroit, allongé, aplati ou cylindrique, d'au moins 20 segments chez l'adulte, s'enroulent en spirale.

- Corps formé de 20 segments, à boucliers dorsaux présentant des expansions latérales, parfois réduites à un fin bourrelet. Nombreuses espèces à dos plat :

POLYDESMIDES

- Corps formé de plus de 20 segments sans expansion latérale, la plupart des espèces de type cylindrique allongé (Type Iulimorphe)

- + Corps de 30 segments, légèrement rétréci entre les segments, souvent avec soies dorsales :

CRASPEDOSOMIDES

- + Corps de plus de 30 segments sans étranglement.

- Tête petite, dissimulée sous le premier arceau dorsal. Bouche transformée en trompe aspiratrice :

POLYZONIIDES

- Tête grande, presque aussi large que les anneaux suivants :

IULIDES

2 – (Ordre des) Chilopodes

- △ Antennes et pattes anales plus longues que le corps ; yeux composés ; trachées non ramifiées. Espèces principalement tropicales et subtropicales :

SCUTIGERIDES

- △ Antennes et pattes anales plus courtes que le corps ; yeux nuls ou composés d'ocelles ; trachées ramifiées.

- Écussons dorsaux de taille différente, alternativement grands et petits. Jeunes naissent avec 7 paires de pattes :

LITHOBIIDES

- Écussons tous de même taille. Jeunes naissent avec toutes les pattes de l'adulte.

- Antennes de 17 articles ; 21 paires de pattes. Corps plat et élargi :

SCOLOPENDRIDES

- Antennes de 14 articles. Au moins 39 paires de pattes. Corps long, grêle et vermiforme :

GEOPHILIDES

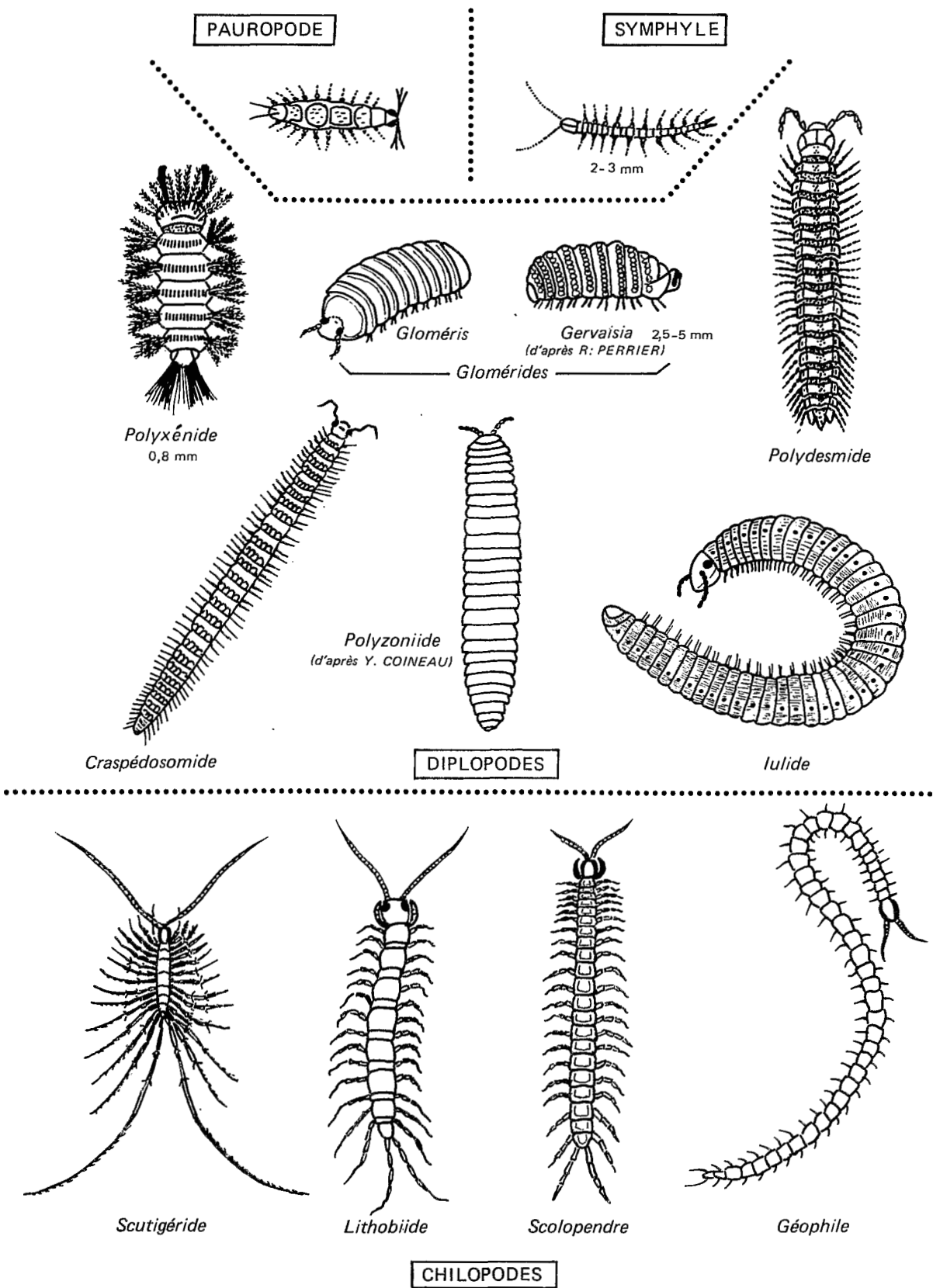


Fig. 51 – Les Myriapodes. Principales morphologies.

I – PAUROPODES ET SYMPHYLES

PAUROPODES

Ce sont de petits animaux dépassant à peine 1 mm et facilement reconnaissables à leurs antennes bifides. On en rencontre souvent dans les sols légers, dans les détritux végétaux, sous la mousse et les feuilles tombées.

Les rapides *Pauropus* sont considérés comme mycétophages, les gros et lents *Eurypauropus* se nourriraient de débris végétaux.

SYMPHYLES

Ce sont de petites créatures détritiphages et cosmopolites de quelques millimètres qui se trouvent dans la plupart des sols où ils représentent généralement plus de la moitié du nombre des Myriapodes présents. Les Symphyles ont une longue vie : certains individus ont été conservés 10 ans en laboratoire. Le cycle complet, de l'œuf à l'adulte sexué, prend un minimum de 3 mois. Les larves, primitivement à 6 ou 7 paires de pattes, en acquièrent une nouvelle paire à chaque mue, jusqu'à ce qu'elles en aient 11 à 12 paires (MICHELBACHER, 1938). Même adultes, les Symphyles continuent à muer.

Ces petits Myriapodes ont un fort appétit, mais ils assimilent très peu la nourriture qu'ils ingèrent. Les Scutigereidae sont phytophages et s'attaquent aux racines succulentes (BAURANT et BIERNAX, 1967), mais ils se nourrissent aussi de champignons et de bactéries. Les Scolopendrellidae (genre *Symphylella*) sont presque exclusivement saprozoïques et se manifestent dans la dégradation des litières et l'ingestion des microorganismes morts (EDWARDS, 1955).

Dans divers terrains d'Angleterre, EDWARDS (1955, 1974) a trouvé de 1 000 à 5 000 Symphyles au mètre carré et il a observé que, dans les craquelures du sol entourant des verrières, il en existait jusqu'à 20 000 au mètre carré. Des populations très élevées de Symphyles ont parfois été trouvées par cet auteur : par exemple, 89 700 Symphyles au m² dans des sols cultivés et 51 520 Symphyles au m² dans des litières forestières.

Les Symphyles sont plus nombreux dans les sols à macroporosité suffisante, à bon contenu organique et à température et surtout humidité satisfaisantes (WATERHOUSE, 1968). Les matériaux végétaux succulents aident à créer un micromilieu favorable. A la différence de la majorité des autres animaux, les Symphyles sont bien distribués à travers les différents horizons des sols et on peut en récolter des spécimens à plus d'un mètre de profondeur si la porosité des sols le permet (MICHELBACHER, 1949). Les Symphyles présentent d'ailleurs des distributions verticales différentes selon les genres et les saisons (ANGLADE, 1967), mais ils sont incapables de creuser leurs propres galeries et ils doivent utiliser les craquelures, les galeries et les crevasses existantes. Ils sont par suite très peu nombreux dans les argiles compactes, ainsi que, pour d'autres raisons, dans les sols tourbeux acides. Les sols qui leur sont le plus favorables paraissent être les sols labourés et cultivés.

La distribution des Symphyles dans les sols n'est pas due au hasard, mais présente des points de rassemblement déterminés par la structure du sol, l'eau, les matières organiques ou les groupements

de jeunes. Bien qu'il se manifeste au cours de l'année des changements dans les populations, il existe cependant en général d'une année à l'autre une certaine constance.

Nous avons déjà vu qu'à la station écologique de Lamto en Côte d'Ivoire, ATHIAS (1973) avait constaté que les Symphyles, de par leur caractère nettement euédaphique, se trouvent peu affectés par les feux de brousse dans les sols tropicaux de savane ; cela, à la différence des autres Microarthropodes de surface : Acariens et Collemboles.

II – DIPLOPODES ET CHILOPODES

BIOLOGIE

Longévité

Les Glomérides, les Polydesmides et les Iulides vivent plusieurs années.

Le développement des Chilopodes peut durer 3 ans et leur vie excéder 6 ans.

Nutrition

La majorité des Diplopodes est phytophage ou saprophage, se nourrissant de débris végétaux, de mycéliums et parfois de plantes vivantes, souvent d'ailleurs par manque de débris végétaux.

PIERRARD (1969) énumère plusieurs plantes tropicales connues pour être attaquées par les Diplopodes, et notamment par *Tibiomus gossypii* et *Peridontopyge schoutedeni* (Odontopygidae), respectivement prédateurs du cotonnier et de l'arachide en République centrafricaine.

Quelques Diplopodes sont aussi carnivores, tels les *Callipodida* (HOFFMAN et PAYNE, 1969).

– Les Polyxénides se nourrissent principalement d'algues unicellulaires (Pleurococcales).

– Les Glomérides préfèrent les litières à décomposition rapide, le chêne plutôt que l'érable.

Le hêtre limite les Glomérus dans les sols sableux pauvres en bases. *Glomeris marginata* préfère les feuilles de hêtre non décomposées, mais il se rencontre aussi dans de vieux troncs d'arbre en décomposition, au milieu de ses excréments cylindriques (KUHNELT, 1961).

Les Glomérus paraissent dégrader les feuilles plus rapidement mais moins intensément que les Cloportes (Isopodes) dont les excréments renferment davantage de détritrus amorphes (STRIGANOVA, 1967).

– Les Polydesmides se nourrissent de bois humide en décomposition et de feuilles plus ou moins moisies. *Brachydesmus superus* Latz est bien connu en Europe en tant que prédateur des cultures dans les champs, les jardins et les verrières.

– Les Iulides se nourrissent de litières en décomposition et, pour certaines espèces, de bois pourri, mais de nombreux iules s'avèrent aussi prédateurs de cultures s'attaquant aux racines, bulbes et tubercules de nombreuses plantes. La betterave sucrière, les pois, les haricots, les carottes, les pommes de terre et les fraisiers sont souvent attaqués par les Diplopodes, surtout en absence de débris végétaux.

Les relations entre les Diplopodes et les sols sont fortement influencées par le type de décomposition des litières ; *Cylindroiulus punctatus* dans les sols calcaires peu profonds préfère ainsi les matières organiques à lente décomposition (BLOWER, 1955).

Les litières feuillues qui intéressent le plus les Diplopodes seraient par ordre de préférence décroissante : les litières de charme, de bouleau, de tilleul, de frêne, d'aune, de tremble, d'orme, d'érable rouge et d'érable à sucre, de bouleau à papier, de chêne rouge, de hêtre à grandes feuilles et de hêtre rouge. STRIGANOVA (1975b) estime que dans les forêts qui recouvrent les piedmonts des Carpathes, les Diplopodes consomment chaque jour de 0,5 à 1,2 g de litière feuillue (poids sec) par mètre carré.

Les litières de hêtre sont préférentiellement ingérées par les Diplopodes après altération et destruction partielle des feuilles et lessivage de leurs polyphénols (EDWARDS, 1974). Le coefficient d'assimilation des Diplopodes varie beaucoup selon les espèces et les éléments qu'ils ingèrent.

La majorité des **Chilopodes** est carnivore et s'attaque aux insectes, aux vers, aux Diplopodes et aux autres petits animaux. Quelques Chilopodes sont cependant phytophages.

Fouissement (BLOWER, 1955)

Les Iules et les Gloméris (Diplopodes) avancent dans les sols en « bull-dozer ».

Les Polydesmides (Diplopodes) ont l'avant de la tête plus étroit et, pour progresser, agissent comme un coin enfoncé dans une fissure ; nous avons là une adaptation à un milieu qui se clive facilement, telle une litière.

Les Lithobiides (Chilopodes) sont des coureurs rapides qui ne creusent pas.

Les Géophiles (Chilopodes) creusent, au contraire, en force à l'aide d'une puissante musculature.

Les Iules et les Géophiles creusent dans les sols sableux de nouvelles galeries, mais dans les sols plus lourds empruntent souvent les galeries des autres animaux ou les passages déjà préexistants.

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les Myriapodes et l'eau (d'après BLOWER, 1955)

L'eau présente deux dangers pour les animaux du sol : soit qu'elle est en excès, et l'on a les pièges de la tension superficielle, des phénomènes d'endosmose et un manque possible d'oxygène, soit qu'elle vienne à disparaître, et l'on a alors la dessiccation possible des animaux.

En ce qui concerne l'excès d'eau, la cuticule des Myriapodes est recouverte d'une pellicule continue de lipide sécrétée par des glandes de l'épiderme. Cette pellicule grasseuse favorise la résistance des Myriapodes à l'eau, mais elle est d'efficacité variable selon les groupes. Elle est forte chez les Iules et les Géophiles, mais faible chez les Polydesmides et les Lithobiides : un *Lithobius*, desséché à 20 % de son poids et placé le dos sur un papier buvard humide, peut revivre. Les Iules et les Géophiles retiennent aussi de l'air sous les arceaux sclérifiés de leurs différents segments. Cette rétention d'air est négligeable chez les Polydesmides et les Lithobiides dont les membranes intersegmentaires sont à découvert et dont certains organes génitaux sont externes.

En ce qui concerne le manque d'eau et la résistance à la dessiccation, la cuticule grasse des Myriapodes n'empêche pas la transpiration par les stigmates, même si elle y empêche l'entrée de l'eau ;

aussi, les Myriapodes, pour résister à la dessiccation, doivent-ils posséder un système efficace de fermeture des trachées. Seuls les Diplopodes possèdent un tel système. Les Iules, les Gloméris et certains Polydesmides, en s'enroulant sur eux-mêmes, augmentent encore leur résistance à l'évaporation et à la dessiccation.

Le tableau ci-dessous résume les relations entre les principaux types morphologiques de Myriapodes et l'eau.

Tableau des relations entre les Myriapodes et l'eau

	RÉSISTANCE à l'eau	RÉSISTANCE à la dessiccation	CUTICULE grasse et rét. d'air	FERMETURE des ostioles
DIPLOPODES				
Iules	plus de 24 h	+	+	+ enroulement
Polydesmides	qq. heures	+	-	+
Gloméris	+	+	+	+ enroulement
CHILOPODES				
Lithobiides	qq. heures	-	-	-
Géophiles	plus de 24 h	-	+	-

Les Myriapodes et la température

Étudiant l'influence de la température sur les phénomènes de ponte de *Glomeris marginata* (Villers), JUBERTHIE-JUPEAU (1973) a constaté en fonction des températures des variations importantes dans la durée des derniers stades de la vitellogenèse, dans le nombre d'œufs pondus et dans la durée de la ponte. L'optimum thermique de la ponte se situe aux alentours de 20°C. De plus, des femelles maintenues pendant 21 mois à une température variant de 12,5 à 18°C présentèrent des modifications dans leur rythme de ponte ; ce dernier n'est donc pas sous la seule dépendance des facteurs endogènes.

Les Myriapodes, le calcium et les autres éléments chimiques

De nombreux Diplopodes dans les sols sont plus ou moins influencés par le calcium: Ceci est peut-être dû, d'après BLOWER (1955), au fait que les ions calcium limitent la perméabilité de l'épiderme et freinent ainsi les phénomènes d'endosmose, facteur important pour les Lithobiides, les Polydesmides et, d'une manière générale, pour toutes les espèces au moment de la ponte et des mues, périodes de plus grande susceptibilité à la submersion.

La préférence des Diplopodes pour les sols calcaires pourrait aussi correspondre à des besoins nutritifs, mais MARCUZZI (1970) a montré expérimentalement que *Glomeris euganeorum* et *Glomeris undulata* ne montrent pas de préférence pour les litières les plus calcaïques, souvent même c'est l'inverse. D'après THIELE (1959), *Cylindroiulus nitidus* ne serait que très peu gêné par un milieu acide ou une nourriture pauvre en calcium.

Concernant les autres éléments chimiques, HERBKE (1962) a constaté dans des sols calcaires et cultivés d'Allemagne que les Diplopodes y sont plus nombreux en absence d'azote et souffrent des carences en potassium et phosphore. *Polydesmus germanicus* est ainsi très sensible à la potasse, *Brachydesmus superus* et *Cylindroiulus teutonicus* au phosphore. Les Diplopodes étaient aussi plus nombreux et diversifiés dans les parcelles ayant reçu du fumier d'écurie, encore que ce fumier n'ait eu que peu ou pas d'influence pour certaines espèces.

Dans les régions équatoriales forestières et sur roches cristallophyliennes, on peut rencontrer à la surface des sols ferrallitiques, quasi dépourvus de calcium échangeable, de magnifiques iules et de grosses achatines (escargots géants) qui trouvent tout leur calcium dans les débris végétaux. Dans ces régions, plus que le calcium échangeable du sol, c'est le calcium total du sol, des litières et de la végétation qui est à considérer ; il en est de même pour le phosphore, dont les formes dites assimilables se trouvent fortement complexées par les hydroxydes de fer.

LES MYRIAPODES DANS LE SOL

Distribution

Les Lithobiides se rencontrent dans les litières et les abris de surface, car ils ne peuvent creuser et ils craignent une immersion prolongée, mais il est nécessaire pour ces Myriapodes que les litières soient assez épaisses et les abris de surface assez nombreux, étant donné qu'ils sont aussi sensibles à la sécheresse.

Les Polydesmides vivent de même en surface, mais ils sont plus résistants à la dessiccation que les Lithobiides. Ils ont cependant besoin de gros débris pour abriter leurs pontes et leurs mues.

Les Iulimorphes et les Géophiles peuvent s'enfoncer dans le sol et, en dehors des périodes de mues, ne sont que peu affectés par les inondations temporaires du milieu. Les Géophiles, par suite de leur susceptibilité à la dessiccation, tendent pendant les périodes sèches à demeurer plus à l'abri que les Iules. Les uns et les autres descendent plus en profondeur quand les conditions deviennent hostiles (chaleur, froid, sécheresse, prédateurs) ; ils remontent en surface pour leur nourriture. Ces déplacements verticaux sont saisonniers, nyctéméraux ou irréguliers.

Les Gloméris creusent comme les Iules mais, par suite de leur forme globuleuse, ils s'avèrent moins puissants et tendent plus à demeurer en surface. Ils marquent généralement une nette préférence pour les litières facilement décomposables.

Densité des Myriapodes dans les différents sols

Dans les sols sous forêt, les Diplopodes sont assez nombreux dans les mulls, mais généralement rares dans les litières acides sous conifères. Les Chilopodes sont au contraire souvent plus nombreux dans les sols sous conifères.

BORNEBUSCH (1930) indique une dominance des vers de terre, des Diplopodes et des Chilopodes Lithobiides dans les sols bruns tempérés forestiers (où l'on trouve souvent plus de 100 Diplopodes au mètre carré), et une dominance des Chilopodes Géophiles, des larves de Diptères et des larves d'Elatérides dans les podzols. GILYAROV et FOLKMANOVA (1957) ont aussi trouvé en Russie sous forêt une dominance de Lithobiides, alors que dans les steppes dominant des Géophiles dont les espèces varient selon les biotopes.

VAN DER DRIFT (1949, 1951), en Hollande, a par contre trouvé sous forêt de hêtres seulement 90 Diplopodes au m² pour 170 Chilopodes. NEF (1957) donne comme, moyenne, pour un mull sous forêt de feuillus de région tempérée, 110 Diplopodes au m² pesant 4,7 g et 40 Chilopodes pesant 1,8 g.

STRIGANOVA (1975b), dans les piedmonts des Carpathes, a trouvé 30 Diplopodes au m² sous forêt de hêtres, 46 Diplopodes au m² sous forêt sèche de chênes et 87 Diplopodes au m² sous forêt humide de chênes, ces diverses valeurs correspondant à la présence de 5 à 6 espèces différentes.

Dans les sols calcaires, existe une abondance d'Iules et surtout de Glomérus. Ces animaux roulés en boule peuvent résister longtemps à la dessiccation et la présence d'ions calcium limite leur perméabilité. Ce sont cependant des calcicoles facultatifs, car de nombreuses espèces vivent dans des sables pauvres en bases et dans les sols ferrallitiques des régions équatoriales, où ils dépendent beaucoup des litières. Les Iules et les Glomérus existent aussi dans les sols où manquent les animaux fouisseurs, dont ils prennent la place en tant que saprophages.

Dans les sols cultivés, on ne trouve guère de Glomérus, car ces espèces qui muent, pondent et se nourrissent en surface, ne trouvent plus de conditions satisfaisantes. Ils sont par contre nombreux dans les prairies naturelles non pâturées.

Espèces caractéristiques et espèces témoins

Pour une région donnée, et compte tenu de la végétation, il est possible de trouver des espèces ou des associations de Myriapodes caractéristiques des différents sols ; ce qu'a fait BLOWER (1956) dans différents types de sols anglais.

Dans les steppes arbustives du sud de la Russie, LOKSINA (1965) a constaté que si, en fonction des divers biotopes, les différences de Diplopodes sont assez peu significatives, par contre les rapports quantitatifs entre espèces apparaissent comme très caractéristiques.

Même dans les sols cultivés, les Diplopodes peuvent fournir des indications sur les propriétés physico-chimiques du milieu, et notamment sur les matières organiques, l'azote et les carences en potassium et en phosphore (HERBKE, 1962).

Certains Diplopodes ne sont plus parfois en équilibre avec le milieu dans lequel ils vivent. Des Diplopodes, en Angleterre, ont été ainsi considérés comme des espèces résiduelles datant d'anciennes forêts aujourd'hui disparues. De même, dans les steppes russes, GILYAROV a trouvé quatre espèces courantes d'Iules avec prédominance de *Chromatoiulus rossicus* dans les steppes dénudées et prédominance de *Sarmatiulus kessleri* sous couvert d'arbustes ; la déforestation diminue les *S. kessleri* sans les faire disparaître.

Il serait certainement intéressant de suivre en Afrique le devenir de la faune avec le recul de la forêt.

Action des Diplopodes dans la destruction des débris végétaux

D'après les différents auteurs, les Diplopodes sous forêt tempérée consomment annuellement entre 7 et 10 % de la litière et 4 à 16 % seulement de cette litière ingérée est utilisée par l'animal ; de grandes variations existent toutefois en fonction des Diplopodes et des divers peuplements végétaux (EDWARDS, 1974).

STRIGANOVA (1971) a observé dans le Caucase que les Diplopodes, avec une densité de quelques dizaines d'individus au m², sont capables de décomposer saisonnièrement 300 kg/ha de feuilles dont ils assimilent 30 à 40 %. Les Diplopodes (Iulidae notamment) digèrent activement les glucides et les protéines et décomposent particulièrement bien la cellulose (STRIGANOVA et VALLACHMEDOV, 1976) ; plus de la moitié de la cellulose des feuilles est par exemple décomposée par *Pachyiulus foetidissimus* (Mur). NIELSEN (1962) avait déjà signalé l'activité de la cellulase chez les Polydesmides. Les composés phénoliques des feuilles se trouvent fortement réduits (NEUHAUSER et HARTENSTEIN, 1978), mais la lignine ne semble pas assimilée par les Diplopodes.

Les Diplopodes, comme les vers, mélangent les débris végétaux avec le sol au cours de leur nutrition, mais BORNEBUSCH (1950) a fait remarquer que les déjections des Myriapodes renferment généralement trois fois moins de matières minérales que les déjections des Lombricides. Ils participeraient donc peu au mélange des débris organiques avec le sol minéral.

Les Diplopodes réduisent la litière à des fragments d'environ 100 microns de côté. Ces fragments peuvent ensuite être repris par des Collembolés, des Oribates ou des Enchytréides qui les réduisent à une taille encore plus inférieure.

Nous avons vu, en traitant au chapitre 2 de l'action de la faune sur l'humification des matériaux végétaux, que la faune du sol influence quantitativement et qualitativement les processus d'humification en fonction des diverses caractéristiques des équilibres pédologiques (BACHELIER, 1972, 1973a). Certains animaux toutefois, pour des raisons d'ordre biochimique, s'avèrent plus que d'autres favorables à l'humification des matériaux végétaux.

Chez les Diplopodes s'effectue le plus souvent un rapide brunissement des déjections traduisant leur humification. BANO, BAGYARAJ et KRISHNAMOORTHY (1976) ont constaté que, contrairement aux isolats bactériens, les isolats fongiques du tube digestif des Diplopodes influencent fortement les processus d'humification.

Rappelons que pour KUBIÉNA (1953) et divers auteurs anglais, les Myriapodes seraient responsables d'une forme particulière d'humus : le **mull-like-moder**. Cet humus forme, comme son nom l'indique, une transition entre l'humus mull et l'humus moder et résulterait de l'action combinée des Diplopodes (Iules et Glomérus), des larves d'Insectes et de quelques petits Lombricides. Les agrégats du mull-like-moder sont constitués par un mélange mécanique de constituants organiques et de particules minérales où les substances humiques agissent comme liant ; ces agrégats ont une faible stabilité et sont facilement dissociables en leurs éléments. Pour BLOWER (1955, 1956), dans les sols sableux et pauvres en bases, les Diplopodes contribueraient à la formation de mull-like-moder et dans les sols lourds, argileux et riches en bases à la formation de mull. Pour BRADE-BIRKS (1930), certaines espèces de Diplopodes seraient aussi destructrices des substances humiques.

Action des Myriapodes sur la physique et la chimie des sols

L'action des Myriapodes sur la physique et la chimie des sols dépend essentiellement de leur activité fouisseuse et de leur action favorable sur l'humification des débris végétaux. Nous avons déjà vu avec les vers de terre comment les galeries et l'humification modifient les caractéristiques physico-chimiques des sols.

D'après GILYAROV (1957), en même temps qu'ils aident à la décomposition de la litière et favorisent les processus d'humification, les Diplopodes des steppes russes (surtout *Sarmatiulus kessleri*) favorisent aussi l'accumulation du calcaire dans les Chernozems, peut-être par une évaporation plus facile des solutions du sol au sein des galeries.

Influence des pesticides

D'après EDWARDS et THOMPSON (1973), les Pauropodes sont très susceptibles à presque tous les pesticides. Les Symphyles qui vivent plus en profondeur seraient relativement plus tolérants, car moins en contact avec eux.

D'après les observations d'HOFFMAN et autres (1949), FLEMING et HAWLEY (1950), HITCHCOCK (1953), les organochlorés (D.D.T. et H.C.H.) ne semblent guère affecter les Chilopodes et les Diplopodes, même à des doses relativement élevées, comme par exemple 25 kg de D.D.T. ou 17 kg de H.C.H. gamma à l'hectare.

Le traitement des sols à l'aldrine (autre organochloré) peut même favoriser les Iules : dans une vieille prairie, un an après que celle-ci ait été retournée, localement traitée à l'aldrine et ensuite semée en maïs, ANGLADE et BERJON (1960) ont ainsi trouvé 10 à 28 Iules au m² dans la parcelle témoin non traitée à l'aldrine, 200 Iules au m² dans une parcelle largement traitée (6 kg à l'hectare) et 450 Iules au m² dans une parcelle faiblement traitée (3 kg à l'hectare). EDWARDS et THOMPSON (1973) ont aussi constaté que la plupart des pesticides ne modifient pas le nombre des Diplopodes, mais que, par contre, certains comme l'aldrine ou le phorate (organophosphoré) réduisent les Chilopodes.

TECHNIQUES D'ÉTUDE DES MYRIAPODES

Capture des Myriapodes

Les plus gros Myriapodes se capturent directement à la main. Pour les plus petits, il est à noter que dans les entonnoirs d'extraction par voie sèche, les Iules et les Polydesmides, par suite de leur résistance à la dessiccation, restent parfois dans l'échantillon, ou tout au moins sont parmi les derniers animaux à tomber. Par suite de différences dans la mouillabilité des cuticules, la séparation des Myriapodes par flottation peut aussi être faussée.

Pour les Symphyles, EDWARDS et DENNIS (1962) préconisent une séparation par flottation dans une solution saturée de chlorure de sodium brassée par une circulation d'air. Après filtration sur tamis à maille de 0,1 mm, les Symphyles sont récupérés dans un béccher, puis isolés par agitation dans du benzène. Ce benzène est gelé et transporté sur un creuset filtrant ; en se dégelant, il libère les Symphyles qu'on lave alors à l'alcool.

Conservation des Myriapodes

Les Myriapodes se conservent très bien dans de l'alcool à 70° renfermant 5 à 8 % de glycérine pour éviter qu'ils ne deviennent trop cassants. Pour les grosses pièces, et si l'on ne dispose que de peu d'alcool, on peut utiliser du formol à 10 % en changeant le bain au bout d'une semaine.

Tout milieu à base d'acide acétique est à proscrire, étant donnée la nature calcaire du test de ces animaux.

Préparation des petits Myriapodes

Éclaircissement

On peut éclaircir les Myriapodes à l'acide lactique ou au chloralphénol d'Amann en les chauffant doucement dans une lame à cavité, recouverte d'une lamelle.

Chloralphénol d'Amann ,

Hydrate de chloral cristallisé	2 parties
Acide phénique cristallisé	1 partie

ou

Hydrate de chloral cristallisé	2 parties
Monochlorophénol (para)	1 partie

D'après Langeron, on liquéfie ces deux mélanges à une douce chaleur et on les conserve en flacon compte-gouttes à pipette. Le premier a l'inconvénient de cristalliser trop facilement en hiver ; on peut reprocher au deuxième son odeur pénétrante et tenace. Tous deux sont miscibles aussi bien avec l'eau qu'avec le baume sans donner aucune espèce de trouble ou de précipité. Ils jouissent donc de la précieuse propriété d'éclaircir, de déshydrater et de permettre le passage direct dans le baume.

Montage

Le montage des pièces peut s'effectuer :

- Dans le liquide de Faure (1), après simple séchage à l'alcool ou après éclaircissement à l'acide lactique ou au chloralphénol.
- Dans le baume après éclaircissement au chloralphénol. Ce milieu autorise le passage direct des pièces dans le baume. Toutefois, si la lamelle de la lame creuse utilisée pour l'éclaircissement a dû être décollée à l'alcool, il est nécessaire de passer alors la pièce à monter dans des bains de déshydratation (xylol ou toluène).

(1) Liquide de Faure : cf. chapitre 10. Montage et conservation des Microarthropodes.

Chapitre 14

LES GROUPES SECONDAIRES

LES TURBELLARIÉS (géoplanaires)

LES NÉMERTES

LES ROTIFÈRES

LES GASTROTRICHES

LES ONYCHOPHORES OU PÉRIPATES

LES TARDIGRADES

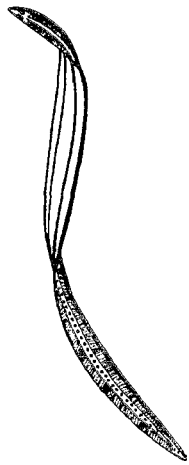
LES MOLLUSQUES

LES CRUSTACÉS

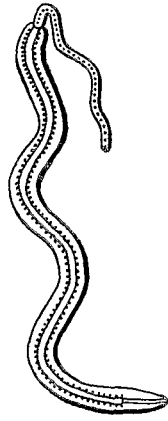
Copépodes, Amphipodes, Isopodes et Décapodes

LES VERTÉBRÉS

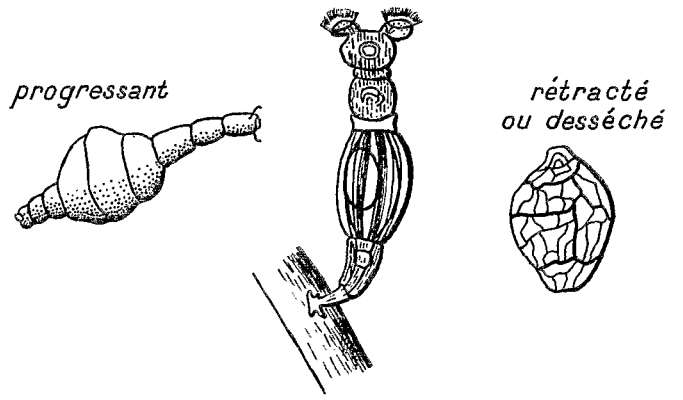
Reptiles, Insectivores, Rongeurs, Édentés, Oiseaux et Mammifères.



Géoplanaire



Némerte



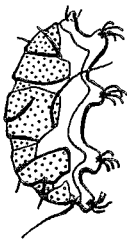
Rotifères Bdelloïdes



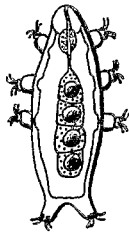
Gastrotriche



Onychophore (de 0,1 à 15cm)



Echiniscien



Macrobiote

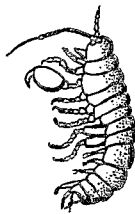
Tardigrades



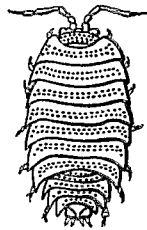
Mollusques



Copepode

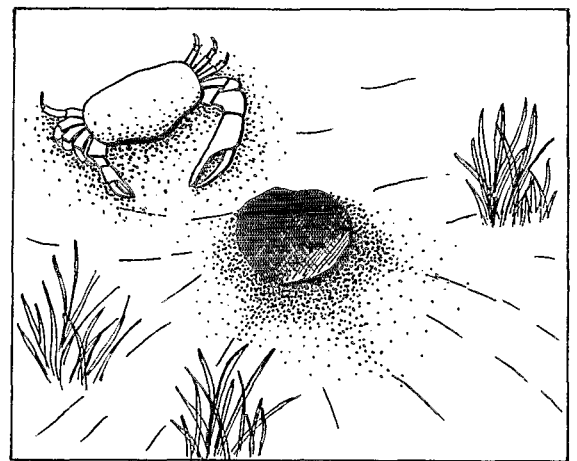


Amphipode



Isopode

Crustacés



Crabe fouisseur du Congo
Cardisoma armatum
à l'entrée de son terrier

Fig. 52 – Groupes secondaires de la Faune des sols.

LES GROUPES SECONDAIRES

Sont réunis dans ce dernier chapitre tous les animaux du sol dont il n'a pas encore été parlé et dont l'importance dans la pédogenèse et la dynamique des sols demeure généralement limitée.

LES TURBELLARIÉS (géoplanaires)

Les Nematelminthes (ou vers ronds) sont largement représentés dans les sols avec les Nématodes. Les Annélides (ou vers Annelés) le sont avec les «vers de terre» et les Enchytréides. Restent les Plathelminthes (ou vers plats) dont nous n'avons encore rien dit.

L'embranchement des Plathelminthes se divise en trois classes :

- les Turbellariés qui sont libres ;
- les Trématodes et les Cestodes qui sont parasites, tels la douve du foie pour les Trématodes et le ténia pour les Cestodes.

Selon la disposition de leur tube digestif (qui reste toujours en cul de sac), les Turbellariés se divisent à leur tour en :

Polyclades, à tube digestif ramifié,
Acoeles, à tube digestif régressé,
Rhabdocoeles, à tube digestif en sac simple,
Allocoeles, à tube digestif lobé,
Triclades, à tube digestif à 3 diverticules.

On peut trouver de petits Rhabdocoeles, Allocoeles et Triclades dans les sols humides, ou les films d'eau recouvrant les feuilles mortes. KUHNELT (1961) cite *Rhynchodemus terrestris* qui atteint 12 à 15 mm et a été trouvé près de Vienne dans des sols sous forêt. Certaines géoplanaires tropicales peuvent aussi atteindre le centimètre. Néanmoins, la plupart des géoplanaires dépassent rarement le millimètre. Par leurs mouvements, elles évoquent en milieu liquide la chute d'une feuille d'arbre, alors que les rotifères bdelloïdes se déplacent comme des chenilles arpeuteuses et que les nématodes sont animés d'un mouvement de fouet.

