

RÉPUBLIQUE DÉMOCRATIQUE DU CONGO

---

PUBLICATIONS DE L'INSTITUT NATIONAL  
POUR L'ÉTUDE AGRONOMIQUE DU CONGO  
(I.N.É.A.C.)

Rôle des animaux édaphiques  
dans la fertilité  
des sols forestiers

PAR

**M. E. MALDAGUE**

Docteur en Sciences agronomiques Lv.  
Licencié en Sciences zoologiques Lv.  
Ancien Assistant à la Division d'Agrologie de l'I.N.É.A.C.  
Professeur agrégé à l'Université Laval, Québec

SERIE SCIENTIFIQUE N° 112

1970

OUVRAGE PUBLIÉ AVEC LE CONCOURS DU MINISTÈRE BELGE  
DE L'ÉDUCATION NATIONALE ET DE LA CULTURE





**RÔLE DES ANIMAUX ÉDAPHIQUES  
DANS LA FERTILITÉ DES SOLS  
FORESTIERS**

D/1970/0268/5

RÉPUBLIQUE DÉMOCRATIQUE DU CONGO

---

PUBLICATIONS DE L'INSTITUT NATIONAL  
POUR L'ÉTUDE AGRONOMIQUE DU CONGO  
(I.N.É.A.C.)

Rôle des animaux édaphiques  
dans la fertilité  
des sols forestiers

PAR

**M. E. MALDAGUE**

Docteur en Sciences agronomiques Lv.  
Licencié en Sciences zoologiques Lv.  
Ancien Assistant à la Division d'Agrologie de l'I.N.É.A.C.  
Professeur agrégé à l'Université Laval, Québec

SERIE SCIENTIFIQUE N° 112

1970

OUVRAGE PUBLIÉ AVEC LE CONCOURS DU MINISTÈRE BELGE  
DE L'ÉDUCATION NATIONALE ET DE LA CULTURE



## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS . . . . .	13
INTRODUCTION . . . . .	15
CHAPITRE PREMIER. <i>Sol forestier en tant que milieu</i> . . . . .	19
A. Différents milieux biosphériques . . . . .	19
B. Sol forestier, milieu de transition . . . . .	20
C. Caractères du pédomilieu forestier. . . . .	22
1. Climat . . . . .	25
2. Abri . . . . .	36
3. Liberté de mouvement . . . . .	37
4. Source d'énergie . . . . .	42
D. Formation et colonisation du pédomilieu . . . . .	43
CHAPITRE II. <i>Structure de la biocénose endogée</i> . . . . .	47
A. Équilibre climat-sol-facteurs biotiques . . . . .	47
1. Position du composant faune dans la hiérarchie des facteurs. . . . .	47
2. Ruptures d'équilibre . . . . .	48
B. Structure de la biocénose globale . . . . .	49
C. Rapports entre biotope et biocénose . . . . .	50
1. Cycle de la matière et transferts d'énergie . . . . .	52
2. Relations entre animaux terricoles et biotope endogé. . . . .	54
3. Relation au sein de la biocénose endogée. . . . .	55
CHAPITRE III. <i>Rôle écologique de la mésofaune du sol en tant qu'indicateur des conditions du milieu</i> . . . . .	56
A. Vue d'ensemble. . . . .	56
B. Relations entre la mésofaune et les conditions du milieu . . . . .	57
1. Humidité du sol . . . . .	58
2. Matière organique . . . . .	59
3. État structural . . . . .	59
C. Aspects qualitatifs. . . . .	61



D. Application de l'analyse faunistique à l'étude des jachères forestières . . . . .	65
1. Choix des biotopes . . . . .	66
2. Caractéristiques physiques et chimiques des biotopes . . . . .	66
3. Analyse de la mésofaune du sol . . . . .	68
4. Macrorespirométrie du sol . . . . .	70
5. Conclusions . . . . .	71
E. Principe de l'exigence . . . . .	71
F. Lois biocénologiques fondamentales . . . . .	72
1. Première loi biocénologique fondamentale . . . . .	73
2. Deuxième loi biocénologique fondamentale. . . . .	73
3. Troisième loi biocénologique fondamentale. . . . .	74
G. Généralisation des lois de biocénologie. . . . .	75
1. Accroissement de l'uniformité . . . . .	75
2. Application à l'aménagement polyvalent des forêts. . . . .	76
3. Application au principe du zonage . . . . .	76
CHAPITRE IV. <i>Rôle de la macrofaune dans la décomposition de la matière organique du sol</i> . . . . .	78
A. Relations générales entre la faune et la microflore du sol . . . . .	79
1. Rôle mécanique . . . . .	79
2. Rôle catalytique . . . . .	81
B. Intervention de la pédofaune dans la dégradation de la matière organique des sols. . . . .	82
CHAPITRE V. <i>Rôle des Termites dans les sols intertropicaux</i> . . . . .	83
A. Examen des différentes espèces de Termites considérées . . . . .	83
1. Termites effectuant de grandes constructions au-dessus du sol . . . . .	83
2. Termites construisant des nids épigés de petites dimensions . . . . .	84
3. Termites construisant des nids hypogés ou habitant des termitières mixtes. . . . .	85
B. Importance de populations de Termites en forêt équatoriale. . . . .	85
1. Nécessité d'évaluation quantitative . . . . .	85
2. Méthode de dénombrement des populations de Termites. . . . .	86
3. Résultats . . . . .	88
C. Analyses de sols et matériaux de termitières. . . . .	93
1. Sols de termitières de <i>Bellicositermes bellicosus</i> . . . . .	95
2. Sols de termitières de <i>Bellicositermes natalensis</i> . . . . .	97
3. Conclusions des analyses de sols des termitières de <i>Macrotermitinae</i> . . . . .	100
4. Sols de termitière de <i>Amitermes unidentatus evuncifer</i> . . . . .	101

5. Sols de termitières <i>Nasutitermes ueleensis</i> . . . . .	103
6. Sols de termitières de <i>Cubitermes fungifaber</i> . . . . .	104
D. Rôles agrologiques des Termites en région équatoriale . . . . .	108
1. Influence sur la matière organique . . . . .	108
2. Influence sur le sol . . . . .	110
3. Influence sur la fertilité du sol. Valeur des terres de termitières . . . . .	112
4. Influence sur l'érosion du sol. . . . .	114
E. Estimation de la dérivation d'énergie par les populations de Termites en forêt équatoriale . . . . .	115
1. Utilisation de matière organique et de sols pour l'édification des nids . . . . .	115
2. Consommation de matière organique pour les besoins du métabolisme . . . . .	115
3. Fragmentation et incorporation de matière organique au sol et stimulation de la faune et de la microflore du sol . . . . .	116
F. Conclusions sur le rôle des Termites en forêt équatoriale . . . . .	117
CHAPITRE VI. <i>Rôle de la pédofaune dans l'humification en forêt tempérée froide.</i> . . . . .	119
A. Choix des biotopes . . . . .	119
B. Méthodes et techniques . . . . .	121
C. Résultats. . . . .	123
1. Apport de matière organique au sol . . . . .	123
2. Vitesse de décomposition des disques de feuilles . . . . .	126
a. Ensemble des résultats . . . . .	126
b. Humus de type mor . . . . .	127
c. Humus de type moder . . . . .	136
d. Humus de type mull . . . . .	138
e. Activité des Oligochètes dans l'érablière à humus mull . . . . .	140
3. Accumulation de matière organique au sol . . . . .	144
a. Humus mor. . . . .	144
b. Humus moder. . . . .	148
c. Humus mull . . . . .	149
d. Humus équatoriaux . . . . .	149
e. Comparaisons . . . . .	151
4. Déterminations calorimétriques. . . . .	151
a. Nombre d'échantillons . . . . .	151
b. Humus mor. . . . .	153
c. Humus mull . . . . .	156
d. Humus moder. . . . .	159
e. Chaleur de combustion ramenée à la matière organique . . . . .	159
D. Conclusions . . . . .	161