L'action des géoplanaires dans les sols reste négligeable. Toutes sont carnivores et se nourrissent de Nématodes, de Rotifères, de petites Annélides ou de Diatomées (KUHNELT, 1955 ; SAYRE et POWERS, 1967).

LES NÉMERTES

Ce sont des vers très allongés qui présentent à la fois des caractères de Platodes et des caractères d'Annélides (tube digestif complet notamment).

La plupart des Némertes sont marins, certains vivent dans les eaux douces, mais quelques espèces se rencontrent aussi dans les sols humides des régions équatoriales (géonémertes), où elles restent cependant rares.

Les géonémertes sont carnivores et possèdent une longue trompe prolongeant la bouche. Les plus grands peuvent atteindre la taille d'un ver de terre.

LES ROTIFÈRES

Ce sont de petits animaux de 200 à 400 microns, les plus grands atteignant le millimètre. Ils présentent un corps globuleux recouvert d'une cuticule ; leur tête porte une double couronne ciliée et leur extrémité postérieure, ou pied, peut se fixer à la fois par des cirres et une sécrétion collante.

On rencontre dans les sols hydriques des rotifères d'eau douce à segmentation parfois peu visible, mais les rotifères les plus courants dans les sols sont les rotifères bdelloïdes ; on les trouve dans les horizons de surface et surtout dans les mousses et les litières. D'allure caractéristique (cf. Fig. 52), les rotifères bdelloïdes présentent deux couronnes ciliées toujours en mouvement. Ils avancent, comme les sangsues et les chenilles arpeuteuses, en collant leur trompe le plus loin possible en avant et en rapprochant ensuite leur pied de cette trompe.

Les rotifères sont reviviscents. Quand l'eau vient à manquer, ils se contractent en télescopant tête et pied dans le corps ; celui-ci se referme à ses deux extrémités pour donner une petite sphère, qui secondairement se déshydrate. Quand l'eau revient, le processus inverse se déroule. Desséchés sous vide, des rotifères ont résisté expérimentalement à des températures de -271°C (point d'ébullition de l'hélium liquide) à $+78^{\circ}\text{C}$.

Leur nourriture se compose de petits débris végétaux, d'algues microscopiques, de bactéries, et, pour certains, de nématodes et de protozoaires.

Dans les sols forestiers, on peut en trouver de 50 000 à 1 million au m^2 , mais ils paraissent préférer les sols de prairie et les sols de culture, surtout si ces sols présentent une couverture de mousses. MALDAGUE (1959) a donné les résultats de comptage suivants pour des sols du Zaïre :

BIOTOPES	nombre au m^2 sur 2,5 cm d'épaisseur	
	Rotifères	Tardigrades
Forêt à <i>Scorodophloeus zenkeri</i>	196 000	
Forêt à <i>Brachystegia laurentii</i>	73 800	30 550
Jachère à <i>Brachiaria eminii</i>	450 000	23 750
Jachère à <i>Setaria sphacelata</i>	125 000	62 500
Culture de <i>Stylosanthes gracilis</i>	33 000	
Fourré à <i>Alchornea cordifolia</i>	68 500	66 500
Parasoleraie à <i>Musanga cecropioides</i>	205 500	42 800

D'après VOLZ (1954), 200 000 rotifères bdelloïdes pèsent approximativement un dixième de gramme.

Bien qu'assez nombreux, les rotifères ne représentent qu'une fraction minime de la biomasse et leur action dans les sols doit être insignifiante. Ils peuvent, par contre, peut-être aider à caractériser un type de sol et son régime hydrique de surface, et être à ce titre parfois intéressants pour le Pédobiologiste.

LES GASTROTRICHES

Ce sont de petits animaux très proches des rotifères mais non segmentés. Ils portent, à l'avant des touffes de cils vibratiles, sur le ventre deux bandes longitudinales de cils courts qui les aident à progresser, et à l'extrémité postérieure deux appendices divergents munis de glandes produisant une sécrétion adhésive.

On ne rencontre les gastrotriches que dans les sols très humides et ils y sont rares.

LES ONYCHOPHORES OU PÉRIPATES

Les Onychophores vivent sous les écorces et dans les litières des forêts chaudes et humides d'Afrique du Sud, du Congo, d'Australie, de l'Inde, d'Amérique tropicale, des Antilles. Ce sont des animaux relativement rares, qui ont l'aspect et la taille de petites chenilles ridées. Ils sont munis de pieds en forme de moignons (ou lobopodes) que termine une paire de griffes. Ils possèdent deux longues antennes terminales, deux yeux simples et une bouche ventrale qu'encadrent deux papilles orales sur lesquelles s'ouvrent des glandes à glu ; le péripate peut projeter cette glu pour se défendre jusqu'à 30 ou 40 centimètres.

Au chapitre 7, dans la systématique de l'embranchement des Arthropodes, nous avons mentionné les Onychophores comme étant des Arthropodes à antennes et à trachées formant la classe des Malacopodes. En fait, ils constituent «un clade autonome qui se place entre ceux des Annélides et des Arthropodes ; il ne descend pas du premier et n'est pas l'ancêtre du second, mais il doit y avoir un potentiel évolutif commun aux trois clades ; ils sont reliés par leurs bases inconnues à des formes antécambriennes, qui n'ont laissé aucune trace reconnaissable» (CUÉNOT, 1949).

Les Onychophores sont surtout carnassiers et se nourrissent de petits Arthropodes et notamment de termites. D'après CUÉNOT, ils mangent aussi des fibres de bois pourri, les excréments des insectes xylophages, des petits mollusques, des vers et des chenilles. Ce même auteur signale encore qu'en captivité, s'ils sont affamés, les Onychophores se mangent entre eux, mais que SEDGWICK en a élevés avec du foie cru de mouton...

LES TARDIGRADES

Ce sont de petits animaux, dont très peu d'espèces dépassent le millimètre. A côté des espèces marines et d'eau douce, existent de nombreuses espèces subterrestres qui vivent de préférence dans les lichens, les hépatiques, les mousses, les gazons et les litières. Comme les Rotifères, ils sont adaptés à un milieu alternativement sec et humide mais fuient les milieux réducteurs.

D'aspect massif, les Tardigrades, quand le milieu est humide, se déplacent d'une démarche lente et hésitante qui leur a fait donner le surnom d'ours d'eau (waterbeachs en anglais, wasserbären en allemand).

Les Tardigrades ne possèdent ni appareil circulatoire, ni appareil respiratoire, mais leur système musculaire et leur système nerveux sont bien plus développés que ceux des Rotifères et des Nématodes.

Ils sont soit incolores ou faiblement pigmentés (cas des Macrobiotés), soit colorés, le plus souvent en rouge ou en orange foncé (cas des Echinosciens). Le corps des Macrobiotés est dépourvu d'appendices, alors que la tête des Echinosciens est pourvue de cirres et de papilles et que sur leur corps existent des poils et parfois des piquants. Les Tardigrades possèdent une cuticule perméable à l'eau : celle-ci est lisse ou parsemée de toutes petites dépressions (perles) chez les Macrobiotés (Tardigrades nus) ; elle est par contre épaissie en plaques imbriquées et sculptées chez les Echinosciens (Tardigrades cuirassés). Les Macrobiotés ont deux griffes aux pieds, les Echinosciens en ont quatre. Les Macrobiotés rejettent leurs résidus alimentaires en tout temps, les Echinosciens ont une défécation qui coïncide avec leur mue, l'intestin se vidant dans la vieille cuticule.

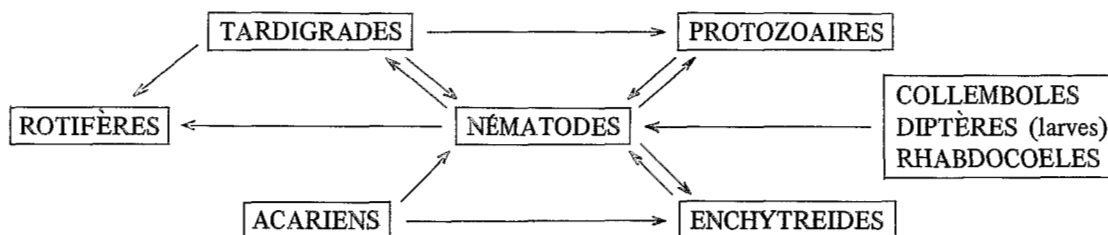
Du point de vue systématique, «il paraît satisfaisant de considérer les Tardigrades comme un clade autonome inséré sur une base inconnue, non loin de l'insertion du clade des Onychophores, l'un et l'autre précédant l'immense clade des Arthropodes» (CUÉNOT, 1949). On en fait souvent un sous-embranchement des Paraarthropodes, embranchement réunissant à la fois les Tardigrades, les Rotifères et les Pentastomides (parasites des sinus frontaux et des poumons de vertébrés).

Quand le milieu vient à se dessécher, les Tardigrades, comme les Rotifères et les Nématodes, peuvent se déshydrater ou, plus rarement, chez les espèces épiédaphiques s'enkyster. Les Tardigrades desséchés possèdent la résistance des Rotifères et des Nématodes : ils peuvent demeurer en vie plusieurs années et résister aux températures les plus extrêmes. Au cours d'expériences, RAHM (1923-1927) a ainsi porté des Tardigrades déshydratés sous vide de -190°C à $+151^{\circ}\text{C}$ sans les tuer, soit une différence de 341°C . Transportés par le vent, ces Tardigrades desséchés ou enkystés colonisent aussi bien les sols les plus éloignés que les lichens des plus hauts édifices.

Il existe dans les sols approximativement de 10 000 à 200 000 Tardigrades au m^2 selon les biotopes et plus particulièrement le couvert végétal. En dehors de quelques espèces, les Tardigrades seraient rares dans les sols acides. En général, on en sous-estime le nombre, car on ne peut les extraire sous l'eau comme les Rotifères et les Nématodes, et on ne les récolte pas dans les entonnoirs d'extraction ; seul le comptage direct permet d'avoir une idée de leur population. MALDAGUE (1959) en a fait des comptages dans quelques sols du Zaïre (cf. plus haut, les Rotifères).

L'action des Tardigrades dans les sols est certainement négligeable. Ils se nourrissent du contenu des cellules vertes dont ils percent la paroi avec leur stylet pour en aspirer le suc. Les Macrobiotés s'attaquent aussi à des Rotifères, à des Protozoaires et à des Nématodes, présentant ainsi une alimentation mixte.

HALLAS et YEATES (1972) ont étudié au Danemark les régimes alimentaires des Tardigrades présents dans un sol sous forêt de hêtres et ils ont proposé le schéma suivant concernant les relations proies-prédateurs existant dans ce sol, les flèches désignant les proies :



Les Tardigrades, comme les Rotifères, pourraient intéresser les Pédobiologistes en tant qu'animaux indicateurs.

LES MOLLUSQUES

Les escargots et les limaces représentent dans les sols l'embranchement des Mollusques, et plus précisément la classe des Gastéropodes et la sous-classe des Pulmonés. On divise les Gastéropodes pulmonés en Basommatophores et Stylommatophores.

Les Basommatophores n'ont qu'une paire de tentacules et les yeux non pédonculés : ce sont les limnées, les planorbes et les physes de nos étangs. Dans les sols très humides, KUHNELT (1955) signale qu'on peut trouver, surtout dans les vieilles forêts et sous les coussins de mousses, deux espèces de Basommatophores : *Carychium minimum* et *C. tridentatum*, animaux qui se nourrissent d'algues et de débris végétaux.

Les Stylommatophores ont deux paires de tentacules et des yeux pédonculés sur une de ces paires ; ce sont les escargots proprement dits et les limaces.

La majorité des escargots et des limaces se nourrissent en surface, n'étant actifs que si l'humidité du milieu est suffisante. Ils sont bien connus comme s'attaquant aux feuilles, aux herbes, aux champignons et aux plantes vivantes ; ce sont de sérieux prédateurs des jardins et des maraîchages, possédant des cellulases très actives dans leur suc digestif. Quelques espèces sont carnivores, telles les testacelles (petites limaces à coquille) qui peuvent poursuivre les vers à l'intérieur des sols ou telle encore la limace *Arion ater* qu'on trouve parfois sur les cadavres des petits animaux, hérissons ou oiseaux, par exemple.

Chaque espèce est plus ou moins sélective et a ses préférences alimentaires ; les feuilles de chêne et les feuilles de hêtre sont généralement peu appréciées.

Les escargots se rencontrent surtout dans les lieux abrités, sous les pierres, sous les feuilles, ou dans les herbes, KUHNELT (1955) cite *Caecilioides acicula* comme plus particulièrement adapté à la vie dans les crevasses du sol, où il se nourrit des mycéliums de champignons se développant sur les parois. Absent des sols sableux et des sols lourds, cet escargot se rencontre surtout jusqu'à 40 cm de profondeur, dans les sols calcaires à bonne porosité.

En général, les escargots et les limaces n'ont qu'un rôle très limité dans la vie des sols et ne dépassent pas quelques dizaines d'individus au m², mais ce n'est pas une règle absolue et il y a des sols où à certaines saisons (automne dans nos régions ou printemps en Afrique du Nord) ils deviennent extrêmement nombreux et recouvrent alors toutes les herbes et certains arbustes. THOMAS (1947) a ainsi compté dans un champ de blé 150 escargots au m² représentant un poids de 45 g. FRANZ (1950) cite des agglomérations de plusieurs centaines d'escargots au m². MASON (1974) donne aussi des densités très élevées de l'ordre de plusieurs centaines d'escargots au m² dans des prairies et des bois sur sol calcaire ; parfois même s'y observent plus de 1 000 escargots au m². BERRY (1966) - cité par MASON (1974) - a trouvé jusqu'à 3 197 escargots au m² sur des rochers recouverts de mousses. Beaucoup ont aussi pu constater l'importance que prennent les coquilles d'escargots dans certaines garrigues du midi.

En ce qui concerne les limaces, VAN DER DRIFT (1951) a trouvé dans une hêtraie une moyenne de 14 limaces (*Arion subfuscus*) au m². HUNTER et RUNHAM (1971) ont rappelé l'importance des limaces dans le monde en tant que pestes et en ont étudié la classification, la physiologie, le comportement et les méthodes de contrôle.

Dans tous les cas où les escargots pullulent, il est certain que, par leurs excréments, ils apportent à la faune et à la microflore du sol de grandes quantités de débris végétaux, déchiquetés, macérés et prédigérés, influençant ainsi les cycles biologiques et chimiques des sols.

MASON (1974) a cependant calculé que dans un bois de hêtres une population de 489 escargots au mètre carré, représentant - coquilles non comprises - une biomasse sèche de 700 g, ne consommait que 0,35 à 0,72 % de la litière, dont seulement la moitié était assimilée par eux. Ce taux élevé d'assimilation de 50 % serait dû au large bagage enzymatique que possèdent les Mollusques : carbohydrases, cellulase, pectinase, xylanase, chitinase... certains escargots d'ailleurs ne vivent que dans le bois pourri et s'en nourrissent.

Dans les forêts secondaires et les clairières des régions équatoriales d'Afrique vivent de gros escargots de la taille du poing (Achatines) qui sont parfois assez nombreux. A Madagascar, aux Iles Maurice et aux Comores, *Achatina fulica* est un prédateur des vanilliers s'attaquant aussi aux diverses cultures maraîchères et fruitières. Le ramassage de ces escargots et l'emploi de poisons étant des mesures insuffisantes pour en réduire les populations, il a été fait appel à d'autres escargots, prédateurs des premiers et importés d'Amérique ou d'autres îles (RANAIVOSOA, 1971).

Dans les vertisols, les tests brisés des Gastéropodes indiquent la profondeur à laquelle s'effectuent les fissures annuelles de dessiccation, et ils jouent certainement un rôle dans le cycle du calcium de ces sols.

Des recherches pédobiologiques restent à faire dans les sols à fortes populations d'escargots pour juger de leur importance dans la destruction des débris végétaux, comme de leur possible influence sur les cycles biologiques et chimiques.

NEWELL (1971) a plus particulièrement étudié les diverses méthodes d'estimation des populations et des biomasses de Mollusques ainsi que leur nutrition et leur activité.

LES CRUSTACÉS

4 ordres de crustacés seulement possèdent des représentants dans les sols : les Copépodes, les Amphipodes, les Isopodes et les Décapodes. Les Copépodes sont des crustacés inférieurs et microscopiques appartenant à la sous-classe des Entomostracés. Les Amphipodes, les Isopodes et les Décapodes sont des crustacés supérieurs appartenant à la sous-classe des Malacostracés.

Les Copépodes sont très peu représentés dans les sols, en dehors de certains petits *Canthocamptus*, que l'on trouve parfois dans des feuilles mortes très humides, où ils se nourrissent de petits animaux.

Les Amphipodes sont bien connus avec les « crevettes d'eau douce » ou gammares. Dans les sols, on n'en trouve en général qu'en bordure des ruisseaux ou dans les prairies et les forêts très humides. Ils se nourrissent de débris végétaux. Le genre *Orchestia* apparaît bien adapté à la vie dans les sols.

Les Amphipodes sont normalement assez rares, mais il en a été observé d'abondantes populations dans certains sols. BIRCH et CLARK (1953) ont ainsi trouvé dans la grande forêt d'Australie jusqu'à 4 000 *Talitrus silvaticus* (amphipode sauteur) au m² ; ces Talitres contribuent à la destruction des débris végétaux.

Les Isopodes, à côté d'animaux purement aquatiques, marins ou d'eau douce, renferment aussi les cloportes, qui ont une respiration superficielle ou trachéenne, principalement localisée sur les endopodites des pléopodes (appendices abdominaux).

La plupart des Isopodes vraiment terrestres étudiés jusqu'ici (Oniscoides) excrètent encore 50 % de leur azote à l'état d'ammoniacque ; ils ne produisent que peu d'acide urique et fort peu d'urée (SACCHI et TESTARD, 1971).

Trichoniscus pusillus a été observé vivre 1 à 2 ans, rarement 3, et jamais 4. Sa multiplication est très lente et il ne recolonise que difficilement les milieux après une sécheresse ou un gel par trop rigoureux (STANDEN, 1973). De nombreux cloportes peuvent cependant, dans de bonnes conditions, vivre 4 ans.

Les Isopodes sont omnivores, mais ils se nourrissent surtout de matières organiques d'origine végétale (feuilles, bois pourri, champignons) dont ils n'assimilent que 5 à 20 %. Les feuilles riches en polyphénols ne sont ingérées qu'après leur lessivage, encore que NEUHAUSER et HARTENSTEIN (1978) aient montré que jusqu'à 50 % des composés phénoliques présents dans certaines feuilles (*Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Betula alleghaniensis* et *Salix nigra*) disparaissent quand celles-ci sont consommées par les Isopodes, et notamment *Oniscus asellus*. Il semblerait que la diminution des composés phénoliques soit plus faible dans le cas de la consommation de ces mêmes feuilles par les Diplopodes. Les Isopodes fragmentent énergiquement les débris végétaux et, par leur forte production d'excréments, ont un rôle important dans l'écoulement du flux énergétique au sein des écosystèmes pédologiques (WHITE, 1968). Ils pourraient avec les Diplopodes transformer jusqu'à 10 à 30 % des litières végétales, mais certains auteurs jugent ces valeurs dix fois trop fortes. Ils ne paraissent pas pouvoir favoriser directement les processus naturels d'humification (STRIGANOVA, 1968), mais ils favorisent l'activité biologique générale du milieu.

Les cloportes sont le plus souvent fortement dépendants de l'humidité des sols en saison sèche et de la température en saison froide, d'où une distribution verticale différente de ces animaux selon les saisons (DAVIS, HASSALL et SUTTON, 1977). Certaines espèces sont aussi subordonnées à la présence de calcaire ; mais, si de nombreuses espèces préfèrent les sols alcalins (tel, par exemple *Armadillidium vulgare*), il en est d'autres qui peuplent les sols acides et même les humus de type mor (*Porcellio scaber*, *Oniscus asellus*, *Trichoniscus pusillus*).

On rencontre couramment des cloportes dans les caves et autres lieux humides (bois flottés, litières de forêt ou champignons), mais il existe aussi des cloportes adaptés à la vie dans les sols secs. DIMO (1945) a ainsi observé que, dans certains sols semi-désertiques du Sud-Est de la Russie, il existe des *Hemilepistus*, qui sont d'actifs fouisseurs. Ils creusent jusqu'à 60-90 cm, et remontent durant la saison sèche jusqu'à 494 g de terre au m² (soit près de 5 tonnes à l'hectare), sous forme d'agrégats de moyenne stabilité. VANDEL (1961) précise que dans ces régions arides ou semi-désertiques de l'Asie Centrale, les terriers des *Hemilepistus* possèdent des chambres aménagées à différents niveaux. Les chambres supérieures servent aux adultes, à l'entrepôt des nourritures et au dépôt des excréments ; les chambres inférieures sont réservées aux larves et aux jeunes. Les *Hemilepistus* sont essentiellement végétariens, s'attaquent aux tiges, aux feuilles et aux graines des plantes du lieu (Salsolacées et absinthe) ; ils absorbent aussi de la terre. On peut en trouver en moyenne 2, 3 terriers au m² soit, à raison d'environ 50 individus par terrier, une moyenne de 115 *Hemilepistus* au m². Les *Hemilepistus*, au cours de leurs trois mois d'activité annuelle, répandent en moyenne à la surface du sol et par hectare 1,5 tonne d'excréments et de matériaux d'origine profonde, riches en sels et en gypse. La surface du sol est parsemée de boulettes de terre renfermant des débris végétaux. Ainsi prend naissance un sol à structure granulaire, mieux aéré, plus riche en matières organiques et plus fertile. Les graines d'avoine y germent plus rapidement ; les tiges de ces graminées y sont deux fois plus longues et les graines y pèsent deux fois plus. Toutefois, s'ils améliorent les sols, les *Hemilepistus* commettent aussi de redoutables dégâts dans les pâturages, les cultures et les semis, en particulier vis-à-vis du tournesol, du maïs, de l'orge, du sainfoin et de la luzerne. Un champ de luzerne peut être à moitié détruit avec une densité de 200 000 à 600 000 *Hemilepistus* à l'hectare (soit 20 à 60 au m²) et totalement détruit avec 8 millions de ces animaux à l'hectare (soit 800 au m²).

MALDAGUE (1959) a trouvé au Zaïre de 60 à 100 Isopodes au m² dans des jachères à graminées et des vieilles prairies. Il estime qu'ils sont beaucoup moins fréquents dans les biotopes forestiers. SUTTON (1968) a trouvé dans des sols calcaires en Angleterre 2 000 *Trichoniscus pusillus* au m² et 40 à 265 *Philoscia muscorum* migrant l'hiver en profondeur.

Des valeurs parfois très élevées ont été données : 4 000 Isopodes au m² dans une forêt australienne, 5 000 *Armadillidium vulgare* au m² en Californie, 7 900 *Trichoniscus pusillus* au m² dans une prairie broussailleuse en Angleterre (SUTTON, 1972).

Sous les climats tempérés, il peut facilement exister dans les sols sous forêt de 50 à 200 Isopodes au m², soit approximativement une biomasse de 0,4 à 1,6 g.

Les excréments des Isopodes ont la forme de petites plaquettes rectangulaires présentant généralement une gouttière médiane sur une de leurs faces.

Les Isopodes seraient très sensibles aux organochlorés (D.D.T. et H.C.H.)

Les Décapodes réunissent les représentants supérieurs de la classe des Crustacés. Il en est qui sont nageurs (comme les crevettes) et d'autres marcheurs. Parmi ces derniers, on distingue :

- les macroures à abdomen bien développé : écrevisses, homards ;
- les brachyours à abdomen réduit et replié sous le céphalothorax : crabes ;
- les anomours à abdomen en régression : pagures ou Bernard l'Ermite, crabes de cocotiers.

Il est des Décapodes macroures, brachyours et anomours adaptés à la vie terrestre.

Dans l'est des États-Unis (environs de Washington), il est une écrevisse (*Cambarus diogenes*) qui, en plein champ et loin de tout ruisseau, se creuse en terrain argileux un terrier au fond duquel se trouve une chambre pleine d'eau où elle demeure l'été. «La galerie verticale aboutissant à cette chambre peut avoir un mètre de longueur et 4 cm de diamètre. Elle présente, d'ordinaire, des ramifications latérales qui constituent autant de refuges soit contre des ennemis, soit contre les facteurs physiques... Le terrier possède deux orifices ; l'un en haut du puits vertical, l'autre à l'extrémité d'une galerie oblique. Les orifices sont au sommet de monticules, sortes de cratères qui résultent de l'accumulation des matériaux rejetés par l'écrevisse» (BERTIN, 1940).

THORP (1967) a décrit dans le sud de l'Indiana (U.S.A.) des terriers d'écrevisses cimentés, d'environ 20 cm de haut et 10 à 20 cm de diamètre pesant approximativement 1,4 kg. Certains de ces terriers descendent jusqu'à 40 cm de profondeur, et il en existe 1 550 à l'hectare, chaque terrier pouvant être détruit et reconstruit 3 à 4 fois en une saison. THORP (1967) a d'autre part étudié dans l'est du Texas une surface de sol où se rencontrent 50 000 petites cheminées de nids d'écrevisses à l'hectare (soit 5 au m²) ; la nappe phréatique se localise dans ces sols entre 30 et 60 cm de profondeur. Il a aussi été décrit dans l'est des États Unis des sols à terriers d'écrevisses comblés depuis des milliers d'années, qui s'avèrent les derniers indices d'une nappe aquifère jadis proche de la surface et aujourd'hui disparue.

Dans certains cas, ces écrevisses américaines ont à la longue fini par enlever à des couches argileuses leur caractère d'imperméabilité. Certaines sont nuisibles aux cultures : *Cambarus hagenianus* est ainsi prédatrice du coton et du blé.

Il existe aussi des écrevisses dans certains sols d'Australie, dont *Engaeus sp.* Erichson (ASHTON, 1975).

De nombreux crabes terrestres existent de même dans les sols des pays chauds. Certains, comme les *Cardisoma*, creusent des terriers dans les sols sableux des littoraux marins, tel *Cardisoma carnifex* des îles de la Polynésie, qui tond littéralement de grandes surfaces de végétations, mais est en fait omnivore ;

tel aussi *Cardisoma armatum* du Congo. D'autres, comme les *Gelasimus*, habitent la mangrove, mais il en est qui vivent loin de tout cours d'eau sur de hauts plateaux (plateau de l'Adamaoua au Cameroun, par exemple). Ces crabes ne sortent que la nuit de leurs terriers et ils apprécient alors tout particulièrement les immondices des villages. Ces crabes terrestres sont parfois nuisibles aux plantations, tel le crabe Tourlourou des Antilles *Gecarcinus ruricola*. D'autres crabes sont dans l'ouest de l'Inde prédateurs de la canne à sucre.

Le crabe des cocotiers (*Birgus latro*) est en fait un anomoure, et non un brachyoure. C'est un Bernard l'Ermite d'abord marin qui devient secondairement terrestre, creusant alors des terriers et se nourrissant de noix de coco ; sa cavité branchiale richement vascularisée lui sert de poumon.

Tous ces Décapodes terrestres influencent par leurs terriers les sols qu'ils colonisent.

LES VERTÉBRÉS

Pour terminer cet inventaire de la faune du sol, il nous faut encore citer divers vertébrés qui demeurent dans les sols, y effectuent des remontées de matériaux et, par suite de leur régime alimentaire, peuvent influencer la pédofaune et même la végétation locale.

On trouve parmi ces vertébrés du sol :

1 — des **Reptiles**, comme les curieux Amphisbaenidae, qui sont des lézards sans pattes des pays chauds, ou certains serpents, tels les Typhlopidae et les Uropeltidae (serpents fouisseurs confinés aux Indes et à Ceylan, ayant une tête pointue et une queue trapue) ;

2 — des **Insectivores**, comme les musaraignes et surtout les taupes.

Les taupes établissent leurs galeries dans des sols meubles de pH généralement supérieur à 4 ou 5 (RICHARDSON, 1938 ; MILNER et BALL, 1970) et conservant si possible une humidité satisfaisante au cours de l'année : petites terrasses alluviales en bordure de ruisseaux, par exemple. Le nid des taupes possède des galeries de ventilation et un réseau de galeries de circulation jouant le rôle de piège chausse-trappe pour les vers.

Dans les jardins et les terres arables légères, les taupes circulent d'habitude à 10 ou 20 cm de profondeur. Dans les pâturages, à 20 ou 40 cm. En hiver, elles circulent à l'abri du froid, vers 40 ou 60 cm. Leurs galeries ont environ 5 cm de diamètre. Quand ces galeries sont abandonnées, elles se remplissent souvent de terre issue des horizons supérieurs, et donnent alors naissance à de grandes trainées sombres dans les horizons sous-jacents plus clairs. Les taupes mélangent le sol minéral aux matières organiques et se nourrissent de larves d'insectes, de chenilles et surtout de vers.

En analysant le contenu stomacal de 293 taupes récoltées au cours d'une année autour de Berlin, OPPERMANN (1968) a constaté que la nutrition des taupes varie considérablement selon les lieux et les saisons. Les vers de terre, par exemple, constituaient moins de 10 % du contenu stomacal des taupes dans une forêt de pins en octobre et plus de 90 % dans une forêt de feuillus en août. Des changements apparaissent aussi dans les autres composants de l'alimentation des taupes : larves d'insectes et nymphes de Coléoptères, Diptères, Lépidoptères et Hyménoptères. Les insectes imago, les Myriapodes, les Aranéides, les Acariens, les Gastéropodes, les Vertébrés et les œufs d'Invertébrés constituaient moins de 5 % des contenus stomacaux, exception faite pour les taupes vivant dans une forêt de pins où ils en constituaient 15 %. Des fragments de truffe (Ascomycètes) furent trouvés dans 30 % des estomacs étudiés. L'apparition de «pierres stomacales» et de paquets de fibres végétales varient aussi considérablement selon les saisons et ne paraissent pas nuire aux taupes.

D'après DAHL (1891), les taupes constituent une réserve alimentaire d'hiver avec des vers de terre vivants, dont elles tranchent au préalable la tête avant de les murer. Dans une telle réserve, DAHL a trouvé 1 280 vers murés le long d'une galerie, par groupes d'environ 10, et pesant tous ensemble dans les 2 kg. ÉVANS (1948b) a identifié les vers ainsi stockés par les taupes européennes et a trouvé principalement des *Lumbricus terrestris*. Cette espèce pénètre dans les galeries des taupes et se fait ainsi tout naturellement attraper.

RITSCHIE (1920) a fait ressortir que la régulation du nombre de taupes par les oiseaux de proie pouvait être importante. Ainsi, dans la plaine du Pô, à la suite d'une sévère chasse des oiseaux de proie, les taupes se sont mises à pulluler, ont creusé les digues et ont été indirectement cause de l'inondation de très nombreux kilomètres de plaine.

ABATUROV et KARPACHEVSKIY (1965) indiquent que les taupinières couvrent 28 % de la surface du sol dans une forêt à oxalis et à sapins de la région de Moscou et 47 % dans une forêt à carex et à sapins. ABATUROV (1968) précise que leur activité est intense sous feuillus, mais par contre faible et ne donnant lieu qu'à des galeries de surface sous sapins.

MELLANBY (1960, 1967) a souligné l'importance de l'action des taupes et a voulu la comparer à celle des vers. La respiration des mammifères est dix fois supérieure à celle des vers (qui est de 0,05 ml d'oxygène par g et par heure), et la respiration des taupes l'est même cent fois. De plus, les vers dans les sols ne se tordent pas comme dans un respiromètre ; l'été ils estivent, et l'hiver ils passent en vie ralentie, alors que les taupes accroissent leur métabolisme pour maintenir leur température. Les taupes sont des mammifères très actifs, mais elles manifestent cependant en 24 h trois périodes de repos de 3 à 5 h et trois périodes d'activité sans rythme journalier bien régulier. Une taupe de 110 g ingère par jour 20 à 30 g de larves d'insectes ou environ 40 g de vers de terre (tube digestif vide), soit approximativement 15 kg de nourriture par an. La survie d'une taupe privée de nourriture ne peut dépasser quelques jours ; deux à quatre selon les auteurs.

RAW (1961) a fait remarquer qu'il ne fallait pas, pour deux groupes aussi différents que le sont les vers et les taupes, juger de leur action sur les sols d'après leur métabolisme, car si en 24 h deux taupes peuvent remonter à la surface un poids de sol plus important que ne peut le faire une demi-tonne de vers, en un an les vers auront cependant fini par produire près de onze tonnes de turricules à bonne structure. De plus, les taupes sont le plus souvent nuisibles aux cultures, alors que l'action des vers est presque toujours favorable à la fertilité des sols.

L'action des taupes sur les sols contribue à en diminuer la densité apparente et à en accroître la porosité, la perméabilité et la rétention d'eau, mais ces modifications physiques sont peu stables et tendent à disparaître en quelques années avec le départ des taupes (ABATUROV, KARPACHEVSKIY, 1966). Les taupes contribuent aussi à compenser le lessivage des éléments chimiques du sol par leur travail de remontée des éléments profonds (ABATUROV, 1966). ABATUROV (1972) a calculé qu'en Russie, dans un sol podzolique à feutrage racinaire épais et situé sous forêt de chênes et de sapins, les taupes remontent chaque année en surface jusqu'à 19 tonnes à l'hectare de matériel issu de l'horizon 10-40 cm, ce qui correspond à un apport chimique de 47 kg/ha de silicium, 74 kg/ha de fer, 139 kg/ha d'aluminium et 36 kg/ha de calcium et de magnésium, soit respectivement 4,7 g, 7,4 g, 13,9 g et 3,6 g au m². L'apport en surface de ces éléments par les litières fut jugé nettement moins important.

Toujours en Russie, VORONOF (1968) a montré que les caractéristiques physiques et chimiques des sols sont considérablement modifiées par le fouissage des taupes et qu'un changement peut en découler dans la végétation, notamment avec l'implantation de plantes xérophytes ; cet auteur a de plus observé que les rejets des taupes sont souvent colonisés par les fourmis qui y implantent leur nid en étalant ces rejets et en contribuant à les rendre plus humiques. Les taupes en creusant abîment les jeunes racines des arbres mais, par leurs galeries, et avec l'aide des fourmis, ameublissent le sol, le modifient chimiquement et facilitent la pénétration de la végétation de prairie à l'intérieur des zones boisées.

Un moyen simple de se débarrasser des taupes qui bouleversent les planches des jardins ou défigurent les pelouses est de dégager l'orifice des galeries des taupinières, d'y introduire un tuyau de caoutchouc en tassant du pied la terre autour, et d'y envoyer du gaz butane.

3 — des **Rongeurs**, tels : les rats, les souris et les campagnols dans nos régions ; les Spermophiles (voisins des marmottes) dans le nord de l'Europe et les steppes d'Asie ; les Géomys et les Thomomys (proches des rats) ainsi que les «chiens de prairie» ou Cynomys (ressemblant à des marmottes) en Amérique ; les Lemmings en Scandinavie,...

Parmi les Spermophiles d'Europe, le Souslick (*Citellus citellus*) est un rongeur bien connu de l'Autriche à la Sibérie.

KUHNELT (1955) indique que les Géomys et les Thomomys montrent une préférence certaine pour les plantes à longues racines verticales et favorisent par contre coup les herbes ayant des racines courtes, d'où, dans les sols colonisés par ces rongeurs, un tapis herbacé plus dense et une érosion moins intense. LAYCOCK et RICHARDSON (1975) ont étudié aux U.S.A. les très importants changements de végétation déterminés par les populations de *Thomomys talpoides*.

Les rongeurs effectuent aussi d'importantes remontées de sol. ABATUROV (1972) a estimé qu'en Russie, dans un semi-désert à solonetz argileux, les Géomys et les Spermophiles remontent chaque année en surface jusqu'à 1,5 tonne à l'hectare de matériel issu des horizons sous-jacents 40-200 cm, ce qui se traduit pour l'horizon supérieur du sol étudié par un apport annuel de 10 kg/ha d'aluminium, 1 kg/ha de fer, 58 kg/ha de calcium, 8 kg/ha de soufre et 24 kg/ha de sels solubles et autres composés.