CHAPITRE VII. <i>Consommation d'oxygène de la macrofaune du sol.</i> . . . . .	168
A. Matériel expérimental et technique . . . . .	170
B. Résultats . . . . .	171
1. Influence de la température sur la consommation d'oxygène chez les Oligochètes . . . . .	171
a. Consommation d'oxygène par unité de poids . . . . .	171
b. Consommation d'oxygène par individu . . . . .	174
c. Consommation d'oxygène de <i>Lumbricus terrestris</i> par unité de poids et de volume . . . . .	175
d. Consommation d'oxygène de <i>Lumbricus terrestris</i> en fonction du poids . . . . .	176
e. Comparaison de la consommation d'oxygène d'Oligochètes et de Fourmis . . . . .	178
f. Coefficient $Q_{10}$ . . . . .	179
2. Influence de la température sur la consommation d'oxygène de différentes espèces de Fourmis . . . . .	180
a. <i>Camponotus noveboracensis</i> FITCH . . . . .	180
b. <i>Formica subnuda</i> EMERY . . . . .	181
c. <i>Lasius umbratus</i> NYLANDER . . . . .	182
d. <i>Dolichoderus taschenbergi</i> MEYER . . . . .	182
e. <i>Stenammina diecki</i> EMERY . . . . .	183
D. Consommation d'oxygène de divers animaux édaphiques . . . . .	186
CHAPITRE VIII. <i>Conclusions. Fondement biologique de la fertilité des sols forestiers</i> . . . . .	187
A. Aspects fonctionnels de la faune du sol . . . . .	187
1. Isoptères . . . . .	188
2. Oligochètes . . . . .	189
3. Comparaison du métabolisme respiratoire . . . . .	190
B. Dynamique comparée de la matière organique en forêts équatoriale et tempérée froide . . . . .	190
1. Apport et accumulation de matière organique . . . . .	190
2. Calcul du facteur de décomposition . . . . .	193
3. Accumulation de matière organique au sol . . . . .	195
4. Intervention de la macrofaune . . . . .	198
C. Dynamisme des pédobiocénoses . . . . .	203
1. Vitesse de libération d'énergie et fertilité des sols . . . . .	203
2. Activité ou dynamisme de la pédobiocénose . . . . .	205
3. Vitesse du cycle de la matière . . . . .	207

D. Fertilité et conservation biologique des sols forestiers . . . . .	210
1. Fertilité des sols . . . . .	210
2. Fertilité dans le cadre d'un équilibre naturel . . . . .	211
3. Fertilité dans le cadre d'un équilibre artificiel. . . . .	212
E. Problème de l'agriculture nomade . . . . .	214
1. Agriculture nomade ou « shifting cultivation » . . . . .	214
2. Rupture de l'équilibre naturel . . . . .	215
3. Niveau initial de fertilité. . . . .	216
4. Modalités du défrichement. . . . .	219
5. Évolution des méthodes agricoles traditionnelles . . . . .	219
F. Fertilité et pédofaune . . . . .	221
G. Lois de conservation biologique des sols tropicaux . . . . .	223
1. Conservation biologique du sol . . . . .	223
2. Première loi de conservation biologique des sols tropicaux . . . . .	224
3. Deuxième loi de conservation biologique des sols tropicaux . . . . .	226
RÉSUMÉ . . . . .	228
SUMMARY . . . . .	231
BIBLIOGRAPHIE . . . . .	235



## REMERCIEMENTS

C'est pour moi un très agréable devoir que celui d'exprimer ici ma gratitude et mes remerciements à tous ceux qui ont contribué, de près ou de loin, à la réalisation de ce travail.

C'est tout d'abord à M. le Professeur H. LAUDELOUT, de la Faculté des Sciences agronomiques de l'Université de Louvain, que je tiens à présenter l'expression de ma profonde gratitude. C'est en particulier au Professeur LAUDELOUT que je dois d'avoir pu accomplir, à Bambessa, une mission d'étude sur les Termites des savanes.