KCHODACHOVA (1971) a trouvé dans les steppes-prairies de la zone centrale des chernozems de Russie jusqu'à 150 à 200 campagnols ordinaires (*Microtus arvalis*) à l'hectare. Leurs colonies occupent environ 30 % de la superficie disponible, l'étendue totale de leurs galeries atteint 2 km à l'hectare et le volume de terre déplacé annuellement équivaut à 1 % de l'horizon supérieur du sol où ils vivent. Là aussi, les campagnols modifient la nature du couvert végétal, mais pour d'autres raisons : la végétation se trouvant éclaircie, sa strate inférieure tend à se développer. De plus, les campagnols accroissent la porosité du sol et en améliorent la structure. Le sol est superficiellement plus sec, mais sa rétention d'eau est accrue. La dégradation des végétaux morts est accélérée et le sol s'enrichit en matières organiques. Il se manifeste une plus grande productivité végétale et notamment un accroissement des parties souterraines. Dans le cas présent, les campagnols, bien qu'améliorant les sols, diminuaient cependant les récoltes.

ABATUROV (1963) a de même étudié le rôle de *Lagurus lagurus* Pall. (rongeur voisin des souris) dans les sols de steppe. Ce rongeur accroît les teneurs en matières organiques et en favorise la désalinisation. La colonisation des sols salins par ce rongeur s'accompagne d'un développement des herbes et des plantes herbacées supportant mal la salinité, d'où une végétation plus luxuriante.

Il a été aussi observé en Russie dans les sols à alcali (solontchack et solonetz) des rives sud de la mer Caspienne, que le Souslik *Citellus pygmaeus* (petite marmotte) influençait fortement la pédogenèse de ces sols et contribuait à en favoriser la désalinisation (KHODASHOVA et DINESMAN, 1961). ZUBKOVA (1971) a montré que dans les régions semi-arides de la basse Volga, donc toujours en bordure de la mer Caspienne, les buttes de sol provenant du fouissage récent des marmottes étaient riches en sels solubles, en gypse et en carbonates remontés de l'horizon B des solonetz. Ces buttes soumises à un lessivage, surtout latéral, se désalinisent, alors que les carbonates tendent à s'y accumuler.

Pour l'Afrique, HUBERT, LEPRUN et POULET (1977) ont montré l'importance écologique des facteurs édaphiques dans la répartition spatiale de quelques rongeurs au Sénégal : les sols interviennent vis-à-vis des rongeurs par les difficultés qu'ils opposent au creusement, par le couvert végétal qu'ils supportent et par les conditions d'humidité et de température qu'ils permettent dans les nids des espèces fouisseuses.

Rappelons enfin que les lapins peuvent dans les sols sableux réduire la végétation de surface et, sur les pentes, favoriser les processus d'érosion.

4 — des **Édentés**, comme les Tatous d'Amérique et les Oryctéropes d'Afrique. Nous avons observé dans le centre Cameroun, sur les plateaux de l'Adamaoua, des sols ferrallitiques profonds très largement colonisés par les Oryctéropes. Ces animaux ont la taille de cochons, possèdent un groin allongé, une queue massive et très musclée (qui peut s'avérer une massue redoutable), et surtout de très grandes griffes aux pattes antérieures ; ce sont de remarquables fouisseurs. Se nourrissant principalement de fourmis, ils creusent rapidement à plusieurs mètres de profondeur des galeries de 50 à 60 cm de diamètre. Dans les sols où ils existent en assez grand nombre, ils homogénéisent rapidement tous les profils, y effaçant les effets du lessivage.

5 — Bien que ne demeurant pas dans les sols, certaines populations d'Oiseaux peuvent, par leurs excréments (guano), en modifier fortement la chimie.

SYROECHKOVSKII (1959) a montré que, dans les régions circumpolaires de l'antarctique, la principale source de matières organiques des sols bruts de ces régions était constituée par les excréments des pingouins ; animaux dont la densité peut être de 1 800 au kilomètre carré. Ceux-ci retirent de l'océan durant les quatre mois chauds de l'année environ 556 tonnes d'organismes marins. Les algues bleu-vertes, les duvets et les plumes viennent encore s'ajouter à leurs excréments.

ASHTON (1975) rapporte aussi qu'en Australie les oiseaux-lyres mélangent activement la litière à la partie supérieure du sol en travaillant au cours de l'année approximativement la moitié de la surface offerte. Ce travail peut par contre localement favoriser l'érosion.

6 — Enfin, pour les **Mammifères**, il nous faut signaler l'effet du piétinement du bétail qui accroît la densité apparente des sols et les inégalités de surface, et qui diminue la stabilité structurale, la pénétrabilité du sol et la production des herbages (MULLEN, JELLEY, McALEESE, 1974). Cet effet nocif du piétinement est toutefois contrebalancé le plus souvent par l'effet favorable de la fumure et un labour biologique accru de la faune du sol, et notamment des vers de terre. Un pâturage modéré peut aussi parfois déterminer une productivité plus grande de la végétation (ANDRZEJEWSKA, 1974).

Bibliographie

- ABATUROV B.D. (1963) – Influence of steppe *Lagurus lagurus* Pall. on the soil. *Soviet Soil Sci.*, 2, 175-179.
- ABATUROV B.D. (1966) – Effet de l'activité fouisseuse de la taupe (*Talpa europaea*) sur le cycle des substances dans une biocénose forestière (en russe). *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 168, 935-937.
- ABATUROV B.D. (1968) – Influence de l'activité de fouissage de la taupe sur la litière du sol et la végétation dans la forêt de feuillus (en russe). *Pedobiologia*, 8, 2, 239-246.
- ABATUROV B.D. (1972) – The role of burrowing animals in the transport of mineral substances in the soil. *Pedobiologia*, 12, 4, 261-266.
- ABATUROV B.D. et KARPACHEVSKIY L.O. (1965) – Influence of moles on forest soil. *Soviet Soil Sci.*, 6, 626-632.
- ABATUROV B.D. et KARPACHEVSKIY L.O. (1966) – Effect of moles on the water-physical properties of sod-podzolique soils. *Soviet Soil Sci.*, 6, 667-674.
- ABRAHAMSEN G. (1971) – The influence of temperature and soil moisture on the population density of *Cognettia sphagnetorum* (Oligochaeta : Enchytraeidae) in cultures with homogenized raw humus. *Pedobiologia*, 11, 5, 417-424.
- ABRAHAMSEN G. (1972) – Ecological study of Lumbricidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soils. *Pedobiologia*, 12, 4, 267-281.
- ABRAHAMSEN G. (1973a) – Studies on body-volume, body-surface area, density and live weight of Enchytraeidae (Oligochaeta). *Pedobiologia*, 13, 1, 6-15.
- ABRAHAMSEN G. (1973b) – Biomass and body-surface area of populations of Enchytraeidae and Lumbricidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soils. *Pedobiologia*, 13, 1, 28-39.
- ABROSIMOVA L.N. et REVUT I.B. (1964) – Biological activity and the composition of soil air in the plow layer. *Soviet Soil Sci.*, 7, 682-691.
- ALAM M.M., KHAN M.W. et SAXENA S.K. (1974) – Inhibitory effect of culture filtrates of some rhizosphere fungi of okra on the mortality and larval hatch of certain plant-parasitic nematodes. *Indian J. Nematology*, 3, 2, 94-98.
- ALEXANDROVA L.N. (1960) – On the composition of humus substances and the nature of organo-mineral colloids in soil. *7è Congrès Int. Soc. of Soil Sci. (Madison, USA)*, Comm. II, vol. II, XI, 74-81.

- ALICATA P., ARCIDIACONO R., CARUSO D. et MARCELLINO I. (1973) – Distribution et fluctuations saisonnières des populations de quelques espèces d'Oribates (Acariens) du sol d'un bois de chênes verts de l'Etna. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 10, 4, 535-537.
- ALINIAZEE M.T. (1975) – Thermal unit requirements for determining adult emergence of the western cherry fruit fly (Diptera : Tephritidae) in the Willamette Valley of Oregon. *Environmental Entomology*, 5, 3, 397-402.
- ALLISON FRANKLIN E. (1968) – Soil aggregation. Some facts and fallacies as seen by a microbiologist. *Soil Sci.*, 106, 2, 136-143.
- ALONI J. (1975) – Le sol et l'évolution morphologique des termitières géantes du Haut-Shaba (Rép. Zaïre). *Pédologie* (Bull. Soc. Belge, Pédologie), XXV, 1, 25-39.
- ANDRZEJEWSKA L. (1974) – Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (The Carpathians). V – Herbivores and their effect on plant production. *Ekologia Polska*, 22, 3/4, 527-534.
- ANGLADE P. (1967) – Étude de populations de Symphyles en sol cultivé et d'influence de traitements du sol. In «*Progress in Soil Biology*» (North-Holland Publ. Comp., Amsterdam), 372-381.
- ANGLADE P. et BERJON J. (1960) – Répercussions sur une population de Iulides (Myriapodes, Diplopodes) de divers traitements du sol à l'aldrine. *Rev. Zool. Agric.*, 59, 41-43.
- ANSTETT A. (1951) – Sur l'activation microbiologique des phénomènes d'humification. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 37, 262-264.
- ASHTON D.H. (1975) – Studies of litter in *Eucalyptus regnans* forests. *Austr. J. Bot.*, 23, 3, 414-433.
- ASPIRAS R.B., ALLEN O.N., CHESTERS G. et autres (1971) – Chemical and physical stability of microbially stabilized aggregates. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.*, 35, 283-286.
- ASPIRAS R.B., ALLEN O.N., HARRIS R.F. et CHESTERS G. (1971a) – Aggregate stabilization by filamentous microorganisms. *Soil Sci.*, 112, 4, 282-284.
- ASPIRAS R.B., ALLEN O.N., HARRIS R.F. et CHESTERS G. (1971b) – The role of microorganisms in the stabilization of soil aggregates. *Soil Biol. Biochem.*, 3, 4, 347-353.
- ATALLA E.A.R. et HOBART J. (1964) – The survival of some soil mites at different humidities and their reaction to humidity gradients. *Ent. exp. & appl.*, 7, 215-228.
- ATHIAS Fr. (1973) – Étude quantitative du peuplement en Microarthropodes du sol d'une savane de Côte d'Ivoire. Thèse de 3^è cycle. Analyse dans *Bull. d'Écologie*, déc. 1973, IV, 4, 370-371.
- ATHIAS Fr. (1974) – Note préliminaire sur l'importance de certains facteurs mésologiques vis-à-vis de l'abondance des Acariens d'une savane de Côte d'Ivoire. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 11, 1, 99-125.
- ATHIAS Fr. (1975) – Données complémentaires sur l'abondance et la distribution verticale des Microarthropodes. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Écologie générale*, 24 mai-juin 1975, 1-28.
- ATHIAS Fr., JOSENS G. et LAVELLE P. (1974) – Le peuplement animal des sols de la savane de Lamto. In «*Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire)*». V - Les organismes endogés». *Bull. de liaison des Chercheurs de Lamto*, numéro spécial 1974, fasc. V, 45-54.
- ATHIAS Fr., JOSENS G. et LAVELLE P. (1975a) – Traits généraux du peuplement animal endogé de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). In «*Progress in Soil Zoology*». Proc. 5th Int. Coll. Soil Zool. (Prague), Jan Vanek éd., Dr W. Junk (La Hague) et Academia (Prague), 375-388.

- ATHIAS Fr., JOSENS G. et LAVELLE P. (1975b) – Influence du feu de brousse annuel sur le peuplement endogé de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). In «*Progress in Soil Zoology*». Proc. 5th Int. Coll. Soil Zool. (Prague), Jan Vanek éd., Dr W.Jung (La Hague) et Academia (Prague), 389-397.
- ATHIAS-HENRIOT C. et CANCELA DA FONSECA J.P. (1976) – Microarthropodes édaphiques de La Tillaie (Forêt de Fontainebleau). Composition et distribution spatio-temporelle d'un peuplement en placette à litière de hêtre pure (Acariens et Collemboles). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 13, 2, 315-329.
- ATKINSON R.J.C. (1957) – Worms and weathering. *Antiquity*, 31, 219-233.
- ATLAVINYTE O. (1964) – Distribution of earthworms (Lumbricidae) and larvae of Insects in the eroded soil under cultivated crops. *Pedobiologia*, 4, 4, 245-250.
- ATLAVINYTE O. (1971) – The activity of Lumbricidae, Acarina and Collembola in the straw humification process. *Pedobiologia*, 11, 2, 104-115.
- ATLAVINYTE O. et DACIULYTE J. (1969) – The effect of earthworms on the accumulation of vitamin B12 in soil. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 165-170.
- ATLAVINYTE O.P., DACHYULITE Ya.A. et LUGAUSKAS A. Yu. (1971) – Corrélations entre le nombre de vers de terre, les microorganismes et la vitamine B12 dans un sol fertilisé avec de la paille. (en russe). *Liet. TSR Moksiu Akad. Darb., Sér. B*, 3, 43-56.
- ATLAVINYTE O. et LUGAUSKAS A. (1971) – The effect of Lumbricidae on soil microorganisms. In «*Organismes du sol et production primaire, IV Colloquium pedobiologiae (Dijon 14/19-IX-1970)*», INRA, 73-80.
- ATLAVINYTE O. et POCIENE C. (1973) – The effect of earthworms and their activity on the amount of algae in the soil. *Pedobiologia*, 13, 6, 445-455.
- ATLAVINYTE O. et VANAGAS J. (1973) – Mobility of nutritive substances in relation to earthworm numbers in the soil. *Pedobiologia*, 13, 5, 344-352.
- AUBRÉVILLE A. (1959) – Les fourrés alignés et les savanes à termitières buissonnantes des plaines de Winneba et d'Accra (Ghana). *Bois et Forêts Trop.*, 67, 21-24.
- AUCAMP J.L. et BUTCHER J.W. (1971) – Conversion of DDT to DDE by two mite species. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 8, 4, 635-638.
- AUCAMP J.L. et RYKE P.A. (1964) – Preliminary report on a grease film extraction method for soil micro-arthropods. *Pedobiologia*, 4, 1/2, 77-79.
- AVEL M. (1929) – Recherches expérimentales sur les caractères sexuels somatiques des Lombriciens. *Thèse (Fac. Sci. Paris)*. Sér. A, n°1191/2058.
- AVEL M. (1959) – Classe des Annélides Oligochètes. In «*Traité de Zoologie*» Masson éd. (Paris), T.V., fasc. I, 224-470.
- AVERNER M. et FULTON C. (1966) – Carbon dioxyde : signal for excystement of *Naegleria gruberi*. *J. Gen. Microbiol.*, 42, 245-255.
- AYALA A., ROMAN J. et TARJAN A.C. (1963) – Comparison of four methods for isolating nematodes from soil samples. *J. Agric. Univ. Puerto-Rico*, 47, 219-225.
- BACHELIER G. (1957) – Étude pédologique de la zone du volcanisme récent au sud-est de Ngaoundéré (Cameroun). *L'Agronomie Tropicale*, 5, 551-575.

- BACHELIER G. (1959) – Étude pédologique des sols de Yaoundé. Contribution à l'étude de la pédogenèse des sols ferrallitiques. *L'Agronomie Tropicale*, 3, 279-305.
- BACHELIER G. (1960) – Sur l'orientation différente des processus d'humification dans les sols bruns des régions tempérées et les sols ferrallitiques des régions équatoriales. *L'Agronomie Tropicale*, 3, 320-324.
- BACHELIER G. (1963) – Influence du climat sur les processus pédobiologiques de l'humification et de la déshumification. *Pedobiologia*, 2, 2, 153-163.
- BACHELIER G. (1968a) – Contribution à l'étude de la minéralisation du carbone des sols. *Mémoire ORSTOM* (Paris), n° 30, 145 p.
- BACHELIER G. (1968b) – Problèmes relatifs à l'atmosphère du sol et utilisation possible d'un détecteur de gaz pour la mesure de sa teneur en gaz carbonique. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, VI, 1, 95-104.
- BACHELIER G. (1970) – Observation d'une succession d'êtres vivants contribuant à la lyse des litières feuillues. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VII, 2, 227-230.
- BACHELIER G. (1971) – La vie animale dans les sols. I - Déterminisme de la faune des sols. II - Action de la faune dans l'évolution des sols considérés en tant qu'équilibres naturels. In «*La Vie dans les sols*» Gauthier Villars éd. (Paris), 1-43 et 45-82.
- BACHELIER G. (1972) – Étude expérimentale de l'action des animaux sur l'humification des matériaux végétaux. 1 - Premières expériences et conclusions préliminaires. *Coll. ORSTOM Trav. Doc.*, n° 14, 175 p.
- BACHELIER G. (1973a) – Étude expérimentale de l'action des animaux sur l'humification des matériaux végétaux. 2 - Action des animaux morts et des acides aminés. Conclusions générales. *Coll. ORSTOM Trav. Doc.*, n° 30, 80 p.
- BACHELIER G. (1973b) – Extraction et comptage des Enchytréides (notice technique). *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, XI, I, 73-78.
- BACHELIER G. (1973c) – Technique d'extraction et d'inclusion globale des Microarthropodes en vue d'en évaluer la diversité. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, XI, 1, 85-89.
- BACHELIER G. (1975) – Importance de la nature stéréochimique des acides aminés dans les processus d'humification. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 1, 383-392.
- BACHELIER G. et LAPLANTE A. (1954) – Un processus pédologique de la formation des cuirasses latéritiques dans l'Adamaoua (nord-Cameroun). *Rev. Géomorphologie Dynam.*, 5, 214-219.
- BAKER (1771), cité par MAY R.M. (1948).
- BAKER A.N. et DUNNING R.A. (1975) – Association of populations of Onychiurid Collembola with damage to sugar-beet seedlings. *Plant Pathology*, 24, 3, 150-154.
- BAKER E.W. et WHARTON G.W. (1952) – *An introduction to Acarology*. The Macmillan Company (New-York), 465 p.
- BAL L. (1970) – Morphological investigations in two moder-humus profiles and the role of the soil fauna in their genesis. *Geoderma*, 4, 1, 5-36.
- BALOGH J. (1969) – The tasks of soil Zoology. *Opuscula Zoologica* (Budapest), IX, 1, 3-13.
- BAMFORTH S.S. (1971) – The numbers and proportions of Testacea and Ciliates in litters and soils. *J. Protozool.*, 18, 24-28.

- BANAGE W.B. (1963) — The ecological importance of free-living soil nematodes with special reference to those of moorland soil. *J. Anim. Ecol.*, 32, 133-140.
- BAND R.N. (1959) — Nutritional and related biological studies on the free-living soil amoeba, *Hartmannella rhyssodes*. *J. gen. Microbiol.*, 21, 80-95.
- BANO K., BAGYARAJ D.J. et KRISHNAMOORTHY R.V. (1976) — Feeding activity of the millipede *Jonespeltis splendidus* Verhoeff and soil humification. *Proc. Indian Acad. Sci.*, B, 83, 1, 1-11.
- BARBIER M. (1976)— *Introduction à l'Écologie chimique*. Masson éd. (Paris), 119 p.
- BARLEY K.P. (1959a) — The influence of earthworms on soil fertility. I - Earthworm population found in agricultural land near Adelaide. II - Consumption of soil and organic matter by the earthworm *Allolobophora caliginosa* (Savigny). *Austr. J. Agric. Res.*, 10, 2, 171-185.
- BARLEY K.P. (1959b) — Earthworms and soil fertility. IV - The influence of earthworms on the physical properties of a red-brown earth. *Austr. J. Agric. Res.*, 10, 3, 371-376.
- BARLEY K.P. (1961) — The abundance of earthworms in agricultural land and their possible significance in agriculture. *Advances in Agronomy*, 13, 249-268.
- BARLEY K.P. et JENNINGS A.C. (1959) — Earthworms and soil fertility. III - The influence of earthworms on the availability of nitrogen. *Austr. J. Agric. Res.*, 10, 3, 364-370.
- BARLEY K.P. et KLEINIG C.R. (1964) — The occupation of newly irrigated lands by earthworms. *Austr. J. Sci.*, 26, 290-291.
- BARRET Th. J. (1947-1948) cité par KUHNELT W. (1961).
- BASEDOW Th. (1973) — Der Einfluss epigäischer Raubarthropoden auf die Abundanz phytophager Insekten in der Agrarlandschaft. *Pedobiologia*, 13, 6, 410-422.
- BASSUS W. (1960) — Die Nematidenfauna des Fichtenrohhumus unter dem Einfluss der Kalkdüngung. *Nematologica*, 5, 86-91.
- BASSUS W. (1967) — Der Einfluss von Meliorations- und Düngungsmassnahmen auf die Nematodenfauna verschiedener Waldböden. *Pedobiologia*, 7, 280-295.
- BAUDISSIN F.G. (1952) — Die Wirkung von Pflanzenschutzmitteln auf Collembolen und Milben in verschiedenen Boden. *Zool. Jb. (Okol)*, 81, 47-90.
- BAURANT R. et BIERNAUX J. (1967) — *Scutigera immaculata* Newport. Réflexions sur la Biologie et les moyens de lutte. *Bull. Rech. Agron. Gembloux* (Belgique), II, 2, 215-226.
- BAXTER F.P. et HOLE F.D. (1967) — Ant (*Formica cinerea*) pedoturbation in a prairie soil. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 31, 3, 425-428.
- BEAUGÉ A. (1912) — Les vers de terre et la fertilité du sol. *J. Agric. prat.* (Paris), 23, 506-507.
- BECK L. (1972) — Der Einfluss der jahresperiodischen Überflutungen auf den Massenwechsel der Bodenarthropoden im zentral-amazonischen Regenwaldgebiet. *Pedobiologia*, 12, 2, 133-148.
- BEIQUE A. et FRANCOEUR A. (1968) — Les fourmis de la pessière à *Cladonia*. II - Étude quantitative d'une pessière naturelle. *Rev. Écol. Biol. Sol*, V, 3, 523-531.
- BELFIELD W. (1967) — The effects of overhead watering on the meiofauna in a West African pasture. In «*Progress in Soil Biology*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 192-210.

- BELFIELD W. (1976) – An expedition grease film extractor for soil micro-arthropods. *Pedobiologia*, 16, 1, 63-66.
- BELL A.W. (1959) – *Enchytraeus fragmentosus*, a new species of naturally fragmenting Oligochaete worm. *Science*, 129, 3358, p. 1278.
- BERGIER E. (1941) – *Insectes comestibles & Peuples entomophages*. Impr. Rullière Frères (Avignon), 229 p.
- BERNARD F. (1951) – Adaptations au milieu chez les fourmis sahariennes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 86, 88-96.
- BERNARD J. (1964) – Termites et Agriculture. *Bull. École Nat. Sup. Agric. Tunis*, 3, 83-95.
- BERTHET P. (1963) – Mesure de la consommation d'oxygène des Oribatides (Acariens) de la litière des forêts. In «*Soil Organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 18-31.
- BERTHET P.L. (1964) – Field study of the mobility of Oribatei (Acari) using radioactive tagging. *J. Anim. Ecol.*, 33, 443-449.
- BERTIN L. (1940) – *La vie des animaux*. Larousse éd. (Paris).
- BETSCH J.-M. (1975) – Existence de deux phases juvéniles chez les Collemboles Symphypléones. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 281, 1601-1603.
- BETSCH-PINOT M.-Ch. (1977) – Les parades sexuelles primitives chez les Collemboles Symphypléones. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 14, 1, 15-19.
- BEUTE M.K. (1974) – A quantitative technique for the extraction of soil-inhabiting mites (Acarina) and spring-tails (Collembola) associated with pod rot disease of peanut. *Phytopathology*, 64, 4, 571-572.
- BEUTELSPACHER H. (1955) – Natürliche Fadenkolloide und Krümelbildung. *Landb.-Forsch.*, 5, 90-92.
- BHANDARI G.S., RANDHAWA N.S. et MASKINA M.S. (1967) – On the polysaccharide content of earthworm casts. *Curr. Sci.*, 36, 519-520.
- BHATTI H.K. (1962) – Experimental study of burrowing activities of earthworms. *Agric. Pakistan*, 13, 779-794.
- BIRCH L.C. et CLARK D.P. (1953) – Forest soil as an ecological community with special reference to the fauna. *Quart. Rev. Biol.*, 28-1, 13-36.
- BLACKITH R.M. (1975) – Interrelationships between small Arthropods and Nematodes in peat. *Proc. Roy. Irish. Acad.*, 75, sect. B, 26, 531-541.
- BLANCQUAERT J.-P. et MERTENS J. (1977) – Mating behaviour in *Sphaeridia pumilis* (Collembola). *Pedobiologia*, 17, 5, 343-349.
- BLANK E. et GIESECKE F. (1924) – Über den Einfluss der Regenwürmer auf die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Bodens. *Z. Pflanzenernähr. Düngung Bodenkd.*, Dtsch., 3, 198-210.
- BLANKWAARDT H.F.H. et VAN DER DRIFT J. (1961) – Effet de la stérilisation du sol sur les vers de terre dans les serres chauffées (en hollandais). *Meded. Dir. Tuinb.*, 24, 490-496.
- BLOCK W. et BANAGE W.B. (1968) – Population density and biomass of earthworms in some Uganda soils. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, V, 3, 515-521.

- BLOWER J.G. (1955) – Millipedes and Centipedes as soil animals. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (London), 138-151.
- BLOWER J.G. (1956) – Some relations between millipedes and the soil. *6è Congr. Int. Sci. Sol* (Paris) III-28, 169-176.
- BOCQUIER G. (1973) – Genèse et évolution de deux toposéquences de sols tropicaux du Tchad. Interprétation biogéodynamique. *Mémoire ORSTOM* (Paris), n° 62, 350 p.
- BODOT P. (1967) – Étude écologique des termites dans les savanes de basse Côte d'Ivoire. *Insectes sociaux*, 14, 3, 229-258.
- BODOT P. (1971) – L'évolution de la faune de termites dans les savanes de basse Côte d'Ivoire. *Écologie* (Ann. Univ. Abidjan), sér. E, IV, 1, 195-207.
- BODVARSSON H. (1970) – Alimentary studies of seven common soil-inhabiting Collembola of southern Sweden. *Ent. scand.*, 1, 74-80.
- BOGOJEVIC J. (1967) – Étude préliminaire de la mésofaune dans le sol Gajnjacha près de Belgrade (en yougoslave). *Zbornik* (Belgrade), XV, 6p443, 1-10.
- BOMBOSCH S. (1960) – Über Auswirkungen landwirtschaftlicher Massnahmen auf die Insektenfauna von Kulturfeldern. *Z. Angew. Ent.*, 47, 116-122.
- BOND R.D. et HARRIS J.R. (1964) – The influence of the microflora on physical properties of soil. I - Effects associated with filamentous algae and fungi. *Austr. J. Soil Res.*, 2, 111-122.
- BONNET L. (1961) – Caractères généraux des populations thécamoebiennes endogées. *Pedobiologia*, 1, 1, 6-24.
- BONNET L. (1964) – Le peuplement thécamoebien des sols. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 1, 2, 123-408.
- BONNET L. (1967) – Le peuplement thécamoebien de quelques sols de la République du Congo-Brazzaville. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 3, 43-53.
- BONNET L. et THOMAS R. (1958) – Une technique d'isolement des Thécamoebiens (*Rhizopoda testacea*) du sol et ses résultats. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), T. 247, 1901-1903.
- BONT (de) A.F. (1964) – Termites et densité d'oiseaux. In «*Études sur les termites africains*», Coll. int. UNESCO, Univ. Lovanium, Léopoldville (Masson éd., Paris), 273-283.
- BORKOTT H. (1975) – A method for quantitative isolation and preparation of particle-free suspensions of bacteriophagous ciliates from different substrates for electronic counting. *Archiv. für Protistenkunde*, 117, 3, 261-268.
- BORNEBUSH C.H. (1930) – The fauna of forest soil. *Forstl. forsoksv. Danm.*, II, 1-225.
- BORNEBUSH C.H. (1950) – Soil fauna and its importance in soil type formation. *Trans. 4th. Int. Congr. Soil Sci.* (Amsterdam), I, 173-184.
- BORNEMISSZA G.F. (1957) – The first Projapygidae from Western Australia with some additional notes on the family and its allies. *W. Austr. Nat.*, 6, 3, 76-79.
- BORNEMISSZA G.F. (1960) – Could dung eating insects improve our pastures? *J. Austr. Inst. agric. Sci.*, 26, 54-56.

- BORNEMISSZA G.F. et WILLIAMS C.H. (1970) – An effect of dung beetle activity on plant yield. *Pedobiologia*, 10, 1, 1-7.
- BOUCHÉ M.B. (1966a) – Application de la volumétrie à l'évaluation quantitative de la faune endogée. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 3, 1, 19-30.
- BOUCHÉ M.B. (1966b) – Sur un nouveau procédé d'obtention de la vacuité artificielle du tube digestif des Lombriciens. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 3, 3, 479-482.
- BOUCHÉ M.B. (1967a) – Observations sur les Lombricides. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 4, 4, 597-609.
- BOUCHÉ M.B. (1967b) – Un nouvel appareil de tri pour la faune endogée. *Pedobiologia*, 7, 1, 88-92.
- BOUCHÉ M.B. (1969) – L'échantillonnage des peuplements d'Oligochètes terricoles. In «*Problèmes d'Écologie : L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*», Masson éd. (Paris), 273-287.
- BOUCHÉ M.B. (1970) – Remarques sur quelques Lumbricina de France et conséquences de la découverte des nouveaux taxons Vignysinae (Subfam. nov.) et Diporodrilidae (Fam. nov.). *Pedobiologia*, 10, 4, 246-256.
- BOUCHÉ M.B. (1971) – Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. In «*La Vie dans les Sols*», Gauthier Villars éd. (Paris), 187-209.
- BOUCHÉ M.B. (1972) – *Lombriciens de France, Écologie et Systématique*, Inst. Nat. Rech. Agro. ; Annales Zool.-Écol. animale, n° h.s., Publ. 72-2, 672 p.
- BOUCHÉ M.B. (1975) – Fonctions des Lombriciens. III - Premières estimations quantitatives des stations françaises du P.B.I., *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 1, 25-44.
- BOUILLON A. (1964a) – Préférence en matière de sol chez *Cubitermes exiguus* Mathot et rôle de guide joué par un *Microcerotermes* associé. In «*Études sur les Termites africains*», Coll. Int. UNESCO, Univ. Lovanium (Léopoldville), Masson éd. (Paris), 285-326.
- BOUILLON A. (1964b) – Structure et accroissement des nids d'*Apicotermes* Holmgren (Isoptera, Termitinae). In «*Études sur les Termites africains*», Coll. Int. UNESCO, Univ. Lovanium (Léopoldville), Masson éd. (Paris), 295-326.
- BOUILLON A. et KIDIERI S. (1964) – Répartition des termitières de *Bellicositermes bellicosus rex* Grassé et Noirot dans l'Ubangi, d'après les photos aériennes et corrélations écologiques qu'elles révèlent. Note préliminaire. In «*Études sur les Termites africains*», Coll. Int. UNESCO, Univ. Lovanium (Léopoldville), Masson éd. (Paris), 373-377.
- BOUILLON A. et MATHOT G. (1965) – *Quel est ce termite africain ?* «*Zooleo*», n° 1, 115 p., Univ. Léopoldville.
- BOULLARD B. (1967) – *Vie intense et cachée du sol. Essai de Pédobiologie végétale*. Coll. «*La Terre*», Flammarion éd. (Paris), 310 p.
- BOULLARD B. et MOREAU R. (1962) – *Sol, Microflore et Végétation*. Coll. «*Évolution des Sciences*», n° 20, Masson éd. (Paris), 172 p.
- BOWDEN J., HAINES I.H. et MERCER D. (1976) – Climbing Collembola. *Pedobiologia*, 16, 4, 298-312.
- BOYER Ph. (1956a) – Action des Termites constructeurs sur certains sols d'Afrique tropicale. *6è Congr. Int. Sci. Sol* (Paris), III, 16, 95-103.

- BOYER Ph. (1956b) – Les bases totales dans les matériaux de la termitière de *Bellicositermes natalensis* Hav. 6è Congr. Int. Sci. Sol (Paris), III, 17, 105-110.
- BOYER Ph. (1956c) – Relations entre la flore intestinale de *Bellicositermes natalensis* et celle du sol. 6è Congr. Int. Sci. Sol (Paris), III, 18, 111-113.
- BOYER Ph. (1958) – Sur les matériaux composant la termitière géante de *Bellicositermes rex*. C.R. Acad. Sci. (Paris), T. 247, 4, 488-490.
- BOYER Ph. (1959) – De l'influence des Termites de la zone intertropicale sur la configuration de certains sols. Rev. Geomorph. Dynam., 1-2/3-4, 41-44.
- BOYER Ph. (1969) – Les effets de l'implantation des termitières des *Bellicositermes* sur la configuration des sols des savanes de la République centrafricaine. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., T. 41, 2è sér., n° 3, 789-800.
- BOYER Ph. (1971) – Les différents aspects de l'action des Termites sur les sols tropicaux. In «*La Vie dans les Sols*», Gauthier Villars éd. (Paris), 279-334.
- BOYER Ph. (1973) – Action de certains Termites constructeurs sur l'évolution des sols tropicaux. Ann. Sci. Nat. Zoologie (Paris), 12è sér., T. 15, 329-498.
- BOYER Ph. (1975a) – Étude particulière de trois termitières de *Bellicositermes* et de leur action sur les sols tropicaux. Ann. Sci. Nat. Zoologie (Paris), 12è sér., T. 17, 273-446.
- BOYER Ph. (1975b) – Les différents aspects de l'action des *Bellicositermes* sur les sols tropicaux. Ann. Sci. Nat. Zoologie (Paris), 12è sér., T. 17, 447-504.
- BRADY-BIRKS S.G. (1930) – Notes on Myriapoda 33 : The economic status of Diplopoda, Chilopoda and their allies. J. Sth. E. Agric. Coll. Wye (Kent), 2è partie, 27, 103-146.
- BRAUNS A. (1954) – T. I : *Terricole Dipteren Larven*, 179 p. et T. II : *Puppen terricoler Dipteren Larven*, 156 p. ; Musterschmidt Wissenschaftlicher Verlag (Göttingen, Frankfurt, Berlin).
- BRETSCHER K. (1904) – Die xerophilen Enchytraeiden der Schweiz. Biol. Zentralbl., 24, 501-513.
- BREZNAK J.A., BRILL J., MERTINS J.W. et COPPEL H.C. (1973) – Nitrogen fixation in Termites. Nature (Lond.), 244, 5418, 577-580.
- BROWN E.B. et SWAIN R.W. (1974) – Influence of soil stability on *Longidorus elongatus* density. Nematologica, 20, 2, 257-258.
- BROWN M.E. et WALKER N. (1970) – Indolyl-3-acetic acid formation by *Azotobacter chroococcum*. Plant and Soil, 32, 250-253.
- BRUNEAU DE MIRE Ph. (1975) – A propos de la genèse des sols «harde» dans le Nord-Cameroun. L'Agronomie tropicale, 3, 271-275.
- BRUSEWITZ G. (1959) – Untersuchungen über den Einfluss des Regenwurms auf Zahl, Art und Leistung von Mikroorganismen im Boden. Arch. Mikrobiol., 33, 52-82.
- BUFFINGTON J.D. (1967) – Soil arthropod populations of the New Jersey pine barrens as affected by fire. Ann. Ent. Soc. Am., 60, 530-535.
- BULLOCK J.A. (1964) – A note on the soil fauna of a pyrethrum field. E. Afr. Agr. For. J., 30, 8-10.