Bien d'autres responsables et dirigeants de l'I.N.É.A.C. méritent ma reconnaissance. Celle-ci s'adresse tout d'abord à M. le Professeur J. LEBRUN.

M. F. JURION, Ancien Directeur Général de l'I.N.É.A.C., m'a constamment manifesté sa confiance et je l'en remercie vivement.

Ma gratitude s'adresse aussi au Dr J. MEYER qui fut pour moi un initiateur sûr en biologie des sols tropicaux. Ma reconnaissance va encore, à des titres divers, à MM. É. BERNARD, Ancien Directeur du Centre de Recherches à l'I.N.É.A.C. à Yangambi, J. D'HOORE, J. CROEGAERT, J. SEEGER et F. HILGER.

Passant de Yangambi à Québec, je tiens tout d'abord à exprimer à Mgr L.-A. VACHON, Recteur de l'Université Laval, mes hommages les plus respectueux pour la confiance, qu'il m'a manifestée depuis mon arrivée à l'Université Laval.

Ma dette de reconnaissance à l'égard du Professeur B. BERNIER, Directeur du Département d'Écologie et de Pédologie à la Faculté de Foresterie et de Géodésie de l'Université Laval, est grande et je suis heureux de lui exprimer ici, une fois encore, ma gratitude. Celle-ci s'adresse également à M. L.-Z. ROUSSEAU, Ancien Doyen.

J'ai toujours rencontré la plus cordiale bienveillance chez M. F. BOUTIN, Ancien Doyen, Sous-Ministre des Terres et Forêts du Québec, ainsi que chez M. E. PORTER, Doyen de la Faculté de Foresterie et de Géodésie de l'Université Laval. Qu'ils veuillent bien, l'un et l'autre, trouver ici l'assurance de mes sentiments reconnaissants. J'y associe également le Dr J. RISI, Directeur de l'École des Gradués de l'Université Laval.

Quittant Québec, c'est à Louvain cette fois que je dois revenir afin de présenter mes hommages et ma gratitude à MM. les Professeurs P. DEBAISIEUX, P. SIMONART et H. DEBAUCHE qui furent pour moi des guides de la première heure. Je leur dois beaucoup et les prie de bien vouloir trouver ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

Je m'en voudrais de ne pas remercier aussi M. le Professeur Dr H. FRANZ, qui me dirigea au cours du stage que je fis, à Vienne, en 1954, à la Hochschule für Geologie und Bodenkultur. Pour la même raison, j'exprime mes remerciements à MM. A. COLLART et J. COOREMAN qui m'accueillirent, à deux reprises, à la Section d'Entomologie de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, à Bruxelles.

Je ne puis terminer sans mentionner l'aide que je reçus de la Belgian American Educational Foundation, et qui me permit, grâce à une bourse de voyage, de visiter différents centres de zoologie du sol, aux États-Unis, en 1960.

Je tiens enfin à souligner que c'est aux subventions du Conseil National des Recherches du Canada que je dois d'avoir été en mesure d'équiper, à l'Université Laval, un laboratoire de Zoologie des sols forestiers.

Québec, le 22 février 1970.

## INTRODUCTION

A l'époque où, par suite des grandes révolutions socio-économiques, la pression qui s'exerce sur les ressources naturelles renouvelables du Globe ne cesse de croître et de prendre des formes de plus en plus variées, il devient urgent de faire une place plus grande, dans l'ensemble des préoccupations humaines, aux sciences biologiques et plus spécialement, considérant l'objet de la présente étude, aux sciences écologiques.

Un extrême développement des techniques, l'apogée de la « civilisation industrielle », l'installation de sociétés de consommation risquent de bouleverser la hiérarchie des valeurs et de reléguer au second plan ce dont en fait dépend la persistance de l'espèce humaine. Il n'est pas abusif de dire qu'un fossé de plus en plus large et profond se creuse entre le monde de la technique et le monde des sciences humaines d'une part, tous deux généralement fort dépourvus du sens de l'écologie, ignorant les aspects les plus élémentaires des lois écologiques, et un petit groupe d'autre part, orienté par une pensée écologique et devenant de plus en plus conscient des menaces qui pèsent sur les équilibres naturels.