- BUNTLEY G.J. et PAPENDICK R.I. (1960) — Worm-worked soils of eastern South Dakota, their morphology and classification. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 24, 2, 128-132.
- BUNYEA H. (1931) — *Famers Bull*, n° 1652, 63 (cité par LEROY C. St. dans *Ecology*, 1960, 41, 4, 779-782).
- BUTCHER J.W., SNIDER R. et SNIDER R.J. (1971) — Bioecology of edaphic Collembola and Acarina. *Ann. Rev. Ent.*, 16, 249-281.
- BYZOVA J.B. (1963) — La faune de Collemboles et d'Acariens des sols de la taiga d'Europe centrale (en russe). *Pedobiologia*, 3, 4, 286-303.
- BYZOVA B.J. (1966) — On the effect of oxygen tension upon the respiration rate in earthworms (Lumbricidae, Oligochaeta). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 3, 2, 273-276.
- CACHAN P., NGUYEN-THI-THU-CUC et CLÉMENT A. (1975) — Rôle des Carabes dans les biocénoses cultivées de Lorraine. *Bull. École Nat. Sup. Agronomie et Ind. alimentaires*, XVII, 1, 31-43.
- CAGNIANT H. (1972) — Essai d'établissement d'une relation entre le nombre d'espèces et le nombre de nids chez les fourmis terrioles en forêt d'Algérie. *Rev. Écol. Biol. Sol*, IX, 2, 197-214.
- CANCELA DA FONSECA J.-P. et VANNIER G. (1969) — Échantillonnage des Microarthropodes du sol. In «*Problèmes d'Écologie : L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*», Masson éd. (Paris), 207-236.
- CARTER W.W. et NIETO S. Jr. (1975) — Population development of *Meloidogyne incognita* as influenced by crop rotation and fallow. *Plant Disease Reporter*, 59, 5, 402-403.
- CASSAGNAU P. (1952) — Sur le régime alimentaire des *Friesea* Dalla Tore, *Vie et Milieu*, III, 304-305.
- CASSAGNAU P. (1961) — *Écologie du sol dans les Pyrénées centrales*. Act. Sci. Ind., Hermann éd. (Paris), n° 1283, 235 p.
- CASSAGNAU P. (1971) — Les différents types d'écomorphose chez les Collemboles Isotomidae. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VIII, 1, 55-57.
- CASSAGNAU P. et ROUQUET O. (1962) — Les Collemboles édaphiques du jardin botanique de Toulouse (France). Essai de Biocénologie dynamique. *Pedobiologia*, 2, 1, 15-40.
- CASTRI F. (di) (1963) — État de nos connaissances sur les biocénoses édaphiques du Chili. In «*Soil Organisms*», North Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 375-385.
- CAYROL J.C. (1971) — Rôle des Nématodes dans l'équilibre biologique. Influence des traitements nématicides. In «*Les Nématodes des cultures*» (Journées Fr. Et. Inf., Paris, 3-5 nov. 1971), ACTA éd. (Paris), 66-142.
- CAYROL J.C. (1973) — Relations entre les Nématodes du genre *Meloidogyne* et les autres pathogènes de la rhyzosphère, *Bull. OEPP*, 3, 1, 49-54.
- CERNOSVITOV L. (1937) — System der Enchytraeiden. *Bull. Ass. Russe Rech. Prague ; Sect. Sci. Nat. et Math.*, 5, 263-295.
- CHABOUSSOU F. (1970) — Recherches sur les facteurs de pullulation des acariens phytophages de la vigne à la suite des traitements pesticides du feuillage. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 56, 18, 1141-1142.
- CHARDEZ D. (1974) — Sur les Thécamoebiens des rhyzosphères et des feuilles d'arbres. *Bull. Rech. Agro. Gembloux*, 9, 1, 3-12.

- CHARDEZ D., DELECOUR F. et WEISSEN F. (1972) – Évolution des populations thécamoebiennes de sols forestiers sous l'influence de fumures artificielles. *Rev. Écol. Biol. Sol*, IX, 2, 185-196.
- CHERNOV Yu.I. (1965) – Quelques caractéristiques de la population animale de toundras types (en russe). *Zool. Zh.*, 44, 507-512.
- CHERNOVA N.M. (1963a) – Zoological processes during the maturing of peat-manure compost. *Soviet Soil Sci.*, 9, 888-893.
- CHERNOVA N.M. (1963b) – Dynamique de la population de Collemboles (Insectes) dans un compost de feuilles tombées (en russe). *Zool. Zh.*, 42, 1370-1382 (Biol. Abstr., 45, 88537).
- CHOPARD L. (1947) – *Atlas des Aptérygotes et Orthoptères de France*. Boubée éd. (Paris), 111 p., 12 pl.
- CHRISTENSEN B. (1956) – Studies on Enchytraeidae. 6 - Technique for culturing Enchytraeidae, with notes on cocoon types. *Oikos*, 7, 2, 302-307.
- CHRISTIANSEN K. (1964) – Bionomics of Collembola. *Ann. Rev. Ent.*, 9, 147-178.
- COIFFAIT H. (1960) – *Les Coléoptères du sol*. Act. Sci. Ind., n° 1260, Hermann éd. (Paris), 204 p.
- COINEAU Y. (1973) – Les Caeculidae (Acariens Prostigmates). Quelques aspects de leurs particularités écoéthologiques. *Bull. Ecol. (Brunoy)*, IV, 4, 329-337.
- COINEAU Y. (1974) – *Introduction à l'étude des Microarthropodes du sol et de ses annexes*. Doin éd. (Paris), 118 p.
- COLE L.C. (1949) – The measurement of interspecific association. *Ecology*, 30, 411-424.
- COLEMAN D.C. et MACFADYEN A. (1966) – The recolonization of gamma-irradiated soil by small arthropods. *Oikos*, 17, 62-70.
- COLLETTE A. (1957) – *Humus agricole*. Soc. An. Imp. et Ed. du Nord (Lille).
- COLLINET J. (1969) – Contribution à l'étude des «stone-lines» dans la région du Moyen Ogooué (Gabon), *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, VII, 1, 3-42.
- COLLIS-GEORGE N. et BLAKE C.D. (1959) – The influence of the soil moisture regime on the expulsion of the larval mass of the nematode *Anguina agrostis* from galls. *Austr. J. Biol. Sci.*, 12, 247-256.
- COMMONER B. (1972) – *L'encerclement. Problème de survie en milieu terrestre*. Éd. du Seuil (Paris), 304 p.
- CONRAD G. 1959 – Importance et rôle des termites dans les formations pédologiques fossiles du quaternaire de la région de Béni-Abbès. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 249, 2089-2091.
- COOPER K.W. (1940) – Relations of *Pediculopsis graminum* and *Fusarium poae* to bud rot of carnation. *Phytopathologie*, 30, 10, 853-859.
- COUCKE P. (1965) – Effet des vers sur les propriétés microbiologiques des sols (en finlandais). *Meded. Landb Hogesch. OpzoekStns Gent*, 29, 1277-1285.
- COÛTEAUX M.M. (1967) – Une technique d'observation des Thécamoebiens du sol pour l'estimation de leur densité absolue. *Rev. Écol. Biol. Sol*, IV, 4, 593-596.
- COÛTEAUX M.M. (1975a) – Quelques aspects des relations entre les Thécamoebiens et les sols. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 1, 45-55.

- COÛTEAUX M.M. (1975b) – Estimation quantitative des Thécamoebiens par rapport à la surface du sol. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 281, 739-741.
- COÛTEAUX M.M. (1976) – Dynamisme de l'équilibre des Thécamoebiens dans quelques sols climaciques. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris)*, n.s., sér. A, Zool., T. XCVI, 183 p.
- CUÉNOT L. (1949) – Les Onychophores et les Tardigrades. *Traité Zool.*, Masson éd. (Paris), T. VI, 3-37 et 39-59.
- CURRY J.P. (1976) – Some effects of animal manures on earthworms in grassland. *Pedobiologia*, 16, 6, 425-438.
- CUTLER D.W. et BAL D.V. (1926) – Influence of Protozoa on the process of nitrogen fixation by *Azotobacter chroococcum*. *Ann. Appl. Biol.*, 13, 516-534.
- CUTLER D.W. et CRUMP L.M. (1921) – Daily periodicity in the number of active soil Flagellates. *Ann. appl. Biol.*, 7, 11-24.
- CUTLER D.W. et CRUMP L.M. (1935) – (cité dans NEF, 1957). *Problems of Soil Microbiology* (Londres).
- CZERWINSKI Z., JAKUBCZYK H. et NOWAK E. (1974) – Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (The Carpathians). XII - The effect of earthworms on the pasture soil. *Ekologia Polska*, 22, 3/4, 635-650.
- CZERWINSKI Z., JAKUBCZYK H. et PETAL J. (1969) – The influence of ants of the genus *Myrmica* on the physico-chemical and microbiological properties of soil within the compass of ant hills in the Strzeleckie meadows. *Pol. J. Soil Sci.*, 2, 51-58.
- CZERWINSKI Z., JAKUBCZYK H. et PETAL J. (1971) – Influence of ant hills on the meadow soils. *Pedobiologia*, 11, 4, 277-285.
- DAELE E. (van) et HEUNGENS A. (1974) – Gamasina mites from manure and litter in horticulture (Acari, Mesostigmata, Gamasina). *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen, Rijksuniversiteit Gent*, 39, 1, 148-157.
- DAGET J. et LECORDIER C. (1971) – Structure d'un peuplement de Carabiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. IFAN*, T. XXXIII, sér. A, n° 2, 425-435.
- D'AGUILAR J., BERNARD R. et BESSARD A. (1957) – Une méthode de lavage pour l'extraction des Arthropodes terricoles. *Ann. des Epiphyties*, 1, 91-99.
- D'AGUILAR J. et BESSARD A. (1963) – Activité biologique des larves de *Bibio* dans divers composts. In «*Soil Organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 103-108.
- DAHL F. (1891) – Die Nahrungsvorräte des Maulwurfs. *Zool. Anz.*, 14, 9.
- DAJOZ R. (1970) – *Précis d'Écologie*. Dunod éd. (Paris), 357 p.
- DAJOZ R. (1974) – Les insectes xylophages et leur rôle dans la dégradation du bois mort. In «*Écologie forestière*», Gauthier Villars éd. (Paris), 257-307.
- DALE D. (1913) – On the action of electrolytes on *Paramoecium*. *J. Physiol.*, 46, 2, 129-140.
- DALLAI R. (1971) – First data on the ultrastructure of the postantennal organ of Collembola. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VIII, 1, 11-29.

- DANIELS R.P. et ENGELMANN M.D. (1961) — Fungi as a source of food for soil mites. *Amer. J. Bot.*, 48, 538.
- DARBYSHIRE J.F. (1972) — Nitrogen fixation by *Azotobacter chroococcum* in the presence of *Colpoda steini*. I - The influence of temperature. II - The influence of agitation. *Soil Biol. Biochem.*, 4, 3, 359-369 et 371-376.
- DARBYSHIRE J.F., WHEATLEY R.E., GREAVES M.P. et INKSON R.H.E. (1974) — A rapid micromethod for estimating bacterial and protozoan populations in soil. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 11, 4, 465-475.
- DARWIN C. (1881) — *Earthworms and vegetable mould*. Publié par Murray à Londres et réédité par Faber & Faber en 1945 sous le titre «*On humus and the earthworms*», 153 p.
- DASH M.C. et CRAGG J.B. (1972) — Ecology of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Canadian Rocky Mountain Soils. *Pedobiologia*, 12, 5, 323-335.
- DASH M.C. et PATRA U.C. (1972) — A comparison of extraction methods for Megascolecidae (Olig.) and Ocneroдрilidae (Olig.) from agricultural soils of Berhampur, Orissa. *Current Sci.*, 41, 7, 254-255.
- DASH M.C., PATRA U.C. et THAMBI A.V. (1974) — Comparison of primary production of plant material and secondary production of Oligochaetes in a tropical grassland of southern Orissa, India. *Tropical Ecology*, 15, 1-2, 16-21.
- DAVIS B.N.K. et FRENCH M.C. (1969) — The accumulation and loss of organochlorine insecticide residues by beetles, worms and slugs in sprayed fields. *Soil Biol. Biochem.*, I, 1, 45-55.
- DAVIS B.N.K. (1971) — Laboratory studies on the uptake of dieldrin and DDT by earthworms. *Soil Biol. Biochem.*, 3, 3, 221-233.
- DAVIS R.C., HASSALL M. et SUTTON S.L. (1977) — The vertical distribution of isopods and diplopods in a dune grassland. *Pedobiologia*, 17, 5, 320-329.
- DAWSON R.C. (1947) — Earthworm Microbiology and the formation of water-stable soil aggregates. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 12, 512-516.
- DAY G.M. (1950) — Influence of earthworms on soil microorganisms. *Soil Sci.*, 69, 3, 175-184.
- DEBAUCHE H. (1958) — Problèmes de Biocénotique. *Rev. Questions Sci.* (Copenhague), 20, 1, 58-59.
- DEBAUCHE H. (1962) — The structural analysis of animal communities of the soil. In «*Progress in Soil Zoology*», Butterworths Sci. Publ. (Londres), 10-25.
- DE GUIRAN G. (1966) — Coloration des Nématodes dans les tissus végétaux par le bleu coton à froid. *Nematologica*, 12, 646.
- DE GUIRAN G. (1970) — Le problème *Meloidogyne* sur tabac à Madagascar. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 11, 187-208.
- DE GUIRAN G. et NETSCHER C. (1970) — Les Nématodes du genre *Meloidogyne*, parasites de cultures tropicales. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 11, 151-185.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE Cl. (1948) — Recherches sur les Collemboles termitophiles et myrmécophiles. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 85, 261-425.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE Cl. (1951) — *Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux*. Act. Sci. Ind., Hermann éd. (Paris), n° 1160, 360 p.

- DELETTRE Y.-R. et BAILLIOT S. (1977) – Sur la résistance des larves de Chironomidae Orthoclaadiinae à l'assèchement du sol. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 284, 17, 1717-1719.
- DEMEURE Y. (1976) – Persistance de l'infestation d'un sol par *Meloidogyne* sp. en saison sèche au Sénégal. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, XI, 3, 167-172.
- DEMEURE Y. et NETSCHER C. (1973) – Méthode d'estimation des populations de *Meloidogyne* dans le sol. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 21, 85-90.
- DENIS R. (1949) – Sous-classe des Aptérygotes. *Traité de Zool.*, Masson éd. (Paris), IX, 111-275.
- DESEO K. (1958) – Untersuchung des Makrofauna von Ruderalstellen am Winterende. *Acta agron. Acad. Sci. hung.*, 8, 77-101.
- DETCHEVA R.B. (1971-1972) – Recherches en Bulgarie sur les Protozoaires du sol. *Ann. Station Biol. de Besse-en-Chandesse*, n° 6/7, 273-284.
- DEUBERT A. (1963) – Recherches sur l'importance des Nématodes libres dans la décomposition des matériaux organiques (en allemand). *Nematologica*, 9, 495-501.
- DICKINSON C.H. et MAGGS G.H. (1974) – Aspects of the decomposition of sphagnum leaves in an ombrophilous mire. *New Phytol.*, 73, 6, 1249-1257.
- DIMBLEBY G.W. (1952) – Soil regeneration on the north-east Yorkshire moors. *J. Ecol.*, 40, 331-341.
- DIMO N.A. (1938) – Les vers de terre dans les sols de l'Asie centrale (en russe). *Pochvovedenie*, 4, 494-526.
- DIMO N.A. (1945) – *Hemilepistus (Porcellio)* and their role in desert-soil formation. *Pedology*, 2, 115-121.
- DIMOND J.B., BELYEA G.Y., KADUNGE R.E. et autres (1970) – DDT residues in robins and earthworms associated with contaminated forest soils. *Can. Ent.*, 102, 1122-1130.
- DIRLBEK J., BERANKOVA J. et BENDLOVA H. (1973) – Einfluss der Bodenbearbeitung auf die Dichte des Drahtwurmbesatzes - Coleoptera Elateridae. *Pedobiologia*, 13, 6, 441-444.
- DOANE J.F., LEE Y.W., KLINGLER J. et WESTCOTT N.D. (1975) – The orientation response of *Ctenicera destructor* and other wireworms (Coleoptera : Elateridae) to germinating grain and to carbon dioxide. *Canadian Entomologist*, 107, 12, 1233-1252.
- DOEKSEN J. (1950) – An electrical method of sampling soil for earthworms. *4è Congr. Int. Sci. Sol* (Amsterdam), vol. II, 129-130.
- DOEKSEN J. (1967) – Notes sur l'activité des vers. V - Quelques cas de migration en masse (en allemand). *Meded. Inst. Biol. Scheik. Onderz. LandbGewass*, 153, 119-121.
- DOEKSEN J., COUPERUS H. et VAN WINGERDEN C.G. (1968) – Notes sur l'activité des vers de terre. VII - Étude sur les densités de population (en allemand). *Jaarb. Inst. Biol. Scheik. Onderz. Landb-Gewass*, 55-59.
- DOEKSEN J. et MINDERMAN G. (1963) – Typical soil structures as the result of the activities of mud-worms. In «*Soil organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam). 134-136.
- DOMMARGUES Y. (1968) – *La Biologie des sols*. Coll. «Que sais-je ? », n° 399 (2è éd.). Pr. Univ. Fr. éd. (Paris), 128 p.

- DOTTERWEICH H. et FRANKE H. (1936) – Die Ausscheidung von Kalziumkarbonat, Strontiumkarbonat und Kalziumphosphat in den Kalkdrüsen von *Lumbricus terrestris*. *Zeit. vergl. Physiol.*, 23, 42-50.
- DOZSA-FARKAS K. (1973) – Saisondynamische Untersuchungen des Enchytraeiden-Besatzes im Boden eines ungarischen *Quercetum petraeae cerris*. *Pedobiologia*, 13, 5, 361-367.
- DRIEDAX L. (1931) – Untersuchungen über die Bedeutung der Regenwürmer für den Pflanzenbau. *Arch. Pflanzenbau*, 7, 413-467.
- DROZANSKI W. (1961) – The influence of bacteria on the excystment of soil amoebae. *Acta Microbiol. polon.*, 10, 147-153.
- DUBASH P.J. et GANTI S.S. (1964) – Earthworms and amino-acids in soil. *Curr. Sci.*, 33, 219-220.
- DUCHÉ J. (1950) – *La Biologie des sols*. Coll. «Que sais-je ? », n° 399 (1^è éd.). Pr. Univ. Fr. éd. (Paris), 128 p.
- DUDDINGTON C.L. (1955) – Inter-relations between soil microflora and soil nematodes. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Londres), 284-301.
- DUDDINGTON C.L. (1961) – The soils as an environment for animal life (C.R. Symposium Norwich, 1^{er} sept. 1961). *Nature* (Lond.), 192, 4800, 315-317.
- DUDDINGTON C.L. et DUTHOIT C.M.G. (1960) – Green manuring and cereal root eelworm. *Plant Path.*, 9, 7-9.
- DUDZIAK B. (1955) – Effet de la température et des bactéries du milieu sur l'enkystement et le développement des amibes du sol (en polonais). *Acta microbiol. polon.*, 4, 115-125.
- DUNGER W. (1956) – Untersuchungen über Laubzersetzung durch Collembolen. *Zool. Jahrb. (Abt. Syst. Okol. Geogr. Tiere)*, 84, 75-98.
- DUNGER W. (1968a) – Comparaison entre la décomposition de la cellulose et les activités zoologiques du sol dans certains de ceux-ci (en allemand). *Tagber. dt. Akad. LandwWiss. Berl.*, 98, 183-187.
- DUNGER W. (1968b) – Produktionsbiologische Untersuchungen an der Collembolen-Fauna gestörter Böden. *Pedobiologia*, 8, 1, 16-22.
- DUNGER W. (1969) – Fragen der natürlichen und experimentellen Besiedlung Kultur feindlicher Böden durch Lumbriciden. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 146-151.
- DUPUIS J. et VERGER F. (1964) – Les microreliefs dus aux fourmis et leurs caractères pédologiques. *Revue Norois* (Poitiers, Fr.), 41, 5-15.
- DUTHOIT C.M.G. et GODFREY B.E.S. (1963) – Effect of green manure & predaceous fungi on cereal root eelworm in oats. *Plant Path.*, 12, 18-19.
- DUVIGNEAUD P. (1974) – *La synthèse écologique*. Doin éd. (Paris), 296 p.
- EDMUNDS J.E. (1966) – Nematode-fungus interactions with alfalfa roots with special reference to *Pratylenchus penetrans*, *Fusarium oxysporum* et *Trichoderma viride*. *Diss. Abstr.*, 26, 5637-5638.
- EDWARDS C.A. (1955) – Soil sampling for symphylids and a note on populations. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 152-156.
- EDWARDS C.A. (1964) – Changes in soil fauna populations caused by aldrin and DDT. *C.R. 8^e Congr. Int. Soil. Sci.* (Bucarest, Roumanie), III, 37, 879-886.

- EDWARDS C.A. (1967) – Relationships between weights, volumes and numbers of soil animals. In «*Progress in Soil Biology*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 585-594.
- EDWARDS C.A. (1974) – Macroarthropods. In «*Ecology of plant litter decomposition*», Vol. 2, DICKINSON C. et PUGH G.J.F. éd., Academic Press (Lond., New-York), 535-554.
- EDWARDS C.A. et DENNIS E.B. (1960) – Some effects of aldrin and DDT on the soils fauna of arable land., *Nature* (Lond.), 188, 4752, 767.
- EDWARDS C.A. et DENNIS E.B. (1962) – The sampling and extraction of Symphyla from soil. In «*Progress in Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 300-304.
- EDWARDS C.A., DENNIS E.B. et EMPSON D.W. (1967) – Pesticides and the soil fauna. 1 - Effects of aldrin and DDT in an arable field. *The annals of appl. Biol.*, 60, 1, 11-22.
- EDWARDS C.A. et FLETCHER K.E. (1971) – A comparison of extraction methods for terrestrial Arthropods. In «*Methods of study in quantitative Soil Ecology : Population, production and energy flow*», PHILLIPSON J. éd., IBP Handbook, n° 18, Blackwell Sci. Publ. (Oxford and Edinburgh), 150-185.
- EDWARDS C.A. et HEATH C.W. (1963) – The role of soil animals in breakdown of leaf material. In «*Soil Organisms*», DOEKSEN J. et van der DRIFT J. éd., North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 76-84.
- EDWARDS C.A. et JEFFS K. (1974) – Rate of uptake of DDT from soil by earthworms. *Nature* (lond.), 247, 5437, 157-158.
- EDWARDS C.A. et LOFTY J.R. (1972) – *Biology of Earthworms*. Chapman and Hall LTD (Lond.), 283 p.
- EDWARDS C.A. et THOMPSON A.R. (1973) – Pesticides and the soil fauna. *Residue Reviews*, 45, 1-79.
- EHLERS W. (1975) – Observations on earthworm channels and infiltration on tilled and untilled loess soil. *Soil Sci.*, 119, 3, 242-249.
- EITMINAVICIUTE I. (1958) – Dynamique d'Acariens Oribates dans des forêts mixtes et des prairies cultivées (en russe). *Liet TSR Mok. Akad. Darbai*, sér. B, 16, 230-231.
- EITMINAVICIUTE I. (1960) – Distribution des Acariens Oribates dans les forêts de conifères (en russe). *Liet TSR Mok. Akad. Darbai*, sér. C3, 23, 69-77.
- EITMINAVICIUTE I. (1965) – Dynamique du nombre des Oribates dans un sol demopodzolique érodé de Lituanie (RSS) (en russe). *Pedobiologia*, 4, 4, 281-287.
- EITMINAVICIUTE I. (1968) – Oribatid populations in the sandy soils under different pasture and bush association. Rés. In «*Progressos em Biodinâmica e Produtividade do Solo*», Primavesi éd. (Santa Maria, Brésil), 178.
- ELBADRY E.A. (1972) – Observations sur la biologie de *Pergamasus crassipes* (L.), acarien gamaside prédateur des sols de forêt en Bavière (Acarina, Mesostigmata, Parasitidae) (en allemand), *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 71, 3, 296-303.
- EL-DUWEINI A.K. et GHABBOUR S.I. (1963) – A study of the specific distribution of megaduline Oligochaetes in Egypt and its dependence on soil properties. *Bull. Zool. Soc. Egypt.*, 18, 21-30.

- EL-DUWEINI A.K. et GHABBOUR S.I. (1964a) – Observations on the burrowing activities of *Allolobopora caliginosa* f. *trapezoides*. *Bull. Zool. Soc. Egypt.*, 5, 19, 60-63.
- EL-DUWEINI A.K. et GHABBOUR S.I. (1964b) – Effect of pH and of electrolytes on earthworms. *Bull. Zool. Soc. Egypt.*, 5, 19, 89-100.
- EL-DUWEINI A.K. et GHABBOUR S.I. (1965a) – Population density and biomass of earthworms in different types of Egyptian soils. *J. Appl. Ecol.*, 2, 271-287.
- EL-DUWEINI A.K. et GHABBOUR S.I. (1965b) – Temperature relations of three Egyptian oligochaete species. *Oikos*, 16, 9-15.
- EL-HALFAWI M.H., VAN CLEEMPUT O. et VAN DEN HENDE A. (1969) – Minéralisation and humification of soil organic matter following alternate wet and dry conditions. *Pedologie* (Gand), XVIII, 3, 322-332.
- EMERSON A.E. (1965) – A review of the Mastotermitidae (Isoptera) including a new fossil genus from Brazil. *Amer. Museum Novitates*, 2236, 1-46.
- ENNIK G.C. (1967) – Mole activity in relation to pasture management and nitrogen fertilization. *Neth. J. Agric. Sci.*, 15, 221-228.
- ENOCH H. et DASBERG S. (1971) – The occurrence of high CO₂ concentrations in soil air. *Geoderma*, 6, 1, 17-21.
- ERHART H. (1951a) – Sur l'importance des phénomènes biologiques dans la formation des cuirasses ferrugineuses en zone tropicale. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 233, 804-806.
- ERHART H. (1951b) – Sur le rôle des cuirasses termitiques dans la géographie des régions tropicales. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 233, 966-968.
- ERHART H. (1953) – Sur les cuirasses termitiques fossiles dans la vallée du Niari et dans le massif du Chaillu (Moyen-Congo, A.E.F.). *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 237, 431-433.
- ERHART H. (1956) – *La genèse des sols en tant que phénomène géologique*. Coll. «Évolution des Sciences», n° 8, Masson éd. (Paris), 90 p.
- ESTIENNE P. et GODARD A. (1970) – *Climatologie*. A. Colin éd. (Paris), 365 p.
- ETTERS HANK G. (1968) – The three dimensional gallery structure of the nest of the meat ant *Iridomyrmex purpureus* (SM) (Hymenoptera : Formicidae). *Austr. J. Zool.*, 16, 4, 715-723.
- EVANS A.C. (1947) – Method of studying the burrowing activity of earthworms. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 11, 14, 643-650.
- EVANS A.C. (1948a) – Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. II - Some effects of earthworms on soil structure. *Ann. Appl. Biol.*, 35, 1, 1-13.
- EVANS A.C. (1948b) – The identity of earthworms stored by moles. *Proc. Zool. Soc.*, 118, 356-359.
- EVANS A.C. et GUILD W.J. Mcl. (1947) – Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. I - Biological studies in the field. *Ann. Appl. Biol.*, 34, 307-330.
- EVANS A.C. et GUILD W.J. Mcl (1948) – Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. IV - On the life cycles of some British Lumbricidae. V - Field populations. *Ann. Appl. Biol.*, 35, 4, 471-484 et 485-493.

- FAUCK R. (1961) – *Étude des sols de la région d'Agonvy (Terres de barre du sud-est du Dahomey). 1^è partie : Les sols et leur utilisation.* Publ. ORSTOM, Centre de Cotonou.
- FAUCK R., MOUREAUX Cl. et THOMANN Ch. (1966) – *Bilans de l'évolution des sols de Sefa (Casamance, Sénégal) après 15 ans de culture continue.* Publ. ORSTOM (Paris).
- FEDER W.A. (d'après) (1961) – Le sucre poison violent pour les Nématodes. *La Nature Sci. Progrès*, n° 3317, p. 392.
- FEENEY A.M. (1967) – An improved method for extracting leatherjackets from soil and a evaluation of the Maerck's method. *Scient. Proc. R. Dubl. Soc.*, 2, 75-79.
- FEYTAUD M. (de) (1968) – Les Termites de Paris. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 10, 832-845.
- FINCK A. (von) (1952) – Okologie und bodenkundliche Studien über die Leistungen der Regenwürmer für die Bodenfruchtbarkeit. *Zeitschr. Pflanzenernähr. Düng.*, 58, 103, 120-145.
- FISHER R.A. et YATES F. (1943) – *Statistical tables for biological agricultural and medical research.* 2^è éd. (Lond., Edinbourgh).
- FISHLER D.W. et WINCHESTER J.A. (1965) – The effects of flooding on root-knot nematodes in organic soil. *Proc. Soil Crop Sci. Soc. Fla.*, 24, 150-154.
- FLAIG W. et HAIDER K. (1968) – Über die beteiligung von phenolem am aufbau von huminsäuren. *Trans. 9th. Int. Congr. Soil Sci.* (Adelaïde, Australie), III, 175-182.
- FLEMING W.E. et HAWLEY I.M. (1950) – A large-scale test with DDT to control the Japanese beetle. *J. Econ. Ent.*, 43, 5, 586-590.
- FORTUNER R. (1976) – Étude écologique des nématodes des rizières du Sénégal. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, XI, 3, 179-191.
- FOURMAN (1938) – Untersuchungen über die Bedeutung der Bodenfauna bei der biologischen Umwandlung des Bestandesabfalls forstlicher Standorte. *Mitt. aus Forstwirtsch.u.Forstwiss*, 144-169.
- FOURNIER F. (1960) – *Climat et érosion.* Presses Univ. Fr. (Paris), 211 p.
- FOX I. (1957) – The insect family Japygidae (order Thysanura) in Puerto Rico. *J. Agric. Univ. Puerto-Rico*, 41, 35-37.
- FOX C.J.S. (1967) – Effects of several chlorinated hydrocarbon insecticides on the springtails and mites of grassland soil. *J. Econ. Ent.*, 60, 77-79.
- FRANZ H. (1950) – *Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege.* Akademieverlag (Berlin).
- FRANZ H. (1953) – Dauer und Wandel der Lebensgemeinschaften. *Schr. Ver. Verbr. naturw. Kenntn* (Wien, Berl.), 93, Vereinsjahr., 27-45.
- FRANZ H. (1957) – Scydmaeniden aus dem Tschadgebiet (Französisch Aquatorial Afrika). *Koleopterologische Rundschau*, 35, 1-6.
- FRANZ H. (1960) – *Feldbodenkunde.* Verlag Georg Fromme & Co éd. (Vienne, Munich), 583 p.
- FRANZ H. (1968) – L'influence du climat sur la composition des zoocénoses terricoles et sa répercussion sur la formation de l'humus. In «*Semaine d'étude sur le thème de la matière organique et la fertilité du sol*». Pontificiae Acad. Sci. Scripta varia, 32, 615-630.

- FRIPIAT J.I., GASTUCHE M.C. et COUVREUR J. (1954) – Les argiles des sols de la vallée de la Ruzizi. *C.R. 5è Congr. Int. Sci. Sol* (Léopoldville), vol. IV, 262-273.
- FRIPIAT J.J., GASTUCHE M.C., VIELVOYE L. et SYS C. (1957) – Les argiles des sols de la région d'Élisabethville. *Pedologie* (Gand), 7, 12-18.
- GASDORF E.C. et GOODNIGHT C.J. (1963) – Studies on the ecology of soil arachnids. *Ecology*, 44, 261-268.
- GASPAR Ch. (1966a) – Étude myrmécologique des tourbières dans les hautes Fagnes en Belgique (Hyménoptères, Formicidae). *Rev. Écol. Biol. Sol*, III, 2, 301-312.
- GASPAR Ch. (1966b) – Les Fourmis et l'Agriculture (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Gembloux*, 72è année, 2è trim., 2, 235-243.
- GASPAR Ch. (1972) – Action des fourmis du genre *Lasius* dans l'écosystème prairie. *Ekologia Polska*, XX, 15, 145-152.
- GASPAR Ch. (1973) – Influence de la Pédofaune sur la fertilité du sol. *Bull. Rech. Agron. Gembloux*, hors sér. (C.R. Sem. Et. Sol et Fertilisation, 3-7 sept. 1973), 311-328.
- GATES G.E. (1961) – Ecology of some earthworms with special reference to seasonal activity. *Am. Midl. Nat.*, 66, 61-86.
- GAVRILOV K.A. et PEREL T.S. (1958) – Vers et autres invertébrés des sols de la région Vologda (en russe). *Pochvovedenie*, 8, 133-140.
- GAY F.J. et GREAVES T. (1940) – The population of a mound colony of *Coptotermes lacteus* (Frogg.). *J. Coun. Sci. Ind. Res. Austr.*, 13, 145-149.
- GELTZER J.G. (1963) – On the behaviour of soil amoebae in the rhizospheres of plants. *Pedobiologia*, 2, 4, 249-251.
- GERARD B.M. (1967) – Factors affecting earthworms in pastures. *J. Anim. Ecol.*, 36, 235-252.
- GHABBOUR S.I. (1966) – Earthworms in Agriculture : a modern evaluation. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, III, 2, 259-271.
- GHILAROV M.S. (1963) – Recherches pédozoologiques en URSS. *Ann. Epiphyt.*, 14, 74-80.
- GHILAROV M.S. (1964) – Methods of dry fixation of soil inhabiting insect larvae. *Pedobiologia*, 4, 4, 220-221.
- GHILAROV M.S. (1971) – Invertebrates which destroy the forest litter and ways to increase their activity. In «*Productivité des écosystèmes forestiers*» (Actes Coll. Bruxelles, 27-31 oct. 1969), UNESCO (Paris), 433-440.
- GHILAROV M.S. et MAMAJEV B.M. (1966) – Über die Ansiedlung von Regenwürmern in den artesisch bewässerten Oasen der Wüste Kysyl-Kum. *Pedobiologia*, 6, 3/4, 197-218.
- GHILAROV M.S. et MAMAEV B.M. (1967) – Das Einsetzen von Regenwürmern (Oligochaeta, Lumbricidae) in die Böden artesisch bewässerter Oasen als Massnahme zur Steigerung der biologischen Aktivität. In «*Progress in Soil Biology*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 275-281.
- GILLMAN L.R., JEFFERIES M.K. et RICHARDS G.N. (1972) – Non-soil constituents of Termite (*Coptotermes acinaciformis*) mounds. *Austr. J. Biol. Sci.*, 25, 5, 1005-1013.

- GILLON D. (1970) – Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : Les effets du feu sur les arthropodes de la savane. *La Terre et la Vie*, 1, 80-93.
- GILLON Y. et GILLON D. (1973) – Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Données quantitatives sur les Arthropodes. *La Terre et la Vie*, 27, 297-323.
- GILLON D., GILLON Y. et PERNES J. (1970) – Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : Comparaison entre relevés de 25 m² et 100 m² pour l'étude de la faune de la strate herbacée. *La Terre et la Vie*, 1, 40-53.
- GILLON D. et PERNES J. (1968) – Étude de l'effet du feu de brousse sur certains groupes d'Arthropodes dans une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E : Écologie, T. I, fasc. 2, 113-197.
- GILMORE S.K. (1970) – Collembole ; Predation on Nematodes. *Search*, 1, 3, 1-12.
- GILMORE S.K. et RAFFENSPERGER E.M. (1970) – Foods ingested by *Tomocerus spp.* (Collembola, Entomobryidae) in relation to habitat. *Pedobiologia*, 10, 2, 135-140.
- GILYAROV M.S. (1957) – Diplopodes et leur rôle dans la formation du sol (en russe). *Pochvovedenie*, 6, 74-80.
- GILYAROV M.S. et FOLKMANOVA B. (1957) – Chilopodes de la zone steppique du sud-est de l'Europe SSR en tant qu'indicateurs de sol dans les plantations forestières (en russe). *Izv. Akad. Nauk.*, sér. Biol., 2, 211-219.
- GISIN H. (1955) – Recherches sur la relation entre la faune endogée de Collemboles et les qualités agrologiques de sols viticoles. *Rev. Suisse Zool.*, 62, 601-648.
- GISIN H. (1956a) – L'action d'un amendement au krilium sur les Collemboles du sol. *6è Congr. Int. Sci. Sol* (Paris), Vol. C, III-1, 7-9.
- GISIN H. (1956b) – L'évolution du peuplement des Collemboles (Insectes aptérygotes) dans deux tas de feuilles compostés dans des conditions différentes. *6è Congr. Int. Sci. Sol* (Paris), Vol. C, III-2, 11-14.
- GISIN H. (1960) – *Collembolenfauna Europas*. Mus. Nat. Hist. Nat. (Genève), 312 p.
- GISIN H. (1970) – Liquides pour la fixation, l'étude, le montage et la conservation des Collemboles. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VII, 1, 45-49.
- GOFFART H. (1949) – Die Wirkung neuer insektizider Mittel auf Regenwürmer. *Anz. f. Schädlingskunde*, 22, 72-74.
- GOFFINET G. (1975) – Écologie édaphique des milieux naturels du Haut-Shaba (Zaire). 1 - Caractéristiques écotopiques et synécologie comparée des zoocénoses intercaliques. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 4, 691-722.
- GOFFINET G. (1976) – Écologie édaphique des écosystèmes naturels du Haut-Shaba (Zaire). III - Les peuplements en termites épigés au niveau des latosols. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 13, 3, 459-475.
- GOFFINET G. et FRESON R. (1972) – Recherches synécologiques sur la pédofaune de l'écosystème forêt claire (Miombo). *Bull. Soc. Écologie*, III, 2, 138-150.
- GOLDBERG J. (1971) – Mise en évidence du transport d'eau par le Terme de Saintonge. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), sér. D, T. 272, 22, 2820-2822.

- GOLDBERG J. (1974) – La construction chez le termite de Saintonge. L'adaptation des galeries-tunnels à la topographie et le tracé minimal. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 278, 24, 3127-3130.
- GOODLAND R.J.A. (1965) – Termitaria in a savanna ecosystem (Effects on soil chemistry). *Canadian J. Zool.*, 43, 4, 641-650.
- GORNI M. (1976) – Einige pedo-ökologische Probleme der Wirkung von industriellen Immissionen auf Waldstandorte. *Pedobiologia*, 16, 1, 27-35.
- GOTO H.E. (1963) – On the use of chlorazol black as an aid to the identification of Collembola. *Pedobiologia*, 3, 4, 256-258.
- GRAFF O. (1953) – *Die Regenwürmer Deutschlands*. Schriftenreihe der Forschungsanstalt f. Landwirtschaft, Braunschweig-Volkenrode, 7, 81 p.
- GRAFF O. (1955) – Kleintiere bei der Strohrotte im Ackerboden. *Landb.-Forsh*, 5, 81-83.
- GRAFF O. (1969) – Regenwurmtätigkeit im Ackerboden unter verschiedenem Bedeckungsmaterial, gemessen an der Losungsablage. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 120-127.
- GRAFF O. (1971a) – Stickstoff, Phosphor und Kalium in der regenwurmlösung auf der wiesenversuchsfläche des söllingprojektes. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae* (Dijon, 14/19-IX-1970)», INRA, 504-511.
- GRAFF O. (1971b) – La nutrition des plantes est-elle affectée par les galeries de vers ? (en allemand). *Landbauforschung Völkenrode*, 21, 2, 103-108.
- GRANDISON G.S. (1973) – Soil moisture and nematods parasitism of plants. In «*Proceeding of soil and plant water symposium*», Palmerston North, New-Zealand, 10-12 avr. 1973 ; Information sér. New-Zealand Dep. Sci. Ind. Res., n°96, 115-119.
- GRANT W.C. (1955a) – Studies on moisture relationships in earthworms. *Ecology*, 36, 3, 400-407.
- GRANT W.C. (1955b) – Temperature relationships in the megascolecid earthworm. *Pheretima hupeiensis*. *Ecology*, 36, 3, 412-417.
- GRAS F. (1970) – Surfaces d'aplanissement et remaniement des sols sur la bordure orientale du Mayombe (Congo-Brazzaville). *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, VIII, 3, 273-294.
- GRASSÉ P.P. (1949) – Ordre des Isoptères ou Termites. *Traité de Zool.*, Masson éd. (Paris), T. IX, 408-544.
- GRASSÉ P.P. (1959) – Un nouveau type de symbiose : la meule alimentaire des Termites champignonnistes. *La Nature (Fr.)*, n° 3293, 385-389.
- GRASSÉ P.P. et NOIROT Ch. (1948) – La «climatisation» de la termitière par ses habitants et le transport de l'eau. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 227, 869-871.
- GRASSÉ P.P. et NOIROT Ch. (1957) – La genèse et l'évolution des termitières géantes en Afrique équatoriale française. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 244, 974-978.
- GRASSÉ P.P. et NOIROT Ch. (1959) – Rapports des termites avec les sols tropicaux. *Rev. Géomorph. dynamique*, 1-2/3-4, 35-40.
- GRAY E.A. (1951) – The ecology of ciliate fauna of Hobson's brook, a Cambridgeshire chalk stream. *J. Gen. Microbiol.*, 6, p. 108.

- GRAY E.A. (1954) – *Microbiology*. Crosby Lockwood and Son (Londres).
- GREENSLADE P.J.M. (1974) – Some relations of the meat ant, *Iridomyrmex purpureus* (Hymenoptera : Formicidae) with soil in south Australia. *Soil Biol. Biochem.*, 6, 1, 7-14.
- GRIFFITH G. (1938) – A note on termite hills. *E. Afr. Agr. J.*, 4, 70-71.
- GRIFFITH G. (1953) – Vesicular laterite. *Nature* (Lond.), 171, 4351, p. 530.
- GRIGG G.C. (1973) – Quelques conséquences de la forme et de l'orientation des termitières «magnétiques». *Austr. J. Zool.*, 21, 2, 231-237.
- GRIGG G.C. et UNDERWOOD A.J. (1977) – An analysis of the orientation of «magnetic» termite mounds. *Austr. J. Zool.*, 25, 1, 87-94.
- GRIGOREVA T.G. (1952) – L'action de l'hexachlorane introduit dans le sol sur la faune du sol (en russe). *Dokl. vsesoyuz. Akad. sel. - Khoz. Nauk. Lenina*, 17, 16-20 (Rev. appl. Ent. H, 41, 336).
- GRINFELD E.K. (1941) – The effects of soils. *Zool. Znim* (URSS), 20, 100.
- GRUVEL J. et GRABER M. (1970) – Observations écologiques sur quelques espèces d'Acariens Oribates du Tchad. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VII, 1, 71-86.
- GUCKERT A., CHONE Th. et JACQUIN F. (1975) – Microflore et stabilité structurale des sols. *Rev. Écol. Biol. Sol*, XII, 1, 211-223.
- GUCKERT A., VALLA M. et JACQUIN F. (1975) – Adsorption of humic acids and soil polysaccharides on montmorillonite. *Soviet Soil Sci.*, 1, 89-95.
- GUILD W.J.McL. (1948) – The effect of soil type on the structure of earthworm populations. *Ann. appl. Biol.*, 35, 2, 181-192.
- GUILD W.J.McL. (1955) – Earthworms and soil structure. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 83-98.
- GUNTERTHART E. (1947) – Die Bekämpfung der Englinge mit Hexachlor-cyclohexampräparation. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, 20, 409-450.
- HAANTJENS H.A. (1965) – Morphology and origin of patterned ground in a humid tropical lowland area, New Guinea. *Austr. J. Soil Res.*, 3, 2, 111-129.
- HAARLOV N. (1955) – Vertical distribution of mites and collembola in relation to soil structure. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 167-179.
- HACKNEY R.W. et DICKERSON O.J. (1975) – Marigold, castor bean and chrysanthemum as controls of *Meloidogyne incognita* and *Pratylenchus allenii*. *J. Nematology*, 7, 1, 84-90.
- HAJRA B. (1959) – Species sensitivity of soil amoebae to trinitrophenol. *Naturwissenschaften* (Calcutta), 46, p. 582.
- HALE W.G. (1964) – A flotation method for extracting Collembola from organic soils. *J. anim. Ecol.*, 33, 363-369.
- HALE W.G. (1965a) – Observations on the breeding biology of Collembola. *Pedobiologia*, 5, n°1/2, 146-152 (I), et n°3, 161-177 (II).
- HALE W.G. (1965b) – Post-embryonic development in some species of Collembola. *Pedobiologia*, 5, 3, 228-243.

- HALE W.G. (1969) — Preliminary stereoscan studies of the genus *Onychiurus* Gervais (Collembola Onychiuridae). In «*The soil ecosystem*», The systematics association, Publ. n° 8, Londres, 168-188.
- HALLAS T.E. (1975) — Notes on the encystation in *Microcorycia radiata* (Testacea lobosa, Protozoa). *Pedobiologia*, 15, 2, 149-150.
- HALLAS T.E. et YEATES G.W. (1972) — Tardigrada of the soils and litter of a Danish beech forest. *Pedobiologia*, 12, 4, 287-304.
- HAMBLYN C.J. et DINGWALL A.R. (1945) — Earthworms. *New-Zealand J. Agric.*, 71, 55-58.
- HANSEN R.P. et CZOCHANSKA Z. (1975) — The fatty acid composition of the lipids of Earthworms. *J. Sci. Food. Agric.*, 26, 7, 961-971.
- HARDING D.J.L. et STUTTARD R.A. (1974) — Microarthropods. In «*Biology of plant litter decomposition*», vol. 2, Dickinson C.H. et Pugh G.J.F. éd., Academic Press (Lond., New-York), 489-532.
- HARRIS W.V. (1954) — Termites and tropical agriculture. *Trop. Agric. (Lond.)*, 31, 1, 11-18.
- HARRIS W.V. (1955) — Termites and the soil. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 62-72.
- HARRIS W.V. (1961 et 1971, sec. éd.) — *Termites. Their recognition and control*. Longman éd. (Lond.), 187 p.
- HARTWIG E.K. (1966) — The nest and control of *Odontotermes latericius* (Haviland) (Termitidae : Isoptera). *S. Afr. J. Agric. Sci.*, 9, 407-418.
- HASBROUCK E. (1959) — Gold chloride and picric-acid-iodine as *in toto* stains for free-living and plant parasitic nematodes. *Phytopathology*, 49, 523-524.
- HASSAN MOAVAD, GUZEV V.S., BAB'YEVA I.P. et ZVYAGINTSEV D.G. (1974) — Adsorption of extracellular polysaccharide of the yeast *Lipomyces lipofer* on kaolinite. *Soviet Soil Sci*, 6, 6, 676-681.
- HAUSER P. (1977) — *L'action des Termites en milieu de savane sèche*. Mémoire de Maîtrise de Géographie, Univ. Paris VII (Jussieu), 205 p.
- HAVERTY M.I. (1976) — Termites. *Pest Control*, 44, 5, 12-17/46-69.
- HEAL O.W. (1970) — Methods of study of soil protozoa. In «*Méthodes d'étude de l'Écologie du sol*» (Actes Coll. UNESCO/PBI-Paris), 119-126.
- HEAL O.W. et FELTON M.J. (1970) — Soil amoebae : their food and their reactions to microflora exudates. In «*Animal Populations in relation to their food resources*», British Ecological Soc. Symp., A. Watson éd., n° 10, 145-162.
- HEALEY I.N. (1970) — The study of production and energy flow in populations of soft-bodied microarthropods. In «*Méthodes d'étude de l'Écologie du sol*» (Actes Coll. UNESCO/PBI-Paris), 175-182.
- HEATH G.W. (1965a) — Biology of forest soils : earthworms. *Rep. Forest Res. For. Comm. (Lond.)*, 96-100.
- HEATH G.W. (1965b) — The part played by animals in soil formation. In «*Experimental Pedology*» (Proc. 11th Easter School agric. Sci., Univ. Nottingham). Butt. Sci. Publ. (Lond.), 236-243.
- HENIN S. (1954) — Nouveaux travaux concernant la synthèse des minéraux argileux. *C.R. 5è Congr. Int. Sci. Sol* (Léopoldville), vol. II, 505-508.

- HERBKE G. (1962) – Untersuchungen über das Vorkommen von Tausendfüßlern in landwirtschaftlich genutzten Böden des Dauerdüngungsversuches auf Dikopshof. *Z. Angew. Ent.*, numéro spécial, 18, 13-43.
- HERVEY R.J. et GREAVES J.E. (1941) – Nitrogen fixation by *Azotobacter chroococum* in the presence of soil Protozoa. *Soil Sci.*, 51, 85-100.
- HERZOG D.C., REAGAN T.E., SHEPPARD D.C. et autres (1976) – *Solenopsis invicta* Buren : influence on Louisiana pasture soil chemistry. *Environmental Entomology*, 5, 4, 160-162.
- HESSE P.R. (1955) – A chemical and physical study of the soils of termite mounds in East Africa. *J. Ecology*, 43, n° 2.
- HEUNGENS A. (1969) – The physical decomposition of pine litter by earthworms. *Plant and Soil*, XXXI, 1, 22-30.
- HEWITT W.B., RASKI D.J. et GOHEEN A.C. (1958) – Nematode vector of soil-borne fanleaf virus of grapevines. *Phytopathology*, 48, 11, 586-595.
- HILL T.H. (1916) – The relation of Protozoa to certain groups of soil bacteria. *J. Bact.*, 1, 4, 423-433.
- HINTON H.E. (1960) – A fly larva that tolerates dehydration and temperatures of -270° to +102°C. *Nature* (Lond.), 188, 4747, 336-337.
- HITCHCOCK B.E. (1953) – Investigations into the microfauna of sugar cane soils and their susceptibility to BHC. *Proc. Queensland Soc. Sugar Cane Technol.*, 20, 135-139.
- HOEKSEMA K.J. et EDELMAN C.H. (1960) – The role of biological homogenisation in the formation and transformation of gray-brown podzolic soils. *Trans 7th Int. Congr. Soil Sci.* (Madison, USA), Comm. V, vol. IV, 56, 402-405.
- HOEKSEMA K.J., JONGERIUS A. et VAN DER MEER K. (1957) – Over de invloed van regenwormen op de bodemstructur in gemulchte boomgaarden. *Overdruck uit Boor en Spade*, VII.
- HOFF J.K. et MAI W.F. (1964) – Comparison of heat and quick freezing for relaxing nematodes prior to permanent mounting. *Phytopathology*, 54, 869.
- HOFFMAN C.H. et MERKEL E.P. (1948) – *J. Econ. Ent.*, 41, 464-473.
- HOFFMAN C.H., TOWNES H.K., SWIFT H.H. et SAILER R.I. (1949) – Field studies on the effects of aeroplane applications of DDT on forest invertebrates. *Ecological Monographs*, 19, 1-46.
- HOFFMAN R.L. et PAYNE J.A. (1969) – Diplopods as carnivores. *Ecology*, 50, 6, 1096-1098.
- HOLDAWAY F.G., GAY F.J. et GREAVES T. (1935) – Termite population of a mound colony of *Eutermes exitiosus* Hill. *J. Coun. Sci. Ind. Res.* (Melbourne, Australia), 8, 160-165.
- HOLDAWAY F.G. et GRAY F.J. (1948) – Temperature studies of the habitat of *Eutermes exitiosus* with special reference to the temperatures within the mound. *Austr. J. Sci. Res.*, B1, 464-493.
- HÖLLER G. (1959) – Die Wirkung der Klärschlammrotte auf die Bodenmilben. *Z. Angew. Ent.*, 44, 405-424.
- HÖLLER G. (1962) – Die Bodenmilben des rheinischen Lösslehms in ihrer Abhängigkeit von Düngung und anderen Standortfaktoren. *Z. Angew. Ent.*, numéro spécial, 18, 44-79.

- HÖLLER-LAND G. (1958) — Der Einfluss des Grasmulches auf Kleinarthropoden des Bodens. *Z. Acker- u. PflBau.*, 105, 108-117.
- HÖLLER-LAND G. (1959) — Über die Besiedlung des Bodens mit Collembolen bei Düngung mit verschieden behandeltem Klärschlamm. *Z. Angew. Ent.*, 44, 425-444.
- HÖLLER-LAND G. (1962) — Die Abhängigkeit der bodenbewohnenden Collembolen von Düngung und anderen Standortfaktoren unter Dikopshofer Verhältnissen. *Z. Angew. Ent.*, numéro spécial, 18, 80-120.
- HOLMES G.A. (1952) — Molybdenum responses at Invermay. *Proc. New-Zealand Grassland Ass.*, 198-201.
- HOOPER D.J. (1970a) — Culturing nematodes. In «*Laboratory Methods for work with plant and soil nematodes*», Ministry of Agr., Fish. and Food (Lond.). Techn. Bull., n° 2, 5è éd., 96-114.
- HOOPER D.J. (1970b) — Handling, fixing, staining and mounting nematodes. In «*Laboratory methods for work with plant and soil nematodes*», Ministry of Agr., Fish. and Food (Lond.), Techn. Bull., n° 2, 5è éd., 39-54.
- HOPP H. (1947) — The Ecology of Earthworms in cropland. *Proc. Soil Sci. Amer.*, 12, 503-507.
- HOPP H. et SLATER C.S. (1948) — Influence of Earthworms on soil productivity. *Soil Sci.*, 66, 6, 421-428.
- HOPP H. et SLATER C.S. (1949) — The effect of Earthworms on the productivity of agricultural soil. *J. Agr. Res.*, 78, 10, 325-341.
- HORVATH J. (1950) — Contributions to studies on soil protozoa of the Ciliata group, with special regard to their adaptation to soil conditions. *Magyar Biol. Kutatéintézet Evk.*, 19, 151-162.
- HOWSE P.E. (1966) — Air movement and Termite behaviour. *Nature* (Lond.), 210, 5039, 967-968.
- HUBERT B., LEPRUN J.-C. et POULET A. (1977) — Importance écologique des facteurs édaphiques dans la répartition spatiale de quelques rongeurs au Sénégal. *Mammalia*, 41, 1, 35-59.
- HUGIE V.K. et PASSEY H.B. (1963) — Cicadas and their effect upon soil genesis in certain soils in Southern Idaho, Northern Utah and Northeastern Nevada. *Soil Sci. Proc.*, 27, 1, 78-82.
- HUNGATE R.E. (1946) — Studies on cellulose fermentation. II - An anaerobic cellulose decomposing actinomycete *Micromonospora propionici* n. sp. *J. Bact.*, 51, 51-56.
- HUNTER P.J. et RUNHAM N.W. (1971) — Limaces : un problème mondial. *Tropical Sci.*, XIII, 3, 191-198.
- HURST H.M. et BURGESS N.A. (1967) — Lignin and humic acids. In «*Soil Biochemistry*», Mc Laren et Peterson éd. Marcel Dekker Inc. (New-York), 260-286.
- HUTCHINSON S.A. et KAMEL M. (1956) — The effect of earthworms on the dispersal of soil fungi. *J. of Soil Sci.*, 7, 213-218.
- IRELAND M.P. (1975) — The effect of earthworm *Dendrobaena rubida* on the solubility of lead, zinc and calcium in heavy metal contaminated soil in Wales. *J. of Soil Sci.*, 26, 3, 313-318.
- IRELAND M.P. et WOOTON R.J. (1976) — Variations in the lead, zinc and calcium content of *Dendrobaena rubida* (Oligochaeta) in a base metal mining area. *Environmental Pollution*, 10, 3, 201-208.
- JAKUBCZYK H., CZERWINSKI Z. et PETAL J. (1972) — Ants as agents of the soil habitat changes. *Ekologia Polska*, XX, 16, 153-161.

- JEANNEL R. (1945) – *Introduction à l'Entomologie* (3 fasc.). Boubée éd. (Paris).
- JEANSON C. (1960a) – Étude expérimentale de l'action de *Lumbricus herculeus* (Savigny) (Oligochète Lumbricide) sur la stabilité structurale des terres. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T 250, 18, 3041-3043.
- JEANSON C. (1960b) – Évolution de la matière organique du sol sous l'action de *Lumbricus herculeus* Savigny (Oligochète Lumbricide). *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 250, 21, 3500-3502.
- JEANSON C. (1961) – Sur une méthode d'étude du comportement de la faune du sol et de sa contribution à la pédogenèse. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 253, 22, 2571-2573.
- JEANSON C. (1964) – Micromorphologie et Pédozoologie expérimentale : Contribution à l'étude sur plaques minces de grandes dimensions d'un sol artificiel structuré par les Lombricides. In «*Soil Micromorphology*», Elsevier éd. (Amsterdam, Lond., New-York), 47-55.
- JEANSON C. (1971) – Étude expérimentale de l'action des vers de terre sur les sols artificiels. In «*La vie dans les sols*», Gauthier Villars éd. (Paris), 211-277.
- JEANSON C. (1972) – Étude microscopique de dépôts de fer, de manganèse et de calcium dans un sol expérimental ; leur association avec des microorganismes. *Rev. Écol. Biol. Sol*, IX, 3, 479-489.
- JEFFERSON P. (1958) – Studies on the earthworms of turf. C--Earthworms and casting. *J. Sports Turf Res. Inst.*, 9, 437-452.
- JEGEN G. (1920) – Zur Biologie und Anatomie einiger Enchytraeiden. *Vjschr. Naturforsch. Ges. Zürich*, 65, 100-208.
- JELICA PANIC (von) (1963) – Das Verhalten von Ameisen gegenüber bodenbewohnenden Kleinarthropoden. *Pedobiologia*, 2, 3, 223-234.
- JEUNIAUX Ch. et MOREAU-COLLINET Chr. (1975) – Étude expérimentale de l'influence de la composition de la litière sur les édaphocénoses d'acariens de deux types de chênaies. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 1, 91-99.
- JOACHIM A.W.R. et KANDIAH S. (1940) – A comparison of soils from Termite mounds and adjacent land. *Trop. Agriculturist*, 95, 333-338.
- JONES F.G.W. (1975) – The soil as an environment for plant parasitic nematodes. *Ann. Appl. Biol.*, 79, 2, 113-139.
- JONES F.G.W., LARBEY D.W. et PARROTT D.M. (1969) – The influence of soil structure and moisture on nematodes, especially *Xiphinema*, *Longidorus*, *Trichodorus* et *Heterodera* ssp. *Soil Biol. Biochem.*, 1, 153-165.
- JONGERIUS A. et REIJMERINK A. (1963) – Le degré de perforation ainsi appelé et sa signification dans les études de profils pédologiques (en allemand). *Boor en Spade*, 13, 178-192.
- JOSENS G. (1971) – Le renouvellement des meules à champignons construites par quatre Macrotermitinae (Isoptères) des savanes de Lamto-Pacobo (Côte d'Ivoire). *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 272, 26, 3329-3332.
- JOSENS G. (1974) – Les Termites de la savane de Lamto. In «*Analyse d'un écosystème tropical humide : La savane de Lamto (Côte d'Ivoire)*. V - Les organismes endogés». Bull. liaison Chercheurs de Lamto, numéro spécial, fasc. V, 91-131.

- JOSENS G. et CORVEAULE D. (1973) – Le peuplement en termites des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Aperçu de quelques données quantitatives. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E, Écologie, VI, 2, 99-104.
- JOSHI N.V. et KELKAR B.V. (1952) – The role of earthworms in soil fertility. *Indian J. agric. Sci.*, XXII, 2, 189-196.
- JUBERTHIE-JUPEAU L. (1973) – Action de la température sur la ponte chez *Glomeris marginata* (Villers), Myriapode, Diplopode. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 10, 4, 575-588.
- JUBERTHIE C. et MASSOUD Z. (1977) – Étude ultrastructurale des poils sécréteurs de cire chez *Dicyrtoma atra* L. (Collembole, Dicyrtomidae). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 14, 1, 125-137.
- KAJAK A., BREYMEYER A., PETAL J. et OLECHOWICZ E. (1972) – The influence of ants on the meadow invertebrates. *Ekologia Polska*, XX, 17, 163-171.
- KALSHOVEN L.G.E. (1941) – A soil reconnaissance journey through parts of Tanganyika territory. December 1935 to February 1936. *Tectona*, 34, 568-582.
- KARG W. (1963) – Die edaphischen Acarina in ihren Beziehungen zur Mikroflora und ihre Eignung als Anzeiger für Prozesse der Bodenbildung. In «*Soil Organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 305-315.
- KARG W. (1964) – Untersuchungen über die Wirkung von Dinitroorthokresol (DNOC) auf die Mikroarthropoden des Bodens unter Berücksichtigung der Beziehungen zwischen Mikroflora und Mesofauna. *Pedobiologia*, 4, 3, 138-157.
- KARG W. (1967) – Synökologische Untersuchungen von Bodenmilben aus forstwirtschaftlich und landwirtschaftlich genutzten Böden. *Pedobiologia*, 7, 2/3, 198-214.
- KARPACHEVSKY L.O., PEREL T.S. et BARTSEVICH V.V. (1968) – The role of Bibionidae larvae in decomposition of forest litter. *Pedobiologia*, 8, 2, 146-149.
- KATZNELSON H. et HENDERSON V.E. (1962) – Studies on the relationships between nematodes and other soil microorganisms. I - The influence of actinomycetes and fungi on *Rhabditis (Cephaloboides) oxyerca*, de Man. *Canad. J. Microbiol.*, 8, 875-882.
- KATZNELSON H. et HENDERSON V.E. (1964) – Studies on the relationships between nematodes and other soil microorganisms. II - Interaction of *Aphelenchoides parietinus* (Bastian, 1865) Steiner 1932 with actinomycetes, bacteria and fungi. *Canad. J. Microbiol.*, 10, 37-41.
- KATZNELSON H., GILLESPIE D.C. et COOK F.D. (1964) – Studies on the relationships between nematodes and other soil microorganisms. III - Lytic action of soil myxobacters on certain species of nematodes. *Canad. J. Microbiol.*, 10, 5, 699-704.
- KATZNELSON H. et HENDERSON V.E. (1963) – Ammonium as an «attractant» for a soil nematode. *Nature* (Lond.), 198, 907-908.
- KCHODACHOVA K.S. (1971) – Influence des rongeurs souterrains en masse sur la productivité biologique des steppes-prairies. In «*Organismes du sol et production primaire, IV Colloquium pedobiologiae (Dijon 14/19-IX-1970)*», INRA, 49-55.
- KEMPSON D., LLOYD M. et GHELARDI R. (1963) – A new extractor for woodland litter. *Pedobiologia*, 3, 1, 1-21.
- KENNETH C. (1964) – Bionomics of Collembola. *Ann. Rev. Ent.*, 9, 147-178.

- KERMARREC A. et BERGE J.B. (1972) – Méthodes d'estimation des populations de nématodes des sols et des racines. *Bull. Soc. Écologie*, III, 2, 151-169.
- KERMARREC A. et SCOTTO LA MASSESE C. (1972) – Données nouvelles sur la composition et la dynamique de la Nématofaune des sols des Antilles françaises. *Ann. Zool. Ecol. animale*, 4, 4, 513-527.
- KEVAN D.K.McE (1962) – *Soil Animals*. H.F. & G. Witherby éd. (Lond.), 237 p.
- KHAN A.M., ALAM M.M. et AHMAD R. (1974) – Mechanism of the control of plant parasitic nematodes as a result of the application of oil-cakes to the soil. *Indian J. Nematology*, 4, 1, 93-96.
- KHODASHOVA K.S. et DINESMAN L.G. (1961) – Rôle des petites marmottes dans la formation du sol complexe couvrant la Transvolga semi-aride et argileuse (en russe). *Pochvovedenie*, 1, 68-76.
- KING H.G.C. et HEATH G.W. (1967) – The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationship between the disappearance and composition of leaves. *Pedobiologia*, 7, 2/3, 192-197.
- KIPENVARLIC A.F. (1963) – Problème de l'influence de la chaux et des engrais sur la faune des sols (en russe). *Pedobiologia*, 3, 4, 274-285.
- KIRKPATRICK J.D., MAI W.F., FISHER E.G. et autres (1959) – Relation of nematode populations to nutrition of sour cherries. *Abstr. in Phytopathology*, 49, 9, p. 543.
- KISS I. (1957) – Activité de l'invertase dans les déjections des vers et les sols de fourmilières (en roumain). *Agrokém, Talajt* (Bolyai Univ. Cluj, Roumanie), 6, 65-68.
- KLEE G.E. (1971) – Degradation of DDT in forest humus by soil and litter microarthropods. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon 14/19-IX-1970)*», INRA, 219-224.
- KLEE G.E., BUTCHER J.W. et ZABIK M. (1973) – DDT movement and metabolism in forest litter microarthropods. *Pedobiologia*, 13, 3, 169-185.
- KOBAYASHI M. (1971) – Role of photosynthetic bacteria in paddy soils. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon, 14/19-IX-1970)*», INRA, 29-35.
- KOLLMANNSPERGER F. (1952) – Über die Bedeutung der Regenwürmer für die Fruchtbarkeit des Bodens. *Decheniana*, 105/106, 165-187.
- KOLLMANNSPERGER F. (1955) – Über rhythmien bei Lumbriciden. *Decheniana*, 108, 81-92.
- KOLLMANNSPERGER F. (1956) – Lumbriciden in humiden und ariden gebieten und ihre bedeutung für die fruchtbarkeit des Bodens. *6è Congr. Int. Sci. Sol (Paris)*, III, 49, 293-297.
- KONONOVA M.M. (1961, 1è éd. ; 1966, 2è éd.) – *Soil organic matter, its nature, its role in soil formation and in soil fertility*. Pergamon Press éd. (Oxford, Lond., Edinburg,...), 450 p. (1è éd.), 544 p. (2è éd.).
- KORGANOVA G.A. et GELTSER Ju.G. (1977) – Stained smears for the study of soil Testacida Protozoa, Rhizopoda. *Pedobiologia*, 17, 3, 222-225.
- KORSCHOLT E. (1914) – Über Transplantationsversuche, Ruhezustände und Lebensdauer der Lumbriciden. *Zool. Anz.*, 43, 537-555.
- KOSLOVA A.V. (1951) – Accumulation de nitrate dans les termitières du Turkemenian (en russe). *Pochvovedenie*, 626-631.

- KOZLOVSKAYA L.S. (1959) – Caractéristiques de la faune de sols de forêts marécageuses du centre de la Taïga (en russe). *Pochvovedenie*, 8, 35-39.
- KOZLOVSKAYA L.S. (1969) – Der Einfluss der Exkrememente von Regenwürmern auf die Aktivierung der mikrobiellen Prozesse in Torfböden. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 158-164.
- KOZLOVSKAYA L.S., FADEEVA T.N. et ZAGURAL'SKAYA L.M. (1964) – Effet des invertébrés sur la décomposition d'un sol à sphaignes dans un marais de tourbière haute (en russe). *Izv. Sib. Otd. Akad. Nauk. SSSR*, 12 ; *Sér. Biol. méd. Nauk*, 3, 50-56/R.Zh., 1965 (23.57.60).
- KOZLOVSKAYA L.S. et ZHDANNIKOVA E.N. (1961) – Activité simultanée des vers et de la microflore dans les sols de forêt (en russe). *Dokl. Akad. Nauk.*, 139, 470-473.
- KRANTZ G.W. (1970) – *A manual of Acarology*. O.S.U. Book Stores Inc. (Corvallis, Oregon, USA), 335 p.
- KRETZSCHMAR A. (1978) – Étude du transit intestinal des lombriciens anéciques. I - Méthode d'acquisition des données et traitement statistique. *Pedobiologia*, 18, 1, 64-75.
- KRIVOLUTSKY D.A. (1965) – Types morphologiques d'Acariens Oribates (en russe). *Zool. Zh.*, 44, 1176-1189.
- KRIVOLUTSKY D.A. (1969) – Some observations on the quantitative distribution of Oribatid mites in the zonal soil types of USSR. *Acarology* (Proc. 2è Int. Congr. Acarology), Akademiai Kiado (Budapest), 39-41.
- KRIVOLUTSKY D.A. (1975) – Oribatoid mite complexes as the soil type bioindicator. In *«Progress in Soil Zoology»* Proc. 5th. Int. Coll. Soil Zool. (Prague), Jan Vanek éd., Dr W. Junk (La Hague) et Academia (Prague), 217-221.
- KRIVOSHEINA N.P. (1962) – Larves européennes de Bibions (Diptères, Nématocères) avec tables définitives pour quelques espèces (en russe). *Pedobiologia*, 1, 3, 210-227.
- KUBIENA W.L. (1953) – *The soils of Europe*. Thomas Murby éd. (Lond.).
- KUBIENA W.L. (1955) – Animal activity in soils as a decisive factor in establishment of humus forms. In *«Soil Zoology»*, Butt. Sci. Publ. (Lond.) 73-82.
- KUHNELT W. (1950) – *Bodenbiologie mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt*. Herold éd. (Vienne), 368 p.
- KUHNELT W. (1955) – A brief introduction to the major groups of soil animals and their biology. In *«Soil Zoology»*, Butt. Sci. Publ. (Lond.), 29-43.
- KUHNELT W. (1961) – *Soil Biology*. Faber & Faber éd. (Lond.), 397 p.
- KUHNELT W. (1969) – *Écologie générale*. Masson éd. (Paris), 360 p.
- KUMAR KRISHNA (1969) – Taxonomy, Phylogeny and Distribution of Termites. In *«Biology of Termites»*, K. Krishna et Weesner éd., Acad. Press éd. (New-York, Lond.), Vol. II, chap. 4, 127-152.
- KUNICKI-GOLDFINGER W., DROZANSKI W., BASZCZAK D. et autres (1957) – Bactéries servant de nourriture aux amibes du sol. *Acta Microbiol. polon.*, 6, 331-334.
- KURCHEVA G.F. (1960) – Le rôle des invertébrés dans la décomposition des feuilles de chêne tombées (en russe). *Pochvovedenie*, 4, 16-23.

- KURCHEVA G.F. (1967) – Influence des invertébrés du sol sur l'intensité de dégradation de la litière dans une forêt de chênes de la région de Koursk. Étude expérimentale (en russe). *Pedobiologia*, 7, 2/3, 228-238.
- KURCHEVA G.F. (1971) – Die Rolle der Bodenwirbellosen in der Zersetzung der Grasvegetation. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon, 14/19-IX-1970)*», INRA, 361-369.
- KURIR A. (1965) – *Fridericia galba* (Enchytraeidae) als Fichtenschädling in einem Forstgarten. *Pedobiologia*, 4, 4, 269-280.
- LACOSTE G. (1958) – Non, la pluie ne vient pas des nuages. *Sci. et Avenir*, 137, 348-352.
- LAEMMLEN F.F. et HALL D.H. (1973) – Interdependance of a mite *Siteroptes reniformis* and a fungus *Nigrospora oryzae* in the Nigrospora lint rot of cotton. *Phytopathologie*, 63, 308-315.
- LAFRANCE J. (1967) – The life history of *Agriotus mancus* (Sav.) (Coleoptera : Elateridae) in the organic soils in southwestern Quebec. *Phytoprotection*, 48, 53-57.
- LAFRANCE J. (1968) – The seasonal movements of wireworms (Coleoptera : Elateridae) in relation to soil moisture and temperature in the organic soils of south-western Quebec. *Canad. Ent.*, 100, 801-807.
- LAFRANCE J. (1970) – Méthodes de capture des taupins (Coléoptères, Elateridae) dans les sols organiques, au sud-ouest du Québec. *Ann. Soc. Ent. Québec*, 15, 2, 66-70.
- LAUDELOUT H., MEYER J. et PEETERS A. (1960) – Les relations quantitatives entre la teneur en matières organiques du sol et le climat. *Agricultura*, Inst. Agr. (Parc d'Arenberg, Heverlee, Belgique), 8, 103-140.
- LAVELLE P. (1971a) – *Étude démographique et dynamique des populations de Millsonia anomala (Acanthodrilidae, Oligochètes)*. Thèse (Paris, 19-4-1971), 88 p.
- LAVELLE P. (1971b) – Étude préliminaire de la nutrition d'un ver de terre africain *Millsonia anomala* (Acanthodrilidae, Oligochète). In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon, 14/19-IX-1970)*», INRA, 133-145.
- LAVELLE P. (1973) – Peuplement et production des vers de terre dans les savanes de Lamto. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E, Écologie, VI, 2, 79-98.
- LAVELLE P. (1974) – Les vers de terre de la savane de Lamto. In «*Analyse d'un écosystème tropical humide : La savane de Lamto (Côte d'Ivoire). V - Les organismes endogés*». Bull. liaison Chercheurs de Lamto, numéro spécial, fasc. V, 133-166.
- LAVELLE P. (1975) – Consommation annuelle de terre par une population naturelle de vers de terre (*Millsonia anomala* Omodeo, Acanthodrilidae-Oligochètes) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 1, 11-24.
- LAVELLE P., DOUHALEI N. et SOW B. (1974) – Influence de l'humidité du sol sur la consommation et la croissance de *Millsonia anomala* (Oligochètes-Acanthodrilidae) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E, Écologie, VII, 1, 305-314.
- LAVERACK M.S. (1961) – Responses to acid pH solutions. *Comp. Biochem. Physiol.*, 2, 22-34.
- LAVERACK M.S. (1963) – *The Physiology of Earthworms*. Int. Ser. Monogr. on pure and appl. Biol., Pergamon Press (Oxford, Lond., New-York, Paris), 206 p.