Le danger le plus grave réside dans le fait que la formation de la grande majorité des spécialistes des sciences techniques et humaines ne comporte quasi aucun élément de sciences écologiques et qu'en conséquence ces spécialistes non seulement ne tiennent pas compte des impératifs des sciences écologiques dans leurs préoccupations propres, mais ne sont même pas capables d'imaginer qu'un problème puisse exister sinon de manière tout-à-fait superficielle, informés qu'ils en sont par la voie des moyens d'information habituels.

Or l'écologie est à la base de la conservation de la Nature et de ses ressources qui constitue le cadre de l'existence humaine. FRASER DARLING [1964] écrit à ce propos : « Conservation is quite definitely the applied science of ecology, ecology in action, but it is not a mere technology. It does not twist natural laws to economic ends, but aligns land use



— involving the whole plant and animal biome — with ecological principles of climatic influences, succession, habitat, community, niche-structure, behaviour and the maintenance of conversion cycles. This last item of conversion cycles of matter is at the very root of modern ecological research ».

L'objet de notre étude s'inscrit dans cette perspective; elle se propose de montrer l'importance des animaux du sol dans le déroulement du cycle de la matière et de comparer à cet égard le dynamisme d'écosystèmes équatoriaux et tempérés.

POCHON écrivait en 1964 : « Le sol et sa végétation forment donc une unité indissociable; le facteur microbiologique y joue un rôle capital; il ne peut plus être ignoré... il constitue un maillon essentiel des cycles de la biosphère qui doit permettre à l'agronome et au forestier l'interprétation des phénomènes qu'ils observent et, dans une certaine mesure, doit les guider dans la détermination de la vocation des sols et les précautions à prendre pour assurer leur conservation ».

Ce qui est vrai de la microflore, l'est tout autant de la faune; nous montrerons plus loin les rôles spécifiques et exclusifs que les organismes animaux jouent dans les processus de dégradation de la matière organique. Pendant longtemps cependant, malgré certains travaux remontant au siècle dernier, le rôle des animaux dans ces processus était relégué à l'arrière plan. Combien de traités de microbiologie des sols et de travaux scientifiques portant sur les cycles biosphériques et les transformations des résidus organiques ne tiennent pas compte, ou si peu, de l'intervention des animaux terricoles. Il apparaît cependant, de plus en plus évident, que leur participation est indispensable pour assurer la fertilité naturelle des sols; ils jouent, avec la microflore, mais sur d'autres plans, un rôle fondamental dans les mécanismes assurant la fertilité des sols.

Il est de plus en plus urgent de développer les recherches sur les processus intimes du cycle de la matière, de pénétrer les actions respectives de la microflore et de la faune dans la décomposition des matériaux organiques, d'analyser les interactions de ces groupes, de déterminer le flux d'énergie dérivé par les pédobiocénoses, de faire un bilan énergétique de la biocénose globale en différentes conditions écoclimatiques, de scruter les mécanismes biologiques se trouvant à la base de la productivité terrestre. Certains de ces objectifs se retrouvent dans le Programme Biologique International.

Plusieurs aspects de ces études ont fait l'objet de nos recherches.

Les recherches en zoologie du sol présentent des applications directes dans les problèmes touchant la conservation des équilibres naturels et leur mise en valeur. Ces recherches ont l'avantage inestimable de fournir la vue la plus synthétique de l'écosystème; la prise en considération des aspects fonctionnels de la faune conduit à l'examen de toutes les facettes des mécanismes qui assurent la fertilité des sols;

les aspects écologiques permettent de saisir de la manière la plus concrète et de démontrer à tout instant les lois régissant les équilibres naturels.