- LAYCOCK W.A. et RICHARDSON B.Z. (1975) – Long-term effects of pocket gopher control on vegetation and soils of a subalpine grassland. *Journal of Range Management*, 28, 6, 458-462.
- LE BERRE J.R. (1969) – Les méthodes de piégeage des invertébrés. In «*Problèmes d'Écologie*», Masson éd. (Paris), 55-96.
- LEE K.E. (1959) – *The Earthworm fauna of New-Zealand*. New-Zealand Dep. sci. ind. Res. Bull., 130, 486 p.
- LEE K.E. (1967) – Microrelief features in a humid tropical lowland area, New Guinea, and their relation to earthworm activity. *Austr. J. Soil Res.*, 5, 263-274.
- LEE K.E. (1974) – The significance of soil animals in organic matter decomposition and mineral cycling in tropical forest and savanna ecosystems. *Trans. 10th. Congr. Soil Sci* (Moscou), III, 43-51.
- LEE K.E. et WOOD T.G. (1968) – Preliminary studies of the role of *Nasutitermes exitosus* (Hill) in the cycling of organic matter in a yellow podzolic soil under dry sclerophyll forest in south Australia. *C.R. 9è Int. Congr. Soil Sci.* (Adelaide, Australie), II, 11-18.
- LEE K.E. et WOOD T.G. (1971a) – Physical and chemical effects on soils of some australian termites, and their pedological significance. *Pedobiologia*, 11, 5, 376-409.
- LEE K.E. et WOOD T.G. (1971b) – *Termites and Soils*. Acad. Press (Lond., New-York), 251 p.
- LEPAGE M. (1972) – Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Données préliminaires sur l'Écologie des Termites. *La Terre et la Vie*, 26, 3, 383-409.
- LEPAGE M. (1974) – Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Influence de la sécheresse sur le peuplement en termites. *La Terre et la Vie*, 1, 76-94.
- LEPAGE M., MOREL G. et RESPLENDINO Cl. (1974) – Découverte de galeries de termites atteignant la nappe phréatique profonde dans le nord du Sénégal. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), sér. D, T. 278, 14, 1855-1858.
- LEPRUN J.-C. (1976) – Une construction originale hypogée pour le stockage de l'eau par les Termites en régions sahélo-soudaniennes de Haute-Volta. *Pedobiologia*, 16, 6, 451-456.
- LEPRUN J.-C. et ROY-NOËL J. (1976) – Minéralogie des argiles et répartition des nids épigés de deux espèces du genre *Macrotermes* au Sénégal occidental (presqu'île du Cap-Vert). *Insectes Sociaux* (Masson éd., Paris), 23, 4, 535-547.
- LÉVÈQUE A. (1969) – Les principaux évènements géomorphologiques et les sols sur le socle granitogneissique du Togo. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, VII, 2, 203-224.
- LÉVÈQUE A. (1975) – Pédogenèse sur le socle granitogneissique du Togo. Différenciation des sols et remaniements superficiels. *Thèse ORSTOM* (Paris), 301 p.
- LEVIEUX J. (1966) – Traits généraux du peuplement en fourmis terricoles d'une savane de Côte d'Ivoire. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), sér. D, T. 262, 14, 1583-1585.
- LEVIEUX J. (1969) – L'échantillonnage des peuplements de fourmis terricoles. In «*Problèmes d'Écologie*», Masson éd. (Paris), 289-300.
- LEVIEUX J. (1972a) – Le rôle des fourmis dans les réseaux trophiques d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, sér. E, Écologie*, V, 1, 145-240.

- LEVIEUX J. (1972b) – Quelques remarques au sujet des méthodes d'échantillonnage des peuplements de fourmis terricoles. *Ekologia Polska*, XX, 1, 1-7.
- LEVIEUX J. (1973) – Étude du peuplement en fourmis terricoles d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 10, 3, 379-428.
- LEVIEUX J. (1976) – Deux aspects de l'évolution des fourmis (Hymenoptera, Formicidae) sur le sol d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Bull. Écologie* (Soc. Écologie, Brunoy), 7, 3, 283-295.
- LEWIS T. (1960) – A method for collecting Thysanoptera from gramineae. *Entomologist*, 93, 27-28.
- LIPA J.J. (1958) – Effect on Earthworm and Diptera populations of BHC dust applied to soil. *Nature* (Lond.), 181, p. 863.
- LIPKOW E. (von) (1968) – Zum Eiablage Verhalten der Staphyliniden. *Pedobiologia*, 8, 2, 208-213.
- LITTLEWOOD C.F. (1969) – A surface sterilisation technique used in feeding algae to Oribatei. *Acarology* (Proc. 2è Int. Congr. Acarology), Akademiai Kiado (Budapest), 53-56.
- LJUNGSTROM P.O. et REINECKE A.J. (1969) – Ecology and natural history of microchaetid earthworms of South Africa. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 152-157.
- LOKSINA I.E. (1965) – Diplopodes des sols de forêt de la Pusca de Belovezskaya (en russe). *Pedobiologia*, 4, 4, 299-309.
- LOOS R. (1964) – A sensitive anemometer and its use for the measurement of air currents in the nests of *Macrotermes natalensis* (Haviland). In «*Études sur les termites africains*» (Coll. Int. UNESCO, Univ. Lovanium, Léopoldville), Masson éd. (Paris), 363-372.
- LOOTS G.C. et RYKE P.A.J. (1967) – The ratio Oribatei : Trombidiformes with reference to organic matter content in soils. *Pedobiologia*, 7, 2/3, 121-124.
- LOUB W. (1963) – Zur Synökologie der Bodenpilze. In «*Soil organisms*», Doeksen et Van der Drift éd., North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 420-426.
- LUBINSKI G. (1949) – A galvano-tactic procedure for the concentration of *Balantidium coli* in feces. *J. Lab. clin. Med.*, 34, 1154-1161.
- LUC M. (1958) – Les Nématodes et le flétrissement des cotonniers dans le sud-ouest de Madagascar. *Coton et Fibres tropicales*, XIII, 2, 239-256.
- LUC M. et HOESTRA H. (1960) – Les Nématodes phytoparasites des sols de cocoteraie du Togo. Essai d'interprétation du peuplement. *L'Agr. Trop.*, 5, 497-512.
- LUNT H.A. et JACOBSON H.G.M. (1944) – The chemical composition of earthworms casts. *Soil Sci.*, 58, 367-375.
- LUSCHER M. (1951) – Significance of «fungus gardens» in termite nests. *Nature* (Lond.), 167, 4236, 34-35.
- LUSCHER M. (1955) – Der Sauerstoffverbrauch bei Termiten und die ventilation des Nestes bei *Macrotermes natalensis* (Haviland). *Acta Tropica*, 12, 287-307.
- LUXTON M. (1975) – Studies on the Oribatid mites of a Danish beech wood soil. II - Biomass, calorimetry, and respirometry. *Pedobiologia*, 15, 3, 161-200.
- LYFORD W.H. (1963) – Importance of ants to brown podzolic soil genesis in New-England. *Harvard For. Pap.*, n° 7, p. 18 (*Geomorph. Abstr.*, 17, p. 59).

- LYSEK H. (1963) – Effect of certain soil organisms on the eggs of parasitic roundworms. *Nature* (Lond.), 199, 4896, p. 925.
- MACFADYEN A. (1961) – Metabolism of soil invertebrates in relation to soil fertility. *Ann. appl. Biol.*, 49, 215-218.
- MACFADYEN A. (1968) – The animal habitat of soil bacteria. In «*The Ecology of soil bacteria*», Liverpool Univ. Press., 66-76.
- MACQUEEN A. et BEIRNE B.P. (1975) – Dung burial activity and fly control potential of *Onthophagus nuchicornis* (Coleoptera ; Scarabaeidae) in British Columbia. *Canadian Entomologist*, 107, 11, 1215-1220.
- McINTOSH R. (1967) – An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology*, 48, 3, 392-404.
- McMILLAN J.H. et HEALEY I.N. (1971) – A quantitative technique for the analysis of the gut contents of Collembola. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VIII, 2, 295-300.
- McRILL M. et SAGAR G.R. (1973) – Earthworms and seeds. *Nature* (Lond.), 243, 5408, p. 482.
- MADGE D.S. (1969) – Field and laboratory studies on the activities of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia*, 9, 3, 188-214.
- MAES G., PAULUS J. et CHARDEZ D. (1972) – Thécamoébiens d'un sol forestier zaïrois. *Bull. Rech. Agro. Gembloux*, VII, 1-4, 230-232.
- MAESENER J. (de) (1963) – Observations écologiques sur les nématodes libres des prairies. *Nematologica*, 9, 255-261.
- MAIS K. (1969) – Zur Kenntnis der Ökologischen Valenz von *Onychiurus cavernicolus* und *O. vornatscheri* (Collembola, Insecta apterygota). Über Temperature, Feuchtigkeits- und Lichtreaktionem. *Pedobiologia*, 9, 4, 282-287.
- MALDAGUE M.E. (1958) – Relations entre microfaune et microflore du sol dans la région de Yangambi (Congo belge). *Agricultura* (Louvain), 2è sér., VI, 2, 339-351.
- MALDAGUE M.E. (1959) – Importance et rôle de la microfaune du sol. *Bull. Agric. Congo belge*, Vol. L, 1, 5-34.
- MALDAGUE M.E. (1961a) – Conservation et Microfaune du sol. *C.R. 3è Conf. Interafric. Sols* (Dalaba 1959), London C.C.T.A., 485-493.
- MALDAGUE M.E. (1961b) – Relations entre le couvert végétal et la microfaune. Leur importance dans la conservation biologique des sols tropicaux. *Publ. Inst. Nat. Agr. Congo*, sér. Sci., 90, 122 p.
- MALDAGUE M.E. (1964) – Importance des populations de termites dans les sols équatoriaux. *C.R. 8è Congr. Int. Soil Sci.* (Bucarest, Roumanie), III, 24, 743-752.
- MALDAGUE M.E. (1970) – Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers. *Publ. Inst. Nat. Et. Agro. Congo* (I.N.E.A.C.), Sér. Sci., 112 (Rép. Dém. Congo), 245 p.
- MALDAGUE M.E., HARDY Y. et DEMERS J. (1967) – Influence de la température sur la consommation d'oxygène chez différentes espèces de fourmis. *Pedobiologia*, VII, 2/3, 247-258.
- MANGENOT F., JACQUIN F. et METCHE M. (1965) – A propos des interactions plante-sol. 1 - Les exsudats foliaires peuvent-ils être une source de substances humiques ? *Oecol. Planta*, Gauthier-Villars éd. (Paris), 1, 79-102.

- MANKAU R. et MANKAU S.K. (1963) – The role of mycophagous nematodes in the soil. I - The relationships of *Aphelenchus avenae* to phytopathogenic soil fungi. In «*Soil Organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 271-280.
- MANLEY G.V., BUTCHER J.W. et ZABIK M. (1976) – DDT transfer and metabolism in a forest litter macro-arthropod food chain. *Pedobiologia*, 16, 2, 81-98.
- MANNINGER E. et VARGA L. (1957) – Activité de la microflore et de la microfaune dans des fumiers de ferme différemment fermentés (en hongrois). *Magy. Tud. Akad. Agrartud Oszt. Köszl.*, 1/2, 23-50.
- MANSKAYA S.M. et KODINA L.A. (1968) – Aromatic structures of lignins and their role in the formation of humic acids. *Soviet Soil Sci.*, 8, 1102-1107.
- MARAIS E. (1950) – *Mœurs et coutumes des Termites. La fourmi blanche de l'Afrique du Sud*. Payot éd. (Paris), 196 p. (Traduction de «The Soul of the White Ant», 6è éd., Methuen éd. (Lond.).
- MARCUZZI G. (1964) – Observations on the relationships between Tenebrionid fauna and Soil. *Pedobiologia*, 4, 3, 210-219.
- MARCUZZI G. (1970) – Experimental observations on the role of *Glomeris spp.* in the process of humification of litter. *Pedobiologia*, 10, 6, 401-406.
- MARCUZZI G. et VENEZIA L.D. (1968) – Recherches sur les Ténébrions de Dalmatie. II - Relation entre les Ténébrions et les sols (en italien). *Natur.* 126, 305-318 (Chem. Abstr., 40249).
- MARGALEF F. (1969) – Diversity and Stability : A practical proposal and a model of interdependence. In «*Diversity and Stability in Ecological Systems*», Brookheven Symposia in Biology, Brookheven Nat. Lab. (Upton, New-York 11973), n° 22, 25-37.
- MARTIN J.P. (1971) – Decomposition and binding action of polysaccharides in soil. *Soil Biol. Biochem.*, 3, 1, 33-41.
- MASON C.F. (1974) – Mollusca. In «*Biology of plant litter decomposition*», Vol. 2, Dickinson G.H. et Pugh G.J.F. éd., Academic Press (Lond., New-York), 555-591.
- MASSOUD Z. (1971) – Un élément caractéristique de la pédofaune : Les Collemboles. In «*La vie dans les sols*», Gauthier Villars éd. (Paris), 335-388.
- MASSOUD Z. (1976a) – Essai de synthèse relatif à l'action des insecticides sur les Collemboles et les Acariens. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 13, 1, 35-42.
- MASSOUD Z. (1976b) – Essai de synthèse sur la phylogénie des Collemboles. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 13, 1, 241-252.
- MASSOUD Z. et BETSCH J.M. (1970) – Premiers éléments sur l'étude du dimorphisme sexuel affectant les antennes des Sminthuridinae (Collemboles Symphypléones) au microscope électronique à balayage. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), sér. D, T. 270, 1, 90-92.
- MASSOUD Z. et NAJT J. (1976) – Importance des techniques pour l'étude du régime alimentaire des Collemboles. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 13, 1, 147-153.
- MASSOUD Z. et PINOT M.C. (1973) – Comportement de ponte chez les Collemboles. *Arrhopalites Börner*. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 10, 2, 197-210.
- MASSOUD Z., POINSOT N. et POIVRE Cl. (1968) – Contribution à l'étude du comportement constructeur chez les Collemboles. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 5, 2, 283-286.

- MASSOUD Z. et VANNIER G. (1965) — Présence de sécrétions cireuses chez les Collembolés. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 260, 4819-4820.
- MATIC Z. et BUNESCU V. (1977) — Aspects concernant la densité et la biomasse des Thécamoébiens (Protozoa : Rhizopoda, Testacea) des sols des Monts Bucegi-Roumanie. *Pedobiologia*, 17, 5, 297-304.
- MAY R.-M. (1948) — *La vie des Tardigrades*. Coll. Hist. Nat., n° 8, Galimard éd. (Paris), 133 p.
- MEIKLEJOHN J. (1965) — Microbiological studies on large termite mounds. *Rhodesia Zambia Malawi J. Agric. Res.*, 3, 67-79.
- MELLANBY K. (1960) — The biological importance of the invertebrate soil fauna. *Soils and Fertilizers*, XXIII, 1, 8-9.
- MELLANBY K. (1967) — Food and activity in the mole *Talpa europaea*. *Nature (Lond.)*, 215, 5106, 1128-1130.
- MENHINICK E.F. (1962) — Comparison of invertebrate populations of soil and litter of mowed grassland in areas treated and untreated with pesticides. *Ecology*, 43, 556-561.
- MERNY G. (1970) — Les Nématodes phytoparasites des rizières inondées de Côte d'Ivoire. I - Les espèces observées. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 11, 3-43.
- MERNY G. et DÉJARDIN J. (1970) — Les Nématodes phytoparasites des rizières inondées de Côte d'Ivoire. II - Essai d'estimation de l'importance des populations. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 11, 45-67.
- MERNY G. et LUC M. (1969) — Les techniques d'échantillonnage des peuplements de Nématodes dans le sol. In «*Problèmes d'Écologie. L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*». Masson éd. (Paris), 237-272.
- MEYER F.H. (1964) — The role of the fungus *Cenococcum graniforme* (Sow.) Ferd. et Winge in the formation of mor. In «*Soil Micromorphology*», Elsevier éd. (Amsterdam, Lond., New-York), 23-31.
- MEYER J.A. (1960) — Résultats agronomiques d'un essai de nivellement des termitières réalisé dans la cuvette centrale congolaise. *Bull. Agric. Congo*, 51, 1047-1059.
- MEYER J. et MALDAGUE M. (1957) — Observations simultanées sur la microflore et la microfaune de certains sols du Congo belge. *Pédologie (Gand)*, 7, 110-118.
- MEYER L. (1943) — Experimenteller Beitrag zu makrobiologischen Wirkungen auf Humus- und Bodenbildung. *Bodenk.u.Pflanzenernähr*, 29, 74, 119-140.
- MICHELbacher A.E. (1938) — The biology of the garden centipede *Scutigereilla immaculata*. *Hilgardia*, II, 3, 55-148.
- MICHELbacher A.E. (1949) — The ecology of Symphyla. *Pan-Pacif. Ent.*, 25, 1-12.
- MILES H.B. (1963) — Soil Protozoa and Earthworm nutrition. *Soil Sci.*, 95, 6, 407-409.
- MILLAR C.E. et TURK L.M. (1951) — *Fundamentals of Soil Science*. J. Wiley and Sons Inc. (New-York).
- MILLER L.K. (1969) — Freezing tolerance in an adult insect. *Science*, 166, 3901, 105-106.
- MILLER P.M. et AHRENS J.F. (1969) — Marigolds, a biological control of meadow nematodes in gardens. *Bull. Conn. agric. Exp. St.*, 701, p. 10.
- MILLER P.M. et WAGGONER P.E. (1963) — Interaction of plastic mulch, pesticides & fungi in the control of soil-borne nematodes. *Plant & Soil*, 18, 1, 45-52.

- MILNE G. (1947) – A soil reconnaissance journey through parts of Tanganyika territory. *J. Ecol.*, 35, 192-265.
- MILNE S. (1962) – Phenology of a natural population of soil Collembola. *Pedobiologia*, 2, 1, 41-52.
- MILNER C. et BALL D.F. (1970) – Factors affecting the distribution of the mole *Talpa europaea* in Snowdonia (North Wales). *J. Zool. (Lond.)*, 162, 61-69.
- MOLLER F. (1969) – Ökologische Untersuchungen an terricolen Enchytraeidenpopulationem. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 114-119.
- MOLODOVA L.P. (1976) – Pedozoological data for characterization of soil types on the Southern Sakhalin. *Pedobiologia*, 16, 6, 401-417.
- MONNIER G. (1965) – Action des matières organiques sur la stabilité structurale des sols. *Ann. Agro.*, XVI, 4, 327-400 et 5, 471-534.
- MONNIER G. et JEANSON C. (1965) – Studies on the stability of soil structure : influence of moulds and soil fauna. In «*Experimental Pedology*» Proc. 11th Easter School in Agric. Sci. (Univ. Nottingham), 244-254.
- MORDKOVICH V.G. et VOLKOVINTSER V.V. (1965) – Population animale des rives des lacs salés du sud de la République de Khakassiya et de la République de Tuva (en russe). *Zool. Zh.*, 44, 1747-1760.
- MOREAU Ch. (1965) – Sur l'efficacité de l'appareil de Tullgren en fonction du volume de l'échantillon de sol soumis à l'extraction. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 2, 4, 507-510.
- MOSZNSKI A. (1930) – Répartition quantitative des Enchytraeidae dans différents milieux (en polonais). *Ann. Mus. Zool. Polonici*, IX, 7, 65-127.
- MOUTAIN W.B. (1955) – A method for culturing plant-parasitic nematodes under sterile conditions. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 22, 1, 49-52.
- MOURSI Amr.A. (1962) – The attractiveness of CO₂ and N₂ to soil Arthropoda. *Pedobiologia*, 1, 4, 299-302.
- MROHS E. (1961) – Colonisation faunique d'un compost préparé avec différents engrais minéraux selon la méthode du tas peu profond de P. Auguste Heissing (en allemand). *Z. angew. Ent.*, 48, 345-376.
- MULLEN G.J., JELLEY R.M. et McALEESE D.M. (1974) – Effects of animal treading on soil properties and pasture production. *Irish J. Agric. Res.*, 13, 2, 171-180.
- MULLER G. (1957) – Recherche sur les relations entre les engrais minéraux et l'activité biologique dans le sol (en allemand). *Dtsch. Landw.*, 8, 24-31.
- MULLER P.E. (1950) – Forest-soil studies, a contribution to silvicultural theory. III - On compacted ground deficient in mull, especially in beach forests. *Dansk. Skovför. Tidsskr.*, I, 10-61.
- MURILLO B. (1966) – Influencia de las Lombrices en la estabilidad de los agregados de un suelo con distintas adiciones de materia organica. *An. Edafol. Agrobiol.*, XXV, 1/2, 91-99.
- MURPHY P.W. (1955) – Long-term changes in Collembolan populations with special reference to moorland soils. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 99-124.
- MURPHY P.W. (1957) – Soil fauna investigations. *Report on Forest Res. for the year ending march* (Lond.), 91-94.

- MURPHY P.W. (1962) – Extraction methods for soil animals. I - Dynamic methods with particular reference to funnel processes. In «*Progress in Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 75-114.
- NADVORNIJ V.G. (1971) – Vertical migrations of wireworms (Coleoptera, Elateridae) in cultivated lands of Smolensk region. *Pedobiologia*, 11, 1, 46-57.
- NAGEL H.G. (1969) – *Western harvester ants in Kansas : Colony founding, nest structure and function, factors affecting density, and effect on soil formation*. Kansas State Univ., 197 p. (f. sign. Entomology, 30, 5543-B).
- NAGLITSCH F. (1965) – Methodische Untersuchungen über den Einfluss von Bodenarthropoden auf die Humifizierung organischer Substanzen. *Pedobiologia*, 5, 1/2, 50-64.
- NAGLITSCH F. et GRABERT D. (1968) – Zu Fragen des biogenen Abbaues von Stroh unter kontrollierten Versuchsbedingungen. *Pedobiologia*, 7, 4, 353-361.
- NAWAB KHAN et KARIMULLAH (1964) – Chemical composition of Earthworm castings and their parent soils. *Pakistan J. Sci. Res.*, XVI, 3/4, 89-93.
- NAZAROFF P.S. (1931) – Note on the spongy ironstone of Angola. *Geological Magazine*, 68, 443-446.
- NEEDHAM A.E. (1957) – Components et nitrogenous excreta in the earthworms *L. terrestris* L. et *E. foetida* (S.). *J. exp. Biol.*, 34, 425-446.
- NEF L. (1957) – État actuel de nos connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières de forêt. *Agricultura*, Vol. V, 2è sér., n° 3, 245-316.
- NEF L. (1971) – Influence de l'humidité sur le géotactisme des Oribates (Acarina) dans l'extracteur de Berlese-Tullgren. *Pedobiologia*, 11, 6, 433-435.
- NEKRASOVA K.A., KOZLOVSKAJA L.S., DOMRACEVA L.I. et STINA E.A. (1976) – The influence of invertebrates on the development of algae. *Pedobiologia*, 16, 4, 286-297.
- NETSCHER C. (1970) – Les Nématodes parasites des cultures maraîchères au Sénégal. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 11, 209-229.
- NETSCHER C. et LUC M. (1974) – Nématodes associés aux cultures maraîchères en Mauritanie. *Agronomie Tropicale*, 29, 6/7, 697-701.
- NEUHAUSER E.F. et HARTENSTEIN R. (1978) – Phenolic content and palatability of leaves and wood to soil isopods and diplopods. *Pedobiologia*, 18, 2, 99-109.
- NEWELL P.F. (1971) – Molluscs. In «*Methods of study in quantitative soil Ecology : Population, production and energy flow*». Phillipson J. éd., IBP Handbook n° 18, Blackwell Sci. Publ. (Oxford, Edinburgh), 128-149.
- NEWMAN J.F. (1970) – The extraction of arthropods from soil by flotation and differential wetting. *Crop loss assessment methods, FAO manual on the evaluation and prevention of losses by pests, diseases and weeds*. FAO (Rome), 3.1.2, 1-10.
- NIELSEN C.O. (1949) – Studies on the soil microfauna. II - The soil inhabiting nematodes. *Natura Jutlandica*, 2, 1-131.
- NIELSEN C.O. (1955a) – Survey of a year's results obtained by a recent method for the extraction of soil-inhabiting Enchytraeid worms. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 202-214.

- NIELSEN C.O. (1955b) – Studies on Enchytraeidae. V - Factors causing seasonal fluctuations in numbers. *Oikos*, 6, 153-169.
- NIELSEN C.O. (1961) – Respiratory metabolism of some populations of Enchytraeid worms and free-living Nematodes. *Oikos*, 12, 1, 17-35.
- NIELSEN C.O. (1962) – Carbohydrases in soil and litter invertebrates. *Oikos*, 13, 2, 200-215.
- NIELSEN C.O. (1967) – Nematoda. In «*Soil Biology*», Burges et Raw éd., Academic Press (Lond.), 197-212.
- NIELSEN C.O. et CHRISTENSEN B. (1959) – The Enchytraeidae. Critical revision and taxonomy of european species (Studies on Enchytraeidae VII). *Natura Jutlandica*, vol. 8/9, 160 p., et repris en publication du Naturhistorisk Museum (Aarhus, Danemark).
- NIELSON R.L. (1953) – Recent research work. Earthworms. *N.-Z. J. Agric.*, 86, 374.
- NIELSON R.L. (1965) – Presence of plant growth substances in earthworms demonstrated by paper chromatography and the went pea test. *Nature* (Lond.), 208, 1113-1114.
- NIIJIMA K. (1971) – Seasonal changes in collembolan population in a warm temperate forest of Japan. *Pedobiologia*, 11, 1, 11-26.
- NIIJIMA K. (1973) – Experimental studies on the life history fecundity and growth of *Sinella curviseta* (Apterygota, Collembola). *Pedobiologia*, 13, 3, 186-204.
- NIIJIMA K. (1975) – Seasonal changes in collembolan populations in a warm temperate forest of Japan. II - Population dynamics of the dominant species. *Pedobiologia*, 15, 1, 40-52.
- NIKOLJUK V.F. (1963) – Les Protozoaires du sol et leur signification biologique (en russe). *Pedobiologia*, 3, 4, 259-273.
- NIKOLJUK V.F. (1969) – Some aspects of the study of soil protozoa. *Acta Protozool.*, 7, 99-109.
- NIKOLJUK V.F. et TAPILSKAJA N.V. (1969) – Bodenamöben als Produzenten von biotisch aktiven Stoffen. *Pedobiologia*, 9, 3, 182-187.
- NOIROT Ch. (1969) – The nests of Termites. In «*Biology of Termites*», Kumar Krishna et Frances M. Weesner éd., Academic Press (New-York, Lond.), Vol. 2, chap. 3, 73-125.
- NOIROT Ch. et NOIROT-TIMOTHÉE C. (1962) – Construction et reconstruction du nid chez *Cubitermes fungifaber* Sjöst. *Symp. Genet. Biol. Ital.*, 11, 180-188.
- NOIROT Ch. et NOIROT-TIMOTHÉE C. (1969) – The digestive-system. In «*Biology of Termites*», Kumar Krishna et Frances M. Weesner éd., Academic Press (New-York, Lond.), Vol. 1, chap. 3, 49-88.
- NONAKA F. (1959) – On the relation between the stem rot caused by *Leptosphaeria salvinii* and the rice nematode disease «white tip», and on the changes of the respiration rate and activities of respiratory enzymes of the «white tip» plants. *Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, XVII, 1, 1-8.
- NORDSTROM S. (1975) – Seasonal activity of lumbricids in southern Sweden. *Oikos*, 26, 3, 307-315.
- NORDSTROM S. et RUNDGREN S. (1972) – Methods of sampling lumbricids. *Oikos*, 23, 3, 344-352.
- NORDSTROM S. et RUNDGREN S. (1974) – Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden. *Pedobiologia*, 14, 1, 1-27.

- NORDSTROM S. et RUNDGREN S. (1976) – *Lumbricus polyphemus* in the Kaiserstuhl area, southwestern Germany. *Pedobiologia*, 16, 5, 373-378.
- NOSEK J. (1975) – Niches of Protura in Biogeocoenoses. *Pedobiologia*, 15, 4, 290-298.
- NOSEK J. et AMBROZ Z. (1964) – Apterygotenbesatz und mikrobielle Aktivität in Böden der Niederen Tatra. *Pedobiologia*, 4, 4, 222-240.
- NOWAK E. (1975) – Population density of earthworms and some elements of their production in several grassland environments. *Ekologia Polska*, XXIII, 3, 459-491.
- NUTTING W.L. (1969) – Flight and colony foundation. In «*Biology of Termites*», Kumar Krishna et Frances M. Weesner éd., Academic Press (New-York, Lond.), Vol. 1, chap. 8, 233-282.
- NYE P.H. (1955) – Some soil-forming processes in the humid tropics. IV - The action of the soil fauna. *J. of Soil Sci.*, 6, 1, 73-83.
- O'CONNOR F.B. (1958) – Age class composition and sexual maturity in the Enchytraeid worm population of a coniferous forest soil. *Oikos*, 9, 2, 272-281.
- O'CONNOR F.B. (1962) – Oxygen consumption and population metabolism of some populations of Enchytraeidae from North Wales. In «*Soil Organisms*», Doeksen J. et Van Der Drift J. éd., North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 32-48.
- ODUM E.P. (1959) – *Fundamentals of Ecology*, 2è éd. W.B., Saunders Co. (Philadelphie), XVII, 546 p.
- ODUM E.P. (1960) – Organic production and turnover in old field succession. *Ecology*, 41, 34-49.
- ODUM E.P. (1976) – *Écologie*. Doin éd. (Paris), 254 p.
- OLECHOWICZ E. (1976) – The role of coprophagous Dipterans in a mountain pasture ecosystem. *Ekologia Polska*, 24, 2, 125-165.
- OLIVIER P.G. et RYKE P.A.J. (1965) – Seasonal fluctuations of the mesofauna in soil under Kikuyu grass. *Mem. Inst. Inv. Cient. Moçambique*, 7, A, 235-279.
- OPPERMANN J. (1968) – Die Nahrung des Maulwurfs *Talpa europaea* in unterschiedlichen Lebensräumen. *Pedobiologia*, 8, 1, 59-74.
- PARKER G.H. et METCALF C.R. (1906) – The reaction of earthworms to salts : a study in protoplasmic stimulation as a basis of interpreting the sense of taste. *Am. J. Physiol.*, XVII, 55-74.
- PARLE J.M. (1963) – A microbiological study of earthworm casts. *J. Gen. Microbiol.*, 31, 1-22.
- PAULY F. (1952) – Die copula der Oribatiden (Moosmilben). *Die Naturwissenschaften*, 24, 572-573.
- PEACH M. (1955) – Soil fungi that prey on Protozoa. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 302-310.
- PEACHEY J.E. (1963) – Studies on the Enchytraeidae (Oligochaeta) of Moorland Soil. *Pedobiologia*, 2, 2, 81-95.
- PEACHEY J.E. éd. (1969) – *Nematodes of tropical crops*. Commonwealth Bureau of Helminthology, Techn. Comm. n° 40, 355 p.
- PEARSON K. (1904) – *On the theory of contingency and its relation to association and normal correlation*. Drapers'Co. Mem., Biometric sér., n° 1 (Lond.).
- PELLERIN P. (1970) – *Nature, attention : poisons !* Stock éd. (Paris), 128 p.

- PENDLETON R.L. (1941) – Some results of Termite activity in Thailand soils. *Thailand Sci. Bull.*, 3, 29-53.
- PEREDEL'SKII A.A., BOGATYREV I.O. et KARAVYANSKII N.S. (1960) – Effet des vers et des larves fil de fer sur l'absorption par les plantes des isotopes radio-actifs Ca⁴⁵ et Sr⁹⁰ du sol (en russe). *Dokl. Akad. Nauk.*, 134, 1450-1452.
- PEREDEL'SKII A.A., PORYADKOVA N.A., RODIONOVA L.Z. et autres (1957) – Rôle des vers dans la purification d'un sol contaminé par des isotopes radio-actifs (en russe). *Dokl. Akad. Nauk.*, 115, 809-812.
- PEREL T.S., KARPACHEVSKY L.O. et YEGOROVA E.V. (1971) – The role of Tipulidae (Diptera) larvae in decomposition of forest litter-fall. *Pedobiologia*, 11, 1, 66-70.
- PETAL J. (1974) – Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (The Carpathians). XV - The effect of pasture management on ant population. *Ekologia Polska*, 22, 3/4, 679-692.
- PETERSEN H. (1971) – Parthénogenèse chez deux espèces communes de Collembolés : *Tullbergia krausbaueri* (Börner) et *Isotoma notabilis* Schäffer. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VIII, 1, 133-138.
- PETERSON E.A. et KATZNELSON H. (1965) – Studies on the relationships between nematodes and other soil micro-organisms. IV - Incidence of nematode-trapping fungi in the vicinity of plant roots. *Canad. J. Microbiol.*, 11, 491-495.
- PHILLIPSON J. (1970) – *Ecological Energetics*. The Institute of Biology's, Study 1, Edward Arnold Publ. (Lond.), 57 p.
- PIEKARCZYK K. (1959) – Effet du type de sol sur l'hibernation du Coléoptère Colorado (*Leptinotarsa decemlineata*) Say. (en polonais). *Biul. Inst. Ochr. Roslin*, 5, 19-39.
- PIERRARD G. (1969) – Nocuité des Diplopodes aux plantes cultivées dans les pays chauds. *Coton et Fibres Trop.*, XXIV, 4, 429-441.
- PIERRE F. (1958) – *Écologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental*. CNRS, Publ. Centre Rech. Sahar., sér. Biol., n° 1, 333 p.
- PLOEY J. (de) (1964) – Nappes de gravats et couvertures argilo-sableuses au Bas-Congo ; leur genèse et l'action des Termites. In «*Études sur les Termites africains*», Coll. Int. UNESCO, Univ. Lovanium (Léopoldville), Masson et Cie éd. (Paris), 399-414.
- POCHON J. et de BARJAC H. (1958) – *Traité de Microbiologie du sol*. Dunod éd. (Paris), 685 p.
- POINSOT N. (1966) – Sur un comportement constructeur chez le Collembole *Isotomurus* sp. Relation entre ce comportement et le phénomène de l'écomorphose. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 3, 4, 585-588.
- POINSOT N. (1968) – Cas d'anhydrobiose chez le Collembole *Subisotoma variabilis* Gisin. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 5, 4, 585-586.
- POINSOT N. (1971) – Contribution à l'étude du comportement constructeur chez les Collembolés. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VIII, 1, 163-165.
- POINSOT N. (1974) – Comportement de certains Collembolés dans les biotopes xériques méditerranéens : un nouveau cas d'anhydrobiose. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 278, 17, 2213-2215.
- POLIVKA J.B. (1960) – Grub population in turf varies with pH level in Ohio soils. *J. Econ. Ent.*, 53, 860-863.

- POMEROY D.E. (1976a) – Studies on a population of large termite mounds in Uganda. *Ecologica Entomology*, 1, 1, 49-61.
- POMEROY D.E. (1976b) – Some effects of mound-building termites on soils in Uganda. *J. of Soil Sci.*, 27, 3, 377-394.
- POMEROY D.E. (1977) – The distribution and abundance of large termite mounds in Uganda. *J. appl. Ecol.*, 14, 2, 465-475.
- PONOMAREVA S.I. (1950) – Le rôle des vers de terre dans la création d'une structure stable dans les rotations de prairie (en russe). *Pochvovedenie*, 476-486.
- PONOMAREVA S.I. (1953) – Activité des vers dans la création d'une structure stable d'un sol podzologique (en russe). *Trudy Pochv. Inst. Dokuchaeva*, 41, 304-378.
- POOLE T.B. (1957) – Soil Collembola in a Douglas fir plantation. *For Comm. Rep. For. Res.*, 109-111.
- POOLE T.B. (1961) – An ecological study of the Collembola in a coniferous forest soil. *Pedobiologia*, 1, 2, 113-137.
- PREVOT A.R. (1970) – *Humus. Biogenèse, Biochimie, Biologie*. Ed. de la Tourelle (Paris), 342 p.
- PRIESNER E. (von) (1961) – Nahrungswahl und Nahrungsverarbeitung bei der Larve von *Tipula maxima*. *Pedobiologia*, 1, 1, 25-37.
- PRISYAZHNYUK A.A. (1950) – Usage du 666 pour le contrôle des larves de hanneton (en russe). *Agrobiologiya*, 5, 141-142 (cité par SATCHELL J.E. (1955b)).
- PULLAN R.A. (1970) – *The soils, soil landscapes and geomorphological evolution of a metasedimentary area in northern Nigeria*. Univ. of Liverpool, Dept. Geogr., Res. Paper 6, 144 p.
- PUSSARD M. (1967) – Les Protozoaires du sol. I - Systématique. Techniques d'étude et de numération. Importance et fluctuations numériques. Caractères adaptatifs. *Ann. Epiphyties*, 18, 3, 335-360.
- PUSSARD M. (1971) – Les Protozoaires du sol. In «*La Vie dans les Sols*». Gauthier Villars éd. (Paris), 147-185.
- QUASTEL J.K. (1955) – Soil Metabolism. *Proc. Royal Soc.*, sér. B, 911, 143, 159-178.
- RAHM G. (1923-1927) – Publications citées dans MAY R.-M. (1948).
- RAMANN E. (1911) – *Bodenkunde*. J. Springer éd. (Berlin).
- RANAIVOSOA H. (1971) – Lutte biologique contre les escargots phytophages à Madagascar et aux Comores. *L'Agronomie Tropicale*, XXVI, 3, 341-347.
- RAPOPORT E.H. (1959) – *Algunos aspectos de la biología de suelos*. Univ. Nac. del surextension cultural, Bahia Blanca (Argentine), 23 p.
- RAPOPORT E.H. (1966) – Comentarios sobre la diataxis de algunos animales del suelo, con especial referencia a su distribución espacial. In «*Monografías 1, Progresos en Biología del Suelo*», Actas del primer Col. latinoamericano del Biol. del Suelo, Univ. Nac. Bahia Blanca (Argentina). Centro coop. cient. UNESCO para América latina, Montevideo (Uruguay), 283-297.
- RAPOPORT E.H. (1969) – Gloger's rule and pigmentation of Collembola. *Evolution* (U.S.A.), 23, 4, 622-626.

- RAPOPORT E.H. et GRACIELA CANGIOLI (1963) – Herbicides and the soil fauna. *Pedobiologia*, 2, 3, 235-238.
- RAPOPORT E.H. et SANCHEZ L. (1966) – Algunos efectos de las inundaciones sobre la fauna geoatmóbionte y geohidrobionte. In «*Monografías 1. Progresos en Biología del Suelo*», Actas del primer Col. latino-americano del Biol. del Suelo, Univ. Nac. Bahía Blanca (Argentina). Centro coop. cient. UNESCO para América Latina, Montevideo (Uruguay), 505-520.
- RAPOPORT E.H. et TSCHAPEK M. (1967) – Soil water and soil fauna. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, IV, 1, 1-58.
- RAW F. (1956) – The abundance and distribution of Protura in grassland. *J. Anim. Ecol.*, 25, 15-21.
- RAW F. (1960) – Earthworm population studies : a comparison of sampling methods. *Nature* (Lond.), 187, 4733, p. 257.
- RAW F. (1961) – The agricultural importance of the soil mesofauna. *Soils and Fertilizers*, XXIV, 1, 1-2.
- RAW F. (1962) – Studies of earthworm populations in orchards. I - Leaf burial in apple orchards. *Ann. appl. Biol.*, 50, 389-404.
- RECA A. et RAPOPORT E.H. (1975) – Wire gauze size and the efficiency of Berlese Tullgren funnels. *Pedobiologia*, 15, 5, 330-335.
- REEVES R.M. (1969) – Seasonal distribution of some forest soil Oribatei. *Acarology* (Proc. 2è Int. Congr. Acarology), Akademiai Kiado (Budapest), 23-30.
- REINECKE A.J. (1975) – The influence of acclimatization and soil moisture on the temperature preference of *Eisenia rosea* (Lumbricidae). In «*Progress in Soil Zoology*» Proc. 5th. Int. Coll. Soil Zool. (Prague), Jan Vanek éd., Dr W. Junk (La Hague) et Academia (Prague), 341-349.
- REINECKE A.J. et LJUNGSTROM P.O. (1969) – A ecological study of earthworms from the banks of the Mooi river in Potchefstroom, South Africa. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 106-111.
- RENOUX J. (1972) – Le nid du termite *Schedorhinotermes lamanianus* (Sjöstedt) (Isoptera, Rhinotermitidae). *Annl. Univ. Brazzaville*, VIII, sér. C, 43-68.
- RICHARDS B.N. (1974) – *Introduction to the soil ecosystem*. Longman Inc. (New-York), 266 p.
- RICHARDS J.G. (1955) – Earthworms. *New Zealand J. Agric.*, 91, 559.
- RICHARDSON H.L. (1938) – The nitrogen cycle in grassland soils with especial reference to the Rothamsted Perk grass experiment. *J. Agric. Sci.*, 28, 73-121.
- RICHTER G. (1953) – Die Auswirkung von Insektiziden auf die terricole Makrofauna (Quantitative untersuchungen begifteter und unbegifteter Waldboden). *Nachr. dtsh. Pflanzenschutzdienst*, 4, 61-72.
- RICOU G. (1967) – Recherches sur les populations de Tipules. Action de certains facteurs écologiques sur *Tipula paludosa* Meig. *Ann. Epiphyties*, 18, 4, 451-481.
- RICOU G. (1975) – Production de *Tipula paludosa* Meig en prairie en fonction de l'humidité du sol. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 12, 1, 69-89.
- RIHA G. (1951) – Zur Ökologie der Oribatiden in Kalksteinböden. *Zool. Jb. Syst.*, 80, 407-450.
- RIQUIER J. (1969) – Contribution à l'étude des «stone-lines» en régions tropicales et équatoriales. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, VII, 1, 71-111.

- RITSCHIE J. (1920) – *The influence of man on animal life* (Cambridge) (cité par KUHNELT W., 1961).
- RITTER M. (1971) – Les Nématodes et l'Agriculture. In «*Les Nématodes des cultures*», ACTA éd. (Paris), 6-65.
- ROBINSON J.B.D. (1958) – Some chemical characteristics of «Termites soils» in Kenya coffee fields. *J. of Soil Sci.*, 9, 1, 58-65.
- ROCKETT C.L. et WOODRING J.P. (1966) – Oribatid mites as predators of soil nematodes. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 59, 669-671.
- RODE HANS (von) (1965) – Über einige Methoden zur Verhaltensforschung bei Nematoden. *Pedobiologia*, 5, 1/2, 1-16.
- ROMANS J.C.C. et ROBERTSON L. (1975) – Some characteristics of the freely drained soils of the Ettrick association in East Scotland. *Geoderma*, 14, 4, 297-317.
- ROONWAL M.L. (1975) – Observations au champ et autres sur le termite moissonneur *Anacanthotermes macrocephalus* (Deoneux) (Hodotermitidae) du désert indien (en allemand). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 78, 4, 424-440.
- ROOSE E.J. (1976) – *Contribution à l'étude de l'influence de la mésofaune sur la pédogenèse actuelle en milieu tropical*. Publ. ronéotypée ORSTOM, Centre d'Adiopodoumé, Abidjan (Côte d'Ivoire).
- ROOTS B.I. (1956) – The water relations of earthworms. II - Resistance to desiccation and immersion and behaviour when submerged and when allowed a choice of environment. *J. exp. Biol.*, 33, 29-44.
- RÖSSNER J. (1972) – Distribution verticale des nématodes de racines migrateurs dans le sol en relation avec la teneur en eau et l'extension du système racinaire (en allemand). *Nematologica*, 18, 3, 360-372.
- ROTH M. (1974) – *Initiation à la morphologie, la systématique et la biologie des insectes*. Coll. Initiations, Docum. Techn. ORSTOM, n° 23, 213 p., 44 pl.
- RUELLE J.E. (1964) – L'architecture du nid de *Macrotermes natalensis* et son sens fonctionnel. In «*Études sur les termites africains*», Coll. Int. UNESCO, Univ. Lovanium Léopoldville, Masson éd. (Paris), 327-363.
- RUSCHMANN G. (1953) – Über Antibiosen und Symbiosen von Bodenorganismen und ihre Bedeutung für die Bodenfruchtbarkeit. 3 - Regenwurm Symbiosen und-Antibiosen. *Z. Acker-u.PflBau.*, 96, 201-218.
- RUSEK J. (1975) – Die bodenbildende Funktion von Collembolen und Acarina. *Pedobiologia*, 15, 4, 299-308.
- RUSSEL E.J. (1910) – The effect of earthworms on soil productivity. *J. Agric. Sci.*, 3, 246-257.
- RUSSELL J. (1923) – *The microorganisms of the soil* (Londres).
- RUSSELL J. (1961) – The soil as an environment for animal life. *Nature* (Lond.), 192, 4800, 315-317.
- RYKE P.A.J. et LOOTS G.C. (1967) – The composition of the microarthropod fauna in South African soils. In «*Progress in Soil Biology*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 538-546.
- RYSAVY B. (1969) – Lumbricidae, an important parasitological factor in helminthoses of domestic and wild animals, *Pedobiologia*, 9, 1/2, 171-174.

- SACCHI C.F. et TESTARD P. (1971) — *Écologie animale. Organismes et milieu*. Doin éd. (Paris), 480 p.
- SALEM M.Z. et HOLE F.D. (1968) — Ant (*Formica exsectoides*) pedoturbation in a frost soil. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.*, 32, 563-567.
- SANDS W.A. (1965) — Termite distribution in man-modified habitats in West Africa, with special reference to species segregation in the genus *Trinervitermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *J. Anim. Ecol.*, 34, 557-571.
- SANNASI A. (1969) — Possible factor responsible for the specific growth of *Xilaria nigripes* in the «fungus gardens» of the mounds of the termite *Odontotermes redemani*. *Entomologia exp. appl.*, 12, 183-190.
- SARMA V.A.K. et DAKSHINAMURTI C. (1971) — Relative efficiency of bacterial gum and organic matter extract as aggregating agents in sand-clay mixtures. *Curr. Sci.*, 40, 35-36.
- SATCHELL J.E. (1955a) — Some aspects of earthworm ecology. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 180-201.
- SATCHELL J.E. (1955b) — The effects of B.H.C., D.D.T. and Parathion on soil Fauna. *Soils and Fertilizers*, XVIII, 4, 279-285.
- SATCHELL J.E. (1955c) — An electrical method of sampling earthworm populations. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 356-364.
- SATCHELL J.E. (1958) — Earthworms biology and soil fertility. *Soils and Fertilizers*, 21, 4, 209-219.
- SATCHELL J.E. (1960) — Earthworms and soil fertility. *The new Scientist*, 7, 165, 79-81.
- SATCHELL J.E. (1963) — Nitrogen turnover by a woodland population of *Lumbricus terrestris*. In «*Soil Organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 60-66.
- SATCHELL J.E. (1967) — Lumbricidae. In «*Soil Biology*», A. Burgess and F. Raw éd., Academic Press (Lond., New-York), 259-322.
- SATCHELL J.E. (1970) — Measuring population and energy flow in earth worms. In «*Méthodes d'étude de l'Écologie du sol*», Actes Coll. Paris, Coll. Écologie et conservation, n° 2, UNESCO (Paris), 261-267.
- SATCHUTHANANTHAVALA V. et COOKE R.C. (1967) — Carbohydrate nutrition of some nematode trapping fungi. *Nature* (Lond.), 214, 5085, 321-322.
- SAURIN E. et ROCH E. (1958) — Observations sur des formations «latéritiques» au Cambodge et au Viet-Nam Sud. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), T. 247, 1358-1360.
- SAUSSEY M. (1956) — Observations sur les relations entre la composition physico-chimique du sol et son peuplement en Lumbricides. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 93, 3, 123-134.
- SAUSSEY M. (1957) — Répartition du lombricien *Allolobophora icterica* Sav. forme *typica* dans le Cotentin en relation avec la structure physique des sols. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), T. 245, 231-234.
- SAUSSEY M. (1966) — Contribution à l'étude des phénomènes de diapause et de régénération caudale chez *Allolobophora icterica* (Savigny) (Oligochète Lombricien). *Mém. Soc. Linn. Normandie*, nouv. sér., sect. Zool., 3, mém. 1, 1-158.

- SAUSSEY M. (1971) – Une technique d'élevage des Lombriciens dans les conditions naturelles et ses applications. Comportement d'*Allolobophora terrestris* (Savigny) f. *typica* après amputation de la moitié postérieure du corps. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon 14/19-IX-1970)*», INRA, 569-577.
- SAUSSEY M. (1974) – Variations des potentialités régénératrices en fonction des saisons chez *Nicodrilus giardi* (Ribaucourt) (Oligochète, Lumbricidae). *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 279, n° 8, 667-669.
- SAYRE R.M. et POWERS E.M. (1967) – A predaceous soil Turbellarian that feeds on free-living and plant-parasitic nematodes. *Nematologica*, 12, 619-629.
- SCHALLER F. (1950) – Biologische Beobachtungen an humusbildenden Bodentieren, insbesondere an Collembolen. *Zool. Jb. (Syst.)*, Vol. 78, 506-525.
- SCHALLER F. (1953) – Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie arthropleoner Collembolen. *Z. Morph. U. Ökol. Tiere*, Vol. 41, 265-277.
- SCHALLER F. (1968) – *Soils Animals*. Ann Arbor, The Univ. of Michigan Press, 144 p.
- SCHILT H.G. et COHN E. (1975) – Pathogenicity and population increase of *Paratrichodorus minor* as influenced by some environmental factors. *Nematologica*, 21, 1, 71-80.
- SCHONBORN W. (von) (1965) – Untersuchungen über die Ernährung boden-bewohnender Testaceen. *Pedobiologia*, 5, 3, 205-210.
- SCHULZ E. (1958) – Einige Beobachtungen über Kurzfristige Veränderungen im Boden auf kleinstem Raum. *Z. PflErnähr. Düng.*, 80, 66-70.
- SCHUSTER R. (1956) – Der Anteil von Oribatiden an der Zersetzungsvorgängen im Boden. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, vol. 45, 1-33.
- SCHUTZ W. et FELBER E. (1956) – Welche Mikroorganismen spielen im Regenwurmdarm bei der Bildung von Bodenkrümeln eine Rolle ? *Z. Acker-u.PflBau.*, 101, 471-476.
- SEARS P.D. (1953) – Pasture growth and soil fertility. *New-Zealand J. Sci. Technol.*, 35A, suppl. 1.
- SÉGALEN P. (1969) – Le remaniement des sols et la mise en place de la «stone-line» en Afrique. *Cahier ORSTOM, sér. Pédol.*, VII, 1, 113-127.
- SEIFERT J. (1965) – Ecology of soil microbes. *Acta Univ. Carolinae-Biologica*, 3, 245-272.
- SEINHORST J.W. (1959) – A rapid method for the transfer of Nematodes from fixative to anhydrous glycerin. *Nematologica*, 4, 2, 67-69.
- SHALER (1891) – The origin and nature of soils. *Twelfth Ann. Report U.S. Geol. Survey*, 213-345.
- SHARMA G.D. et KEVAN McE.D.K. (1963a) – Observations on *Isotoma notabilis* (Collembola, Isotomidae) in Eastern Canada. *Pedobiologia*, 3, 1, 34-47.
- SHARMA G.D. et KEVAN McE.D.K. (1963b) – Observations on *Folsomia similis* (Collembola, Isotomidae) in Eastern Canada. *Pedobiologia*, 3, 1, 48-61.
- SHARMA G.D. et KEVAN McE.D.K. (1963c) – Observations on *Pseudosinella petterseni* and *Pseudosinella alba* (Collembola, Entomobryidae) in Eastern Canada. *Pedobiologia*, 3, 1, 62-74.

- SHARPLEY A.N. et SYERS J.K. (1976) – Potential role of earthworm casts for the phosphorus enrichment of run-off waters. *Soil Biol. Biochem.*, 8, 5, 341-346.
- SHEALS J.G. (1955) – The effects of DDT and BHC on soil Collembola and Acarina. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 241-252.
- SHEALS J.G. (1956) – Soil population studies. I - The effects of cultivation and treatment with insecticides. *Bull. Ent. Res.*, 47, 803-822.
- SHELFORD V.E. (1911) – Physiological animal geography. *J. Morph.*, 22, 551-618.
- SHTINA E.A. (1968) – Algae as producers of soil organic matter. *Sov. Soil Sci.*, 1, 67-70.
- SHTINA E.A., NEKRASOVA K.A. et DOMRACHEVA L.I. (1974) – Le rôle des algues dans la formation des cénozes microbiennes (en russe). *Trans. 10è Congr. Soil Sci.* (Moscou), III, 22-28.
- SIMPSON E.H. (1949) – Measurement of diversity. *Nature* (Lond.), 163, 688.
- SINGH B.N. (1941) – Selectivity in bacterial food by soil amoebae in pure mixed culture and in sterilized soil. *Ann. appl. Biol.*, 28, 52.
- SINGH B.N. (1942) – Selection of bacterial food by soil flagellates and amoebae. *Ann. appl. Biol.*, 29, 18.
- SINGH B.N. (1945) – The selection of bacterial food by soil amoebae, and the toxic effects of bacterial pigments and other products on soil protozoa. *Brit. J. Exp. Path.*, 26, 316-325.
- SINGH B.N. (1946) – A method of estimating the numbers of soil Protozoa specially Amoebae based on their differential feeding on Bacteria. *Ann. appl. Biol.*, 33, 112-119.
- SINGH B.N. (1948) – Studies on giant amoeboid organisms. 1 - The distribution of *Leptomyxa reticulata* Goodey in the soils of Great Britain and the effect of bacterial food on growth and cyst formation. *J. gen. Microbiol.*, 2, 8-14.
- SINGH B.N. (1955) – Culturing soil Protozoa and estimating their numbers in soil. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 403-411.
- SINGH B.N. (1964) – Soil Protozoa and their probable role in soil fertility. *Bull. Nat. Inst. Sci. India*, 26, 238-244.
- SINGH B.N. et CRUMP L.M. (1953) – The effect of partial sterilization by steam and formalin on the numbers of amoebae in field soil. *J. gen. Microbiol.*, 8, 421-426.
- SINGH J. et PILLAI K.S. (1975) – A study of soil micro-arthropods communities in some fields. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 3, 579-590.
- SINGH J. et PILLAI K.S. (1976) – The use of a flotation method in the collection of microarthropod from arable soil in India. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 13, 2, 321-335.
- SINGH R.S. et SITARAMAIAH K. (1966) – Incidence of root knot of okra and tomatoes in oil-cake amended soil. *Pl. Dis. Repr.*, 50, 668-672.
- SLEPETENE Ju.A. (1965) – Comportement des nématodes dans des sols érodés, gazonnés, marécageux et argileux (en russe). *Pedobiologia*, 4, 4, 288-298.
- SMYTHE R.V. et WILLIAMS L.H. (1972) – Feeding and survival of two subterranean termite species at constant temperatures. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 65, 1, 226-229.

- SOERENSEN T. (1948) – A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species contents and its application to analyses of the vegetation on Danish Commons. *Vid. Selsk. Biol. Skr.*, 5, 4.
- SONDHEIMER E. et SMEONE J.B. (1970) – *Chemical Ecology*. Academic Press (New-York, Lond.), 336 p.
- SOPRUNOV F.F. et SOPRUNOVA N. Ya. (1952) – Relations entre champignons prédateurs du sol et nématodes (en russe). *Mikrobiologiya*, 21, 23-30.
- SPEARS B.M., UECKERT D.N. et WHIGHAM T.L. (1975) – Desert termite control in a shortgrass prairie : effect on soil physical properties. *Environmental Entomology*, 4, 6, 899-904.
- SPRINGETT J.A. (1963) – The distribution of three species of Enchytraeidae in different soils. In «*Soil Organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 414-419.
- STACH J. (1947, 1949, 1951, 1954, 1956, 1957, 1959, 1960, 1963) – Bibliographie détaillée de cet auteur dans *Rev. Écol. Biol. Sol*, 13, 2 (1976), 255-260, dont : *The Apterigan fauna of Poland in relation to the world fauna of this group of insects* (en 9 volumes). Panstowe Wydawnictwo Naukowe, Krakow.
- STANDEN V. (1973) – The life cycle and annual production of *Trichoniscus pusillus pusillus* (Crustacea : Isopoda) in a Cheshire wood. *Pedobiologia*, 13, 4, 273-291.
- STANILAND L.N. (1950) – Notes on the use of iodine and chlorphenol against certain plant nematodes. *J. Helminth*, 24, 91-99.
- STEBAEV I.V. (1963) – Les modifications de la population animale des sols au cours de l'évolution des sols à partir des rochers et des produits d'altération dans les paysages de forêt et de prairie du sud de l'Oural (en russe). *Pedobiologia*, 2, 4, 265-309.
- STEBAEV I.V., NAPLEKOVA N.N. et VOLKOVINCER V.V. (1968) – Epigäische Zoo-Mikrobionten-Komplexe mit Orthopteren und Tenebrioniden im südöstlichen Altaj-Gebirge und ihre Beziehungen zu bodenbildenden Prozessen. *Pedobiologia*, 8, 3, 345-386.
- STEBAEVA S.K. (1963) – Répartition écologique des Collemboles dans les forêts et les steppes du sud de Touva (U.R.S.S.) (en russe). *Pedobiologia*, 3, 1, 75-85.
- STEBAYEV N.V., NAPLEKOVA N.I. et GUKASYAN A.B. (1964) – Locusts (Acrididae) and darkling beetles (Tenebrionidae) as stimulators of microbiological processes in the dry steppe soils of Tuva autonomous Republic. *Soviet Soil Sci.*, 9, 964-968.
- STEWART K.M. (1974) – A three-dimensional wet sieve for extracting Tipulidae (Diptera) larvae from pasture soil. *The J. of applied Ecology*, 11, 2, 427-430.
- STOCKDILL S.M.J. (1959) – Earthworms improve pasture growth. *New-Zealand J. Agr.*, 98, 227-233.
- STOCKDILL S.M.J. (1966) – The effect of earthworms on pastures. *Proc. N.-Z. Ecol. Soc.*, 13, 68-74.
- STOCKLI A. (1928) – Studien über den Einfluss des Regenwürmes auf die Beschaffenheit des Bodens. *Landwiss. Jb. Schweiz*, 42, 1-121.
- STOCKLI A. (1943) – Über Methoden zur quantitativen Bestimmung der im Boden freilebenden Nematoden. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, 53A, 160-174.
- STOCKLI A. (1949) – Einfluss der Mikroflora und Fauna auf die Beschaffenheit des Bodens. *Z. Pflanzenernähr. Düngung Bodenkde*, 45, 90, 41-51.

- STOCKLI A. (1950) – Die Ernährung der Pflanze in ihrer Abhängigkeit von der Kleinlebewelt des Bodens
Z. Pflanzenernähr. Düngung Bodenkd., 48, 264-279.
- STOCKLI A. (1952) – Studien über Bodennematoden mit besonderer Berücksichtigung des Nematoden-
gehaltes von Wald-, Grünland- und ackerbaulich genutzten Böden. *Z. Pflanzenernähr. Düngung Bo-
denkd.*, 59, 97-139.
- STOCKLI A. (1957) – Die Metazoenfauna von Wiesen und Ackerböden aus der Umgebung von Zürich.
Landw. Jb. Schweiz, 6, n. sér., 571-591.
- STOCKLI A. (1958) – Die Regenwurmart in landwirtschaftlich genutzten Böden des Schweizerischen
Mittellandes. *Landw. Jb. Schweiz*, 7, n. sér., 699-725.
- STOOPS G. (1964) – Application of some pedological methods to the analysis of termite mounds. In
«*Études sur les termites africains*» Coll. Int. UNESCO, Univ. Lovanium (Léopoldville), Masson éd.
(Paris), 379-398.
- STOOPS G. (1968) – Micromorphology of some characteristic soils of the lower Congo (Kinshasa).
Pedologie (Gand), XVIII, 1, 110-149.
- STOUT J.D. (1960) – Biological studies of some tussock-grassland soils : XVIII - Protozoa of two cultivated
soils. *N.-Z. J. Agric. Res.*, 3, 237-243.
- STOUT J.D. (1963) – Some observations on the protozoa of some beech wood soils on the chiltern hills.
J. Anim. Ecol., 32, 281-287.
- STOUT J.D. (1968) – The significance of the protozoan fauna in distinguishing mull and mor of beech
(*Fagus sylvatica* L.). *Pedobiologia*, 8, 3, 387-400.
- STOUT J.D. (1973) – The relationship between protozoan population and biological activity in soils.
Amer. Zool., 13, 193-201.
- STOUT J.D. (1974) – Protozoa. In «*Ecology of plant litter decomposition*», Vol. 2, C.H. Dickinson et
G.J.F. Pugh éd., Academic Press (Lond., New-York), 385-420.
- STREBEL O. (1938) – Wiesen Collembolen ans den Randowbruch (Pommern). *Sonder. aus Dohrniana*,
XVII, 113-133.
- STRICKLAND A.H. (1965) – Pest control and productivity in British agriculture. *J. Roy. Soc. Arts*, 113,
n° 5102, 62-81.
- STRIGANOVA B.R. (1962) – Cité dans «Symposium on soil fauna in Kiev» (analyse de Gilyarov M.S.),
Soviet Soil Sci., 9, p. 993.
- STRIGANOVA B.R. (1967) – Über die Zersetzung von überwinterter Laubstreu durch Tausendfüssler und
Landasseln. *Pedobiologia*, 7, 2/3, 125-134.
- STRIGANOVA B.R. (1968) – Study of the role of woodlice and earthworms in the formation of decompo-
sing wood. *Soviet Soil Sci.*, 8, 1108-1112.
- STRIGANOVA B.R. (1971) – Significance of diplopod activity in leaf litter decomposition. In «*Organismes
du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon 14/19-IX-1970)*», INRA, 409-415.
- STRIGANOVA B.R. (1975a) – Activité nutritionnelle des larves de Tipules (Diptera) du sol (en russe).
Zoologicheskyy zhurnal (Moscou), LIV, 3, 377-383.

- STRIGANOVA B.R. (1975b) – Dispersion patterns of Diplopods and their activity in the litter decomposition in the Carpathian foothills. In «*Progress in Soil Zoology*», Proc. 5th. Int. Coll. Soil Zool. (Prague), septembre 1973, Jan Vanek éd., Dr W. Junk (La Hague) et Academia (Prague), 161-173.
- STRIGANOVA B.R. et VALLACHMEDOV B.V. (1976) – Beteiligung bodenbewohnender Saprophagen an der Zersetzung der Laubstreu in Pistazienwäldern. *Pedobiologia*, 16, 3, 219-227.
- STURM H. (1959) – Die Nahrung des Proturen. Beobachtungen an *Acerentomon doderoi* Silv. und *Eosentomon transitorium* Berl. *Die Naturwiss*, 46, 90-91.
- SUTTON S.L. (1968) – The population dynamics of *Trichoniscus pusillus* and *Philoscia muscorum* (Crustacea, Oniscoidea) in Limestone grassland. *J. Anim. Ecol.*, 37, 425-444.
- SUTTON S.L. (1972) – *Woodlice*. Ginn and Company Lim. (Lond.).
- SWABY R.J. (1950) – The influence of earthworms on soil aggregation. *J. of Soil Sci.*, 1, 2, 195-197.
- SYROECKHOVSKII E.E. (1959) – Rôle des animaux dans la formation des premiers sols sous les conditions des régions circumpolaires (Antarctique) (en russe). *Zool. Zh.*, 38, 1770-1775.
- SYS C. (1957) – L'aménagement des sols de la région d'Élisabethville d'après leurs caractéristiques morphologiques et analytiques. *Bull. Agric. Congo belge*, XLVIII, 6, 1425-1432.
- SZABO I., BARTFAY T. et MARTON M. (1967) – The role and importance of the larvae of St. Mark's fly in the formation of a rendzina soil. In «*Progress in Soil Biology*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 475-489.
- SZABO I., MARTON M. et PARTAI G. (1964) – Micro-milieu studies in the A-horizon of a mull-like rendzina. In «*Soil Micromorphology*», Jongerius A. éd., Elsevier Publ. Company (Amsterdam, Lond., New-York), 33-45.
- SZABO I., MARTON M., VARGA L. et SCHONFELD S. (1962) – Complex soil-biological investigations of rendzinas. *Soviet Soil Sci.*, 10, 1179-1187.
- TALTASSE P. (1957) – Les Cabeças de Jacaré et le rôle des Termites. *Rev. Geomorph. dynam.* 11/12, 8è année, 166-170.
- TAMURA H. (1976) – Biases in extracting Collembola through Tullgren funnel. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 13, 1, 21-34.
- TAPILSKAJA N.V. (von) (1967) – *Amoeba albida* Nägler und ihre Beziehungen zur dem Pils *Verticillium dahliae* Kleb, dem Erreger der Welkekrankheit von Baumwollpflanzen. *Pedobiologia*, 7, 2/3, 156-165.
- TESSIER F. (1959) – La latérite du Cap Manuel à Dakar et ses termitières fossiles. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, T. 248, 23, 3320-3322.
- TETRY A. (1939) – Contribution à l'étude de la faune de l'Est de la France (Lorraine). *Mém. Soc. Sci. Nancy*, III, 453 p.
- THIELE H.U. (1959) – Experimentelle Untersuchungen über die Abhängigkeit bodenbewohnender Tierarten von Kalkgehalt des Standorts. *Z. angew. Ent.*, 44, 1-21.
- THIENEMANN A. (1920) – Die Grundlagen der Biocoenotik und faunistische Prinzipien. *Festschr.f. Zschokke*, IV, 1-14.
- THOMAS D.C. (1947) – Some observations on damage to potatoes by slugs. *Ann. appl. Biol.*, 34, 246-251.

- THOME J.P. et DESIERE M. (1975) – Évolution de la densité numérique des populations de Collemboles dans les excréments de Bovidés et d'Equidés. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 3, 627-641.
- THOMSON A.J. et DAVIES D.M. (1974) – Production of surface casts by the earthworm *Eisenia rosea*. *Canad. J. Zool.*, 52, 5, p. 659.
- THORP J. (1949) – Effects of certain animals that live in soils. *Sci. Monthly*, 69, 3, 180-191.
- THORP J. (1967) – Effects of certain animals that live in soils. In «*Selected papers in soil formation & classification*», J.V. Drew éd., SSSA special publ., sér. n° 1, Soil Sci. Soc. of America (Madison, Wisconsin, U.S.A.), 191-208.
- TIETZE F. (1968) – Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Bodenfeuchte und Carabidenbesiedlung in Wiesengesellschaften. *Pedobiologia*, 8, 1, 50-58.
- TISCHLER W. (1955a) – Influence of soil types on the epigeic fauna of agricultural land. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 125-137.
- TISCHLER W. (1955b) – Effect of agricultural practice on the soil fauna. In «*Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 215-230.
- TISCHLER W.-H. (1976) – Untersuchungen über die tierische Besiedlung von Aas in verschiedenen Strata von Waldökosystemen. *Pedobiologia*, 16, 2, 99-105.
- TORNE E. (von) (1965) – Hilfsmittel zum Fang und zur Zählung von Kleinem Bodentieren. *Pedobiologia*, 4, 4, 265-268.
- TORNE E. (von) (1966) – Ergänzende Bemerkungen zur Anzucht von kleinen Bodentieren und zur Massenzucht von Collembolen. *Pedobiologia*, 6, 3/4, 288-292.
- TORNE E. (von) (1967) – Beispiele für mikrobiogene Einflüsse auf den Massenwechsel von Bodentieren. *Pedobiologia*, 7, 3/4, 296-305.
- TOROSSIEN C. et PEPPONNET F. (1968) – Rôle de *Formica polyctena* Forst. dans le maintien des équilibres biologiques forestiers des forêts de feuillus du plateau de Lannemezan. *Ann. Epiphyties*, 19, 1, 97-111.
- TRACEY M.V. (1951) – Cellulase and chitinase of earthworms. *Nature* (Lond.), 167, 776-777.
- TRAN-VINH-AN (1973) – L'action des vers de terre, genre *Hyperiodrilus africanus*, sur quelques propriétés pédologiques d'un sol sablonneux de la région de Kinshasa (Zaire). *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, XI, 3/4, 249-256.
- TRAVE J. (1965) – Quelques techniques de récolte, de triage, d'observation et de conservation des Oribates (Acariens) et autres Microarthropodes. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 2, 1, 23-47.
- TREHEN P., BAILLIOT S. et DELETTRE Y. (1975) – Introduction à la dynamique des populations de Diptères dans les sols de lande rase armoricaine de la région de Paimpont. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12, 1, 101-112.
- TRICART J. (1957) – Observations sur le rôle ameublisseur des Termites. *Rev. Géomorph. dynam.* n° 11/12, 8è année, 170-172 et 179.
- TSAI PANG-HWA et CHEN NING-SHENG (1964) – Problèmes sur la classification et la faune des Termites en Chine (en chinois), *Acta Ent. Sinica*, XIII, 1, 25-37.

- TSHERNYSHEV W.B., ERSHOVA N.I., TIKHONOVA E.V. et SHAKHANOVA E.M. (1973) – Influence of electrical charges of earth surface on some soil Arthropods. *Pedobiologia*, 13, 6, 437-440.
- TSUKAMOTO J. et WATANABE H. (1977) – Influence of temperature on hatching and growth of *Eisenia foetida* (Oligochaeta, Lumbricidae). *Pedobiologia*, 17, 5, 338-342.
- TUXEN S.L. (1964) – *The Protura*. Act. Sci. Ind., Hermann éd. (Paris), n° 1311, 360 p.
- TWINN D.C. (1974) – Nematodes. In «*Ecology of plant litter decomposition*», vol. 2, C.H. Dickinson et G.J.F. Pugh éd., Academic Press (Lond, New-York), 421-465.
- UECKERT D.N., BODINE M.C. et SPEARS B.M. (1976) – Population density and biomass of the desert termite *Gnathamitermes tubiformans* (Isoptera, Termitidae) in a shortgrass prairie : relationship to temperature and moisture. *Ecology*, 57, 6, 1273-1280.
- UHLEN G. (1953) – Preliminary experiments with earthworms. *Forskning og, forsøk i landbruket*, 161-183.
- USHER M.B. (1969) – Some properties of the aggregations of soil arthropods : Collembola. *J. Anim. Ecol.*, 38, 607-662.
- USHER M.B. (1970) – Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods : Collembola. *Pedobiologia*, 10, 3, 224-236.
- USHER M.B. (1971) – Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods : Mesostigmata. *Pedobiologia*, 11, 1, 27-39.
- USHER M.B. (1975) – Some properties of the aggregations of soil arthropods : Cryptostigmata. *Pedobiologia*, 15, 5, 355-363.
- USUKI I. (1955) – Earthworms and some environmental factors, especially oxydation-reduction potentials. *Sci. Rep. Tôhoku Univ. Ser.* (Japon), 4, 21, 13-23.
- VAHLKAMPF (1905) – Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Amoeba limax* einschliesslich der Züchtung auf Künstlichen Nährböden. *Arch. für Protistenkunde*, 5, 2, 167-220.
- VAN DE BUND C.F. (1965) – Changes in the soil fauna caused by the application of insecticides. *Boll. Zool. Agr. Bachic. Ser.* (Plant Protection Serv., Wageningen), 2, 7, 185-212.
- VANDEL A. (1961) – Les Cloportes, fertilisent-ils les terres arides ? *La Nature, Science Progr.*, n° 3319, 492-495.
- VAN DER DRIFT J. (1949) – De bodenfauna in onze bossen. *Ned Bosb. Tijdschr.*, 21, 2/3, 31-43 et 67-76.
- VAN DER DRIFT J. (1951) – Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Meded. Inst. Toegep. biol. Onderz. Nat.*, 9, 1-168.
- VAN DER DRIFT J. (1955) – Invloed van wormen op humusvorming. *Tuinbouw. Onderz. Jversl.*, 31-32.
- VAN DER DRIFT J. (1961) – Oorzaken en gevolg van verschillen in bodemfauna in verschillende typen eikenbos. *Ned. Bosbouw*, 33, 4, 90-108.
- VAN DER DRIFT J. (1962) – The soil animals in an oak-wood with different types of humus formation. In «*Progress in Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 343-347.
- VAN DER DRIFT J. (1964) – Soil fauna and soil profile in some inland-dune habitats. In «*Soil Micromorphology*», Elsevier éd. (Amsterdam, Lond., New-York), 69-81.

- VAN DER DRIFT J. (1965) – The effects of animal activity in the litter layer. In «*Experimental Pedology*», Proc. 11th Easter School agric. Sci., Univ. Nottingham, 227-235.
- VAN DER DRIFT J. et WITKAMP M. (1960) – The significance of the break-down of oak-litter by *Enoicyla pusilla* Burm. *Arch. Néerl. Zool.*, XIII, 486-492.
- VAN DER HAMMEN L. (1972) – Spinachtigen Arachnidea. IV - Mitjen, Acarida. Algemene inleiding in de acarologie. *Koninklijke nederlandse natuurhistorische vereniging*, 91, 1-71.
- VAN HOOK R.I. (1974) – Cadmium, Lead and Zinc distributions between earthworms and soils : potentials for biological accumulation. *Bull. of Environmental Contamination and Toxicology*, 12, 4, 509-512.
- VANNIER G. (1964a) – Description d'un appareil à trier la microfaune. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 1, 1, 67-71.
- VANNIER G. (1964b) – Extracteur automatique de microfaune du sol à programmation pour études écologiques. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 1, 3, 421-441.
- VANNIER G. (1965) – Coupelle à trier la microfaune du sol. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 2, 1, 49-52.
- VANNIER G. (1966) – Le prélèvement de sol en plaques pour l'étude des Microarthropodes. *Rev. Écol. Biol. Sol*, III, 4, 549-556.
- VANNIER G. (1967a) – Définition des rapports entre les Microarthropodes et l'état hydrique des sols. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 265, 22, 1741-1744.
- VANNIER G. (1967b) – Étude in situ des réactions de la microfaune au dessèchement progressif d'un type de sol donné. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 265, 25, 2090-2092.
- VANNIER G. (1970) – Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Techniques relatives à l'extraction des Arthropodes du sol. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VII, 2, 289-309.
- VANNIER G. (1971a) – Signification de la persistance de la pédofaune après le point de flétrissement permanent dans les sols. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VIII, 3, 343-365.
- VANNIER G. (1971b) – I - Techniques d'étude des populations des Microarthropodes du sol. II - Exemple d'une étude écologique : les Microarthropodes et l'état hydrique du sol. In «*La Vie dans les Sols*», Gauthier Villars éd. (Paris), 83-109 et 111-146.
- VANNIER G. (1971c) – Les Fourmis, prédateurs permanents de certains types de Collemboles. *Rev. Écol. Biol. Sol*, VIII, 1, 119-132.
- VANNIER G. (1973a) – Étude de la transpiration chez un insecte Collembole au cours de son exuviation. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 277, 20, 2231-2234.
- VANNIER G. (1973b) – Incidence du climat sur les Microarthropodes d'un sol forestier en région tempérée. *Bull. d'Écologie*, IV, 3, 151-185.
- VANNIER G. (1974) – Variation du flux d'évaporation corporelle et de la résistance cuticulaire chez *Tetodontophora bielensis* (Waga), insecte collembole vivant dans une atmosphère à régime hygrométrique variable. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 11, 2, 201-211.
- VANNIER G. (1975) – Étude de la rétention hydrique chez l'insecte Collembole *Tetodontophora bielensis*. *Pedobiologia*, 15, 1, 68-80.
- VANNIER G. et ALPERN I. (1968) – Techniques de prélèvements pour l'étude des distributions horizontales et verticales des microarthropodes du sol. *Rev. Écol. Biol. Sol*, V, 2, 225-235.