La zoologie des sols, avec son double aspect écologique et fonctionnel apparaît ainsi comme l'outil le plus complet dont on dispose pour aborder l'examen des problèmes de la conservation des équilibres naturels. Les organismes animaux constituent en effet un chaînon du cycle endogé qui possède des caractéristiques telles qu'une fois déterminées, celles-ci permettent de préciser et de caractériser quantitativement le dynamisme de la pédobiocénose. Ces caractéristiques de la pédofaune sont relativement faciles à mesurer, même si elles exigent une « immense patience » [FRASER DARLING, 1964], ce sont : la densité et la diversité des espèces, fournissant des données précieuses sur le plan écologique, la biomasse et la consommation d'oxygène, donnant des indications sur la productivité biologique et le flux d'énergie dérivé par les populations, la structure de la niche écologique des organismes, informant sur leurs activités et leur dominance.

Or, considérant l'ensemble des phases du cycle, et tenant compte qu'une fois l'équilibre atteint, synthèse et décomposition s'équivalent, la mesure de la vitesse des processus caractérisant une des phases du cycle, peut constituer un indice de la vitesse de l'ensemble du cycle. L'étude biocénotique et fonctionnelle des groupes animaux dominants dans une biocénose constitue donc incontestablement un indice sûr de l'ensemble du dynamisme de l'écosystème considéré.

Nous avons abordé cet aspect, aidé que nous étions par la possibilité de comparer des milieux très contrastés (équatoriaux et tempérés froids), à la fois par leur dynamisme biologique résultant des conditions climatiques, et par la composition de leurs populations animales; nous avons pu comparer les deux grands groupes d'animaux qui jouent un rôle — insoupçonné par tant — dans l'économie de la Nature, répartis qu'ils sont sur de vastes superficies de la biosphère — les Termites, caractéristiques des régions intertropicales, et les Lombrics, inféodés surtout aux écosystèmes tempérés — et caractérisés tous deux par un haut degré de dominance.

La zoologie des sols, par ses aspects écologique et fonctionnel, aide à comprendre les fondements de la fertilité naturelle des sols et les problèmes de conservation des équilibres naturels.

Le dénominateur commun de ces trois groupes de connaissances réside dans le flux d'énergie passant à travers le système écologique considéré; au plus celui-ci est élevé, au plus est grande la fertilité; à la base de cette dissipation d'énergie et de la fertilité qui en résulte se trouve la nécessité de la conservation de l'équilibre dynamique qui renferme les mécanismes automatiques assurant la productivité des écosystèmes.

Comme l'écrit clairement FRASER DARLING (*loc. cit.*) : « In short,

there are evolutionary tendencies towards a higher metabolic rate of the ecosystem; maintenance of energy flux is conservation; reduction of it is the opposite of conservation. Knowledge of energy flow in conversion cycles of matter is the stuff of ecology ».

## CHAPITRE PREMIER

### Sol forestier en tant que milieu.

#### A. Différents milieux biosphériques.

Il importe de préciser avant tout dans quel milieu vivent les organismes terricoles. Considérant un animal quelconque, il est indispensable, avant de pouvoir porter un jugement sur son comportement, sur ses rôles, son activité, de préciser la nature du milieu dans lequel il vit. C'est ainsi que nous allons commencer par définir le milieu, ou l'habitat, des animaux du sol.

Sans envisager les milieux particuliers où se déroulent les activités des parasites, on peut distinguer dans la biosphère (atmosphère, hydrosphère et lithosphère) les deux grands milieux suivants :

- le *milieu aquatique* groupant les eaux marines et les eaux douces, avec toutes les transitions suivant le degré de salinité;
- le *milieu terrestre* où l'on peut distinguer le milieu aérien ou épigé et le milieu endogé ou souterrain au sens large.

Le milieu épigé est l'habitat des organismes vivant à l'air libre, même s'ils utilisent temporairement un abri, lorsque les conditions ambiantes sont défavorables ou encore pour satisfaire à certaines exigences relatives à la reproduction, à la protection, etc.

A côté de cet habitat terrestre libre, qui lui