- VANNIER G. et CANCELA DA FONSECA J.P. (1966) – L'échantillonnage de la microfaune du sol. *La Terre et la Vie*, 1, 77-104.
- VANNIER G. et MASSOUD Z. (1967) – Productions cireuses chez les Collemboles Neelidae. *Rev. Écol. Biol. Sol*, IV, 1, 123-130.
- VANNIER G. et THIBAUD J.M. (1968) – Le concept de disponibilité en eau appliqué à une population de Collemboles Hypogastruridae vivant dans le guano de grotte. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, T. 267, 7, 778-781.
- VANNIER G. et VIDAL P. (1965) – Sonde pédologique pour l'échantillonnage des Microarthropodes. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 2, 3, 333-337.
- VAN RHEE J.A. (1965) – Earthworm activity and plant growth in artificial cultures. *Plant and Soil*, XXII, 1, 45-48.
- VAN RHEE J.A. (1969a) – Inoculation of earthworms in a newly drained polder. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 128-132.
- VAN RHEE J.A. (1969b) – Development of earthworm populations in polder soils. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 133-140.
- VAN RHEE J.A. et NATHANS S. (1961) – Observations on earthworm populations in orchard soils. *Netherlands J. of Agr. Sci.*, 9, 2, 94-100.
- VAN RHEE J.A. et NATHANS S. (1973) – Ecological aspects of earthworm populations in relation to weather conditions. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 10, 4, 523-533.
- VERNA A. (1967) – Un appareil de tri à comptage automatique pour la microfaune du sol. *Rev. Écol. Biol. Sol*, IV, 1, 113-117.
- VIMMERSTEDT J.P. et FINNEY J.H. (1973) – Impact of earthworm introduction on litter burial and nutrient distribution in Ohio strip-mine spoil banks. *Soil Sci. Soc. America Proc.*, 37, 3, 388-391.
- VOISIN A. (1960) – *Dynamique des herbages*. La Maison rustique éd. (Paris), 320 p.
- VOLTERRA V. (1928) – Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *J. Conseil*, 3, 1-51, cité dans «Fundamentals of Ecology» d'Odum, 3è éd. (1971).
- VOLZ P. (1954) – Über die Rolle der Tierwelt in Waldböden, besonders beim Abbau der Fallstreu. *Z. Pflanzenernähr. Düngung Bodenkd.*, 64, 230-237.
- VOLZ P. (1972) – Über Trockenresistenz und Wiederaufleben der Mikrofauna (insbesondere Protozoen) des Waldbodens. *Pedobiologia*, 12, 2, 156-166.
- VORONOV N.P. (1968) – Über die Wühltätigkeit des Maulwurfes – *Talpa europaea* L. *Pedobiologia*, 8, 1, 97-122.
- WAKERLEY S.B. (1963) – Effect of lime and phosphate on soil Collembola. *Ann. appl. Biol.*, 51, 171-172.
- WALKER J.T., SPECHT C.H. et BEKKER J.F. (1966) – Nematicidal activity to *Pratylenchus penetrans* by culture fluids from actinomycetes and bacteria. *Canad. J. Microbiol.*, 12, 347-351.
- WALLACE H.R. (1959) – Further observations on some factors influencing the emergence of larvae from cysts of the beet eelworm *Heterodera schachtii* Schmidt. *Nematologica*, 4, 245-252.

- WALLACE H.R. (1962) – The movement of Nematodes in relation to some physical properties of soil. In «*Progress in Soil Zoology*», Butt. Sci. Publ. (Lond.), 328-333.
- WALLACE H.R. et DONCASTER C.C. (1964) – A comparative study of the movement of some microphagous, plant-parasitic and animal-parasitic nematodes. *Parasitology*, 54, 313-326.
- WALLACE M.M.H. (1968) – The ecology of *Sminthurus viridis*. II - Diapause in the aestivating egg. *Austr. J. Zool.*, 16, 871-883.
- WALLWORK J.A. (1958) – Notes on the feeding behaviour of some forest soil acarina. *Oikos-Acta oecologica scandinavica*, 9, 2, 260-271.
- WALLWORK J.A. (1959) – The distribution and dynamics of some forest soil mites. *Ecology*, 40, 4, 557-563.
- WALLWORK J.A. (1976) – *The distribution and diversity of soil fauna*. Academic Press (London, New-York, San Francisco), 355 p.
- WASAWO D.P.S. et VISSER S.A. (1959) – Swampworms and tussock mounds in the swamps of Teso, Uganda. *East Afric. Agric. J.*, XXV, 2, 86-90.
- WASILEWSKA L. (1974a) – Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (The Carpathians). XIII - Quantitative distribution, respiratory metabolism and some suggestion on production of nematodes. *Ekologia Polska*, 22, 3/4, 651-668.
- WASILEWSKA L. (1974b) – Number, biomass and metabolic activity of nematodes of two cultivated fields in Turew. *Zeszyty Problemowe Postepow Nauk Rolniczych*, 154, 419-442.
- WATANABE H. (1975) – On the amount of cast production by the megascolecid earthworm *Pheretima hupeiensis*. *Pedobiologia*, 15, 1, 20-28.
- WATANABE H. et TSUKAMOTO J. (1976) – Seasonal change in size class and stage structure of Lumbricid *Eisenia foetida* population in a field compost and its practical application as the decomposer of organic waste matter. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 13, 1, 141-146.
- WATERHOUSE J.S. (1968) – Studies on the garden Symphylan, *Scutigera immaculata*, Symphyla : ScutigereLLidae. *Canad. Ent.*, 100, 172-178.
- WATERS R.A.S. (1952) – Earthworms and the fertility of pasture. *Proc. 13th Conf. New-Zealand Grassland Assoc.*, 168-175.
- WATERS R.A.S. (1955) – Numbers and weights of Earthworms under a highly productive pasture. *New-Zealand J. Sci. Techno.*, A36, 516-525.
- WATSON J.P. (1962) – The soil below a termite mound. *Soil Sci.*, 13, 1, 46-51.
- WATSON J.P. (1967) – A termite mound in an Iron Age burial ground in Rhodesia. *J. Ecol.*, 55, 663-669.
- WATSON J.P. (1969) – Water movement in two termite mounds in Rhodesia. *J. Ecol.*, 57, 441-451.
- WATSON J.P. (1970) – Contribution of termites to development of zinc anomaly in Kalahari sand. *Trans. Inst. Mining Metall.*, sect. B (App. Earth Sci.), 79, 53-59.
- WATSON J.P. (1972) – The distribution of gold in termite mounds and soils at a gold anomaly in Kalahari sand. *Soil Sci.*, 113, 5, 317-321.

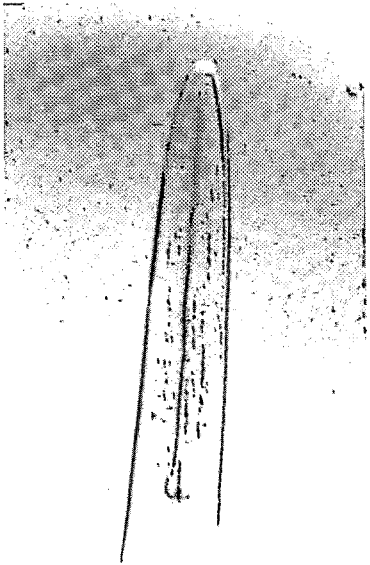
- WATSON J.P. (1974) – Termites in relation to soil formation groundwater, and geochemical prospecting. *Soils and Fertilizers*, 37, 5, 111-114.
- WATSON J.P. (1975) – The composition of termite (*Macrotermes spp.*) mounds on soil derived from basic rock in three rainfall zones of Rhodesia. *Geoderma*, 14, 2, 147-158.
- WATSON J.P. (1977) – The use of mounds of the termite *Macrotermes falciger* (Gerstäcker) as a soil amendment. *Journal of Soil Science*, 28, 4, 664-672.
- WATSON J.A.L. et GAY F.J. (1970) – Role of grass-eating termites in the degradation of a mulga ecosystem. *Search* 1, n° 1, 43 ; CSIRO Abstr., 18, 131.
- WEBER G. (1953) – Die Makrofauna leichter und schwerer Ackerböden und ihre Beeinflussung durch Pflanzenschutzmittel. *Z. Pflanzenernähr. Dungung Bodenkde*, 61, 107-118.
- WEBER N.A. (1966) – Fungus growing ants and soil nutrition. In «*Monografias I, Progressos en Biología del Suelo*», Actas del primer Col. latinoamericano del Biol. del Suelo, Univ. Nac. Bahia Blanca (Argentina). Centro Coop. Cient. UNESCO para america latina, Montevideo (Uruguay), 221-256.
- WEBSTER J.M. (1964) – Interaction of temperature and suction in relation to movement of eelworms. *Nature* (Lond.), 202, n° 4932, 574-575.
- WEESNER F.M. (1960) – Evolution and biology of Termites. *Ann. Rev. Ent.*, 5, 153-170.
- WEISSEN F. (1973) – Evolution d'une litière de hêtraie après fertilisation. *Bull. Rech. Agro. Gembloux*, VIII, 1, 42-55.
- WHITE J.J. (1968) – Bioenergetics of the woodlouse *Tracheoniscus rathkei* Brandt in relation to litter decomposition in a deciduous forest. *Ecology*, 49, 4, 694-704.
- WIECEK C.S. et MESSENGER A.S. (1972) – Calcite contributions by earthworms to forest soils in northern Illinois. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 36, 3, 478-480.
- WIKEN E.B., BROERSMA K., LAVKULICH L.M. et FARSTAD L. (1976) – Biösynthetic alteration in a British Columbia soil by ants (*Formica fusca* L.). *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, 40, 3, 422-426.
- WILCKE D.E. (1963) – Untersuchungen über den Einfluss von Bodenverdichtungen auf das tierische Edaphon landwirtschaftlich genutzter. *Flächen. Z. Acker-u.PflBau.*, 118, 1-44.
- WILCKE D.E. (1966) – Humidité et Nématodes dans le sol (en allemand). *Z. PflKrankh. PflPath. PflSchutz*, 73, 14-27.
- WILCOCKS C.R. et OLIVER E.H.A. (1971) – A rapid mechanical method for extracting soil arthropods. *N.-Z. Journal Agric. Res.*, 14, 725-734.
- WILLIAMS C.B. (1951) – Diversity as an measurable character of an animal or plant population. *L'année biologique*. 27, 2, 129-141.
- WILLIAMS J.E. et WIEGERT R.G. (1971) – Effects of naphtalene application on a coastal plain broomsedge (*Andropogon*) community. *Pedobiologia*, 11, 1, 58-65.
- WILLIS E.R. et ROTH L.M. (1962) – Soil and moisture relations of *Scaptocoris divergens* Froeschner (Hemiptera, Cydnidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 55, 21-33.
- WILSON W.R. et FRENCH N. (1975) – Population studies of stem eelworm (*Ditylenchus dipsaci*) in microplots, field plots and fields in the north of England under different crop rotations. *Plant Pathology*, 24, 3, 176-183.

- WINCHESTER J.A. (1968) – Plant parasite nematodes of three widely separated areas in the american tropical rain forest. In «*Progressos em Biodinâmica e Produtividade do Solo*», Primavesi éd. (Santa Maria, Brésil), 185-186.
- WISE K.A.J. (1965) – News records of Collembola and Acarina in Antarctica. *Pacific Insects*, 6, 522-523.
- WITKAMP M. et VAN DER DRIFT J. (1961) – Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. *Plant and Soil*, XV, 4, 295-311.
- WOOD T.G. (1965) – Comparison of a funnel and a flotation method for extracting Acari and Collembola from moorland soils. *Pedobiologia*, 5, 1/2, 131-139.
- WOOD Th. G., JOHNSON R.A. et OHIAGU Cl. (1977) – Populations of termites (Isoptera) in natural and agricultural ecosystems in southern Guinea savanna near Mokwa, Nigeria. *Géo.-Eco.-Trop.*, 1, 2, 139-148.
- WOODRING J.P. et COOK E.F. (1962) – The biology of *Ceratozetes cisalpinus*, *Schelorbates laevigatus* and *Oppia nana* with a description of all stages. *Acarologia*, 4, 101-137.
- WRIGHT M.A. (1972) – Factors governing ingestion by the earthworm *Lumbricus terrestris* (L.) with special reference to apple leaves. *Ann. appl. Biol.*, 70, 2, 175-188.
- YAKUSHEV V.M. (1968) – Influence of termite activity on the development of laterite soil. *Soviet Soil Sci.*, 1, 109-111.
- YEATES G.W. (1968) – An analysis of annual variation of the nematode fauna in dune sand, at Himatangi Beach, New Zealand. *Pedobiologia*, 8, 2, 173-207.
- YEATES G.W. (1976) – Earthworm population of a pasture spray-irrigated with dairy shed effluent. *New-Zealand J. Agric. Res.*, 19, 3, 387-391.
- ZACHARIAE G. (1963) – Was leisten Collembolen für den walddhumus ? In «*Soil Organisms*», North-Holland Publ. Comp. (Amsterdam), 109-124.
- ZACHARIAE G. (1964) – Welche bedeutung haben Enchytraeen im Waldboden ? In «*Soil Micromorphology*», Elsevier éd. (Amsterdam, Lond., New-York), 57-67.
- ZACHEO G. et LAMBERTI F. (1974) – Méthode rapide pour séparer les œufs de nématode du sol et des tissus de plantes (en italien). *Nematologia Mediterranea*, 2, 1, 55-59.
- ZAHER F., ISENBERG H.D., ROSENFELD M.H. et autres (1953) – Distribution of soil actinomycetes antagonistic to protozoa. *J. Parasitol.*, 39, 33-37.
- ZAJONC I. (1971a) – Synusia analysis of earthworms (Lumbricidae-Oligochaeta) in the oak-horn-beam forest in south-west Slovakia. In «*Productivité des écosystèmes forestiers*», Actes Coll. Bruxelles (27/31 oct. 1969), UNESCO (Paris), 443-452.
- ZAJONC I. (1971b) – La distribution quantitative des lombrics (Lumbricidae Oligochaeta) dans les grands types mondiaux d'écosystèmes forestiers. In «*Productivité des écosystèmes forestiers*», Actes Coll. Bruxelles (27/31 oct. 1969), UNESCO, 453-462.
- ZAJONC I. (1971c) – Participation des Lombrics (Lumbricidae) dans la libération des éléments minéraux des feuilles mortes d'une forêt de hêtres et de chênes. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium Pedobiologiae (Dijon, 14/19-IX-1970)*», INRA, 387-395.

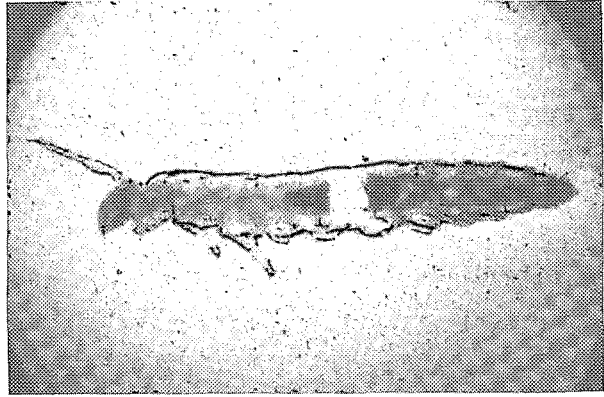
- ZAJONC I. (1975) – Variations in meadow associations of earthworms caused by the influence of nitrogen fertilizers and liquid-manure irrigation. In «*Progress in Soil Zoology*», Proc. 5th. int. Coll. Soil Zool. (Prague), Jan Vanek éd., Dr W. Junk (La Hague) et Academia (Prague), 497-503.
- ZICSI A. (1954) – Determination of number and size of sampling unit for estimating Lumbricides populations of arable soils. *Agro. stud.*, 1, 14, 1-20.
- ZICSI A. (1959) – Beitrag zur geographischen Verbreitung und Ökologie von *Allolobophora antipai* (Michaelsen) 1891 (Oligochaeta). *Ann. Univ. Sci. Budapest, sect. Biol.*, 2, 283-292.
- ZICSI A. (1966) – Laboratory observations on the feeding ecology of earthworm species in Hungary. In «*Monografias I, Progressos en Biologia del Suelo*», Actas del primer Col. latinoamericano del Biol. del Suelo, Univ. Nac. Bahia Blanca (Argentina). Centro Coop. Cient. UNESCO para america latina, Montevideo (Uruguay), 267-282.
- ZICSI A., HARGITAI L. et POBOZSNY M. (1971) – Über die auswirkung der Tätigkeit der Regenwürmes *Lumbricus polyphemus* Fitz. auf die veränderungen der humusqualität im Boden. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium Pedobiologiae (Dijon, 14/19-IX-1970)*», INRA, 397-408.
- ZIMKA J. (1966) – The predacity of the field frog (*Rana arvalis* Nilsson) and food levels in communities of soil macrofauna of forest habitats. *Ekologia Polska, sér. A*, XIV, 30, 589-605.
- ZINKLER D. (1966) – Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von Collembolen (Apterygota) und Anderen Bodenkleinarthropoden. *Z. vergl. Physiol.*, 52, 2, 99-144.
- ZINKLER D. (1971) – Carbohydrasen streubewohnender Collembolen und Oribatiden. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon, 14/19-IX-1970)*», INRA, 329-334.
- ZLOTIN R.I. (1971) – Invertebrate animals as a factor of the biological turnover. In «*Organismes du sol et production primaire. IV Colloquium pedobiologiae (Dijon, 14/19-IX-1970)*», INRA, 455-501.
- ZUBKOVA L.V. (1971) – Effet des rejets des sousliks sur les propriétés chimiques des solonetz-solontchak du semi désert argileux de la région Trans-Volga (en russe). *Pochvovedenie*, 4, 73-80.
- ZYROMSKA-RUDZKA H. (1974) – Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (The Carpathians). XIV - The occurrence of Oribatid mites, intermediate hosts of Cestodes. *Ekologia Polska*, 22, 3/4, 669-678.

PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

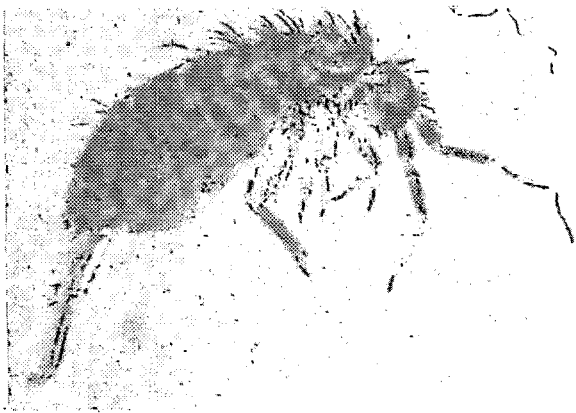
- 1 – Stylet d'un Nématode phytophage (long. 0,2 mm)
- 2 – Protoure (long. 0,5 mm)
- 3 – Collembole Entomobryidae (long. 5 mm)
- 4 – Bouquets de soies d'un Enchytréide (long. 0,06 mm)
- 5 – Organe pseudostigmatique d'un Acarien Oribate (long. 0,09 mm)
- 6 – Coléoptère Ptiliidae des litières (long. 0,8 mm)



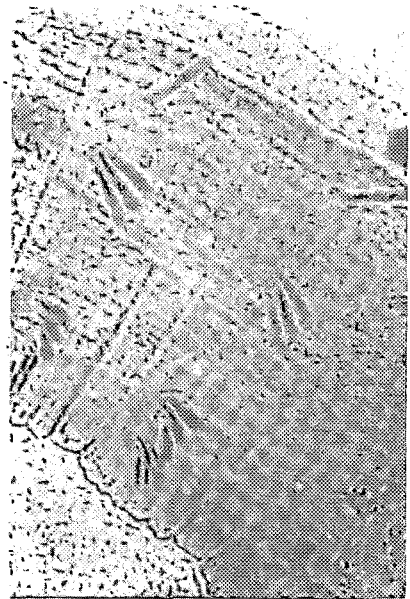
1



2



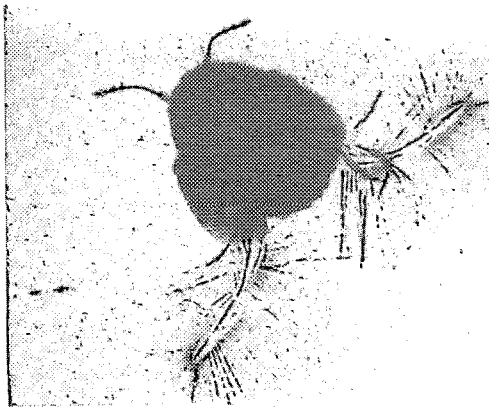
3



4



5



6

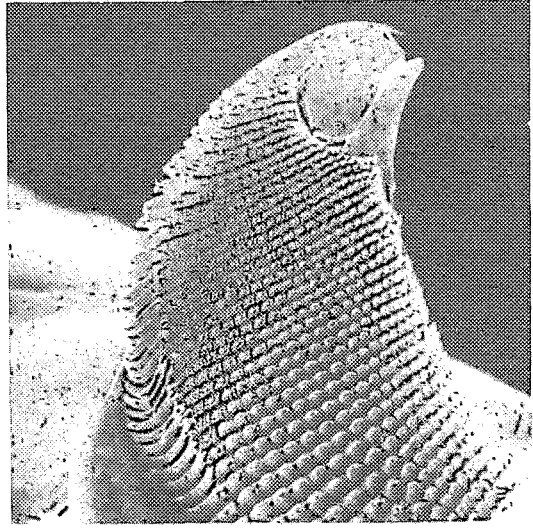
PLANCHE I

Observations à la loupe binoculaire et au microscope ordinaire.

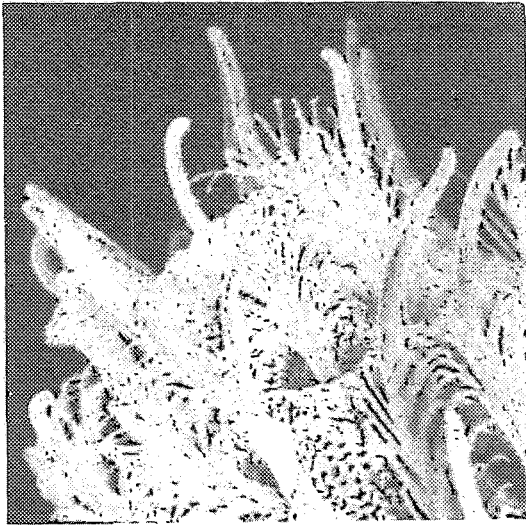
- 1 – Vue antérieure de la bouche de *Pseudosinella* sp. (Collembole)
x 1530 Photo STOMP.
- 2 – Surface de la partie basale de la « plaque molaire » mandibulaire de *Tomocerus minor* (Collembole)
x 1330 in ELLIS, 1974.
- 3 – Abondance des récepteurs sensoriels sur l'apex antennaire d'*Orchesella villosa* (Collembole)
x 3470 Photo MASSOUD.
- 4 – Apex antennaire de *Stylopauropus pedunculatus* (Pauropode)
x 1330 Photo MASSOUD.
- 5 – Organe post-antennaire de *Typhlogastrura mendizabali* (Collembole)
x 1400 Photo THIBAUD.
- 6 – Tégument et écailles de *Tomocerus minor* (Collembole) avec, au centre, une soie sensorielle.
x 1070 Photo ELLIS.



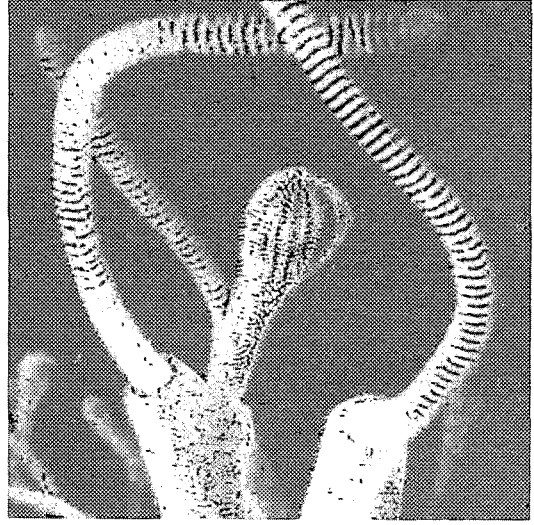
1



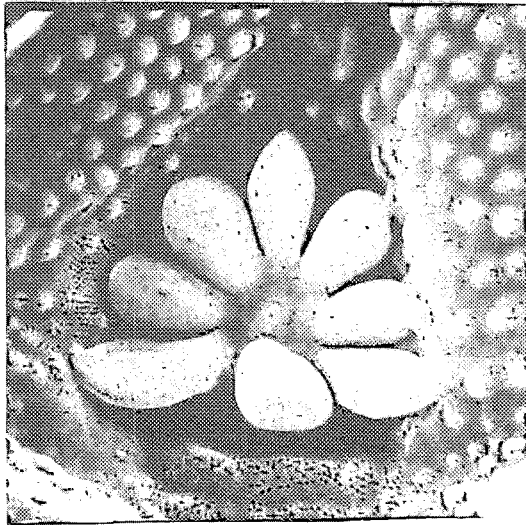
2



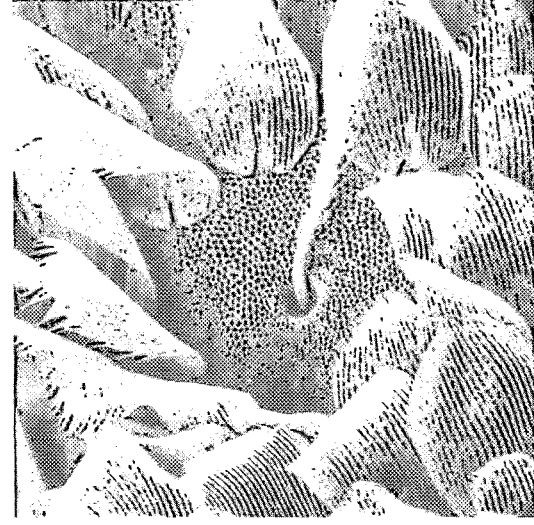
3



4



5

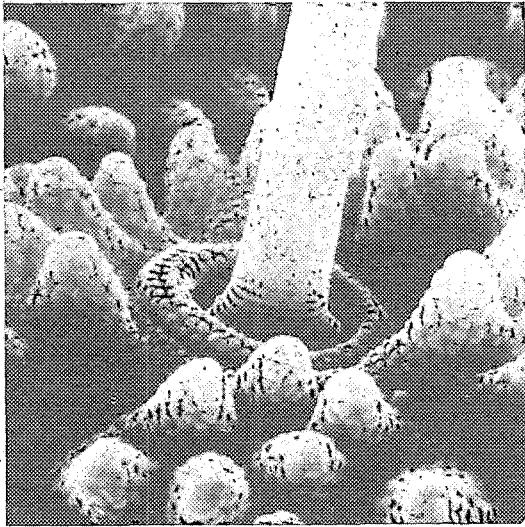


6

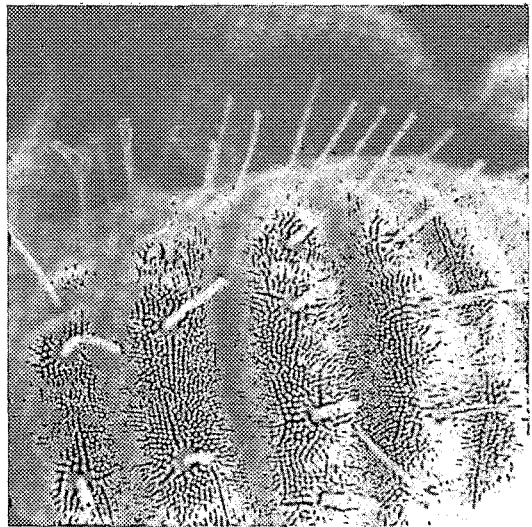
PLANCHE II

Intérêt et beauté des observations faites au microscope électronique à balayage.

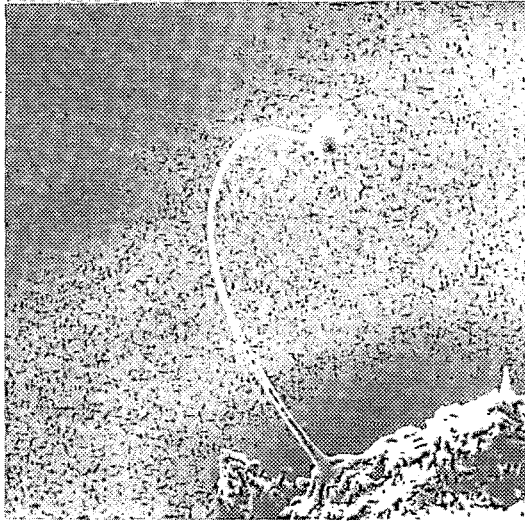
- 1 – Phanère et grains tégumentaires sur le côté droit de l'abdomen I de *Neamura muscorum* (Collembole)
x 3330 Photo MASSOUD.
- 2 – Poils glandulaires cireux du grand abdominal de *Dicyrtomina atra* (Collembole)
x 370 in JUBERTHIE C., MASSOUD Z., 1977.
- 3 – Spermatophore d'*Allacma fusca* (Collembole)
x 130 Photo MASSOUD.
- 4 – Oeufs de *Typhlogastrura balazuci* (Collembole)
x 150 Photo THIBAUD.
- 5 – Vue de profil du mucron (dernier article de l'appareil saltatoire) chez *Orchesella villosa* (Collembole)
x 1300 Photo ELLIS.
- 6 – Tégument et soie sensorielle postérieure de *Labidostomma barbea* (Acarien Trombidiforme)
x 1530 Photo ROBAUX.



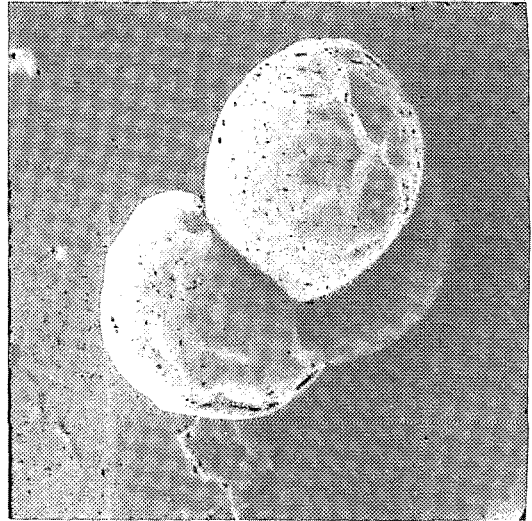
1



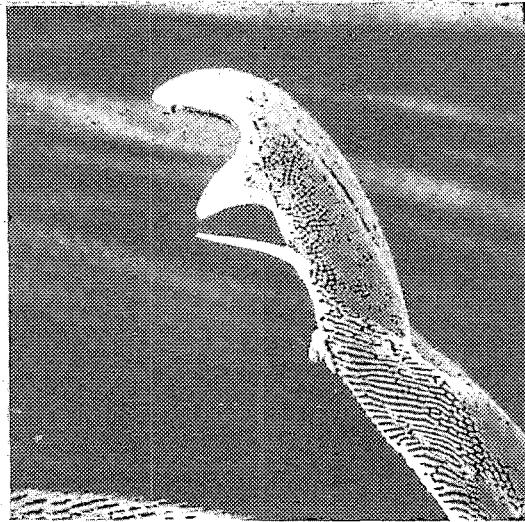
2



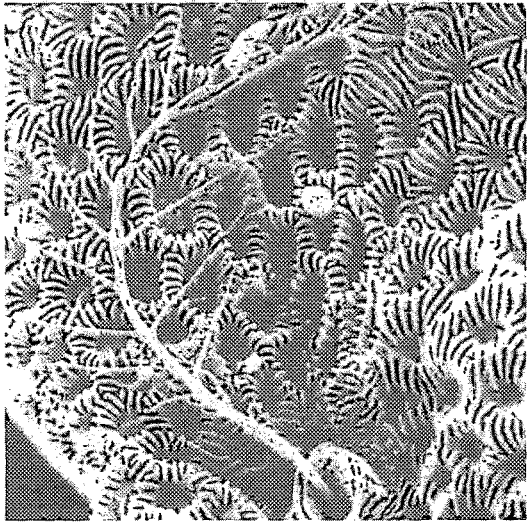
3



4



5



6

PLANCHE III

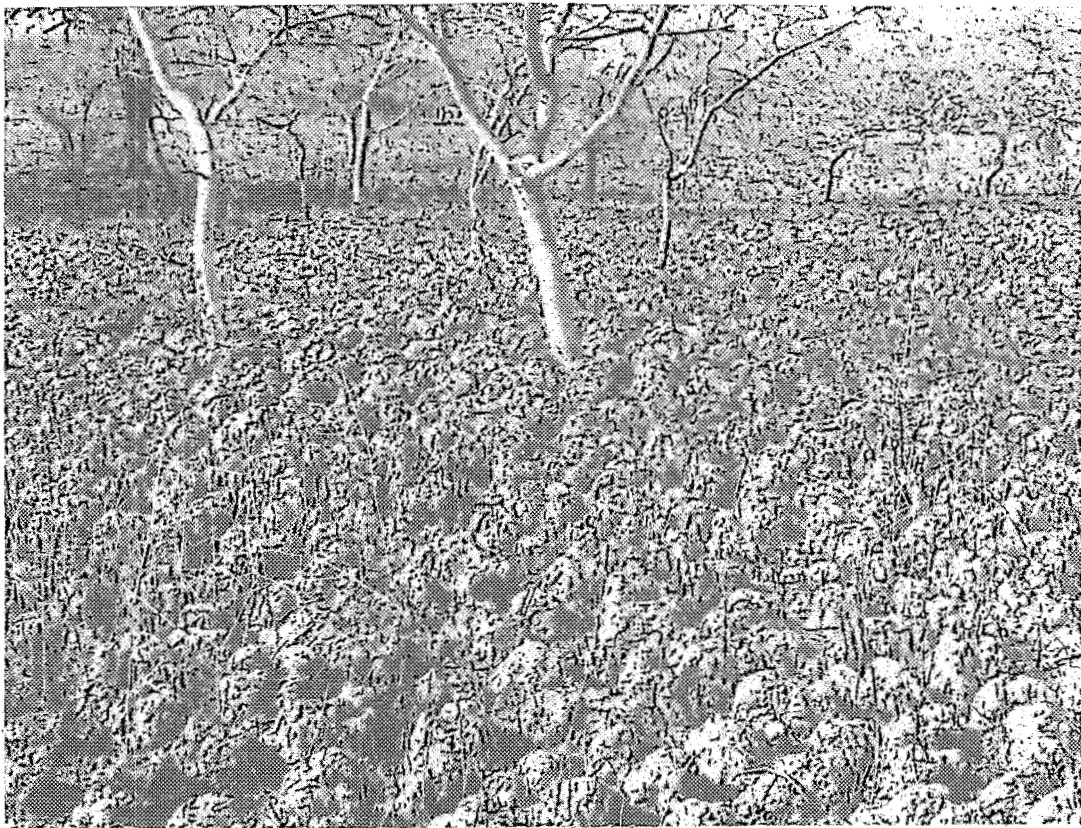
Intérêt et beauté des observations faites au microscope électronique à balayage (suite).

1 – Sol à rejets de vers (Nord-Cameroun)

Photo SUSINI.

2 – Sol à termitières de *Cubitermes* (Centre-Cameroun)

Photo BACHELIER.



1



2

PLANCHE IV
Action spectaculaire de la Faune du sol.

O.R.S.T.O.M.
Service des Publications
S.S.C. BONDY

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
ET TECHNIQUE OUTRE-MER

Direction générale :

24, rue Bayard - 75008 PARIS

Service des Publications :

70-74, route d'Aulnay - 93140 BONDY

O.R.S.T.O.M. Éditeur
Dépôt légal : 4^e trim. 1978
I.S.B.N. : 2-7099-0530-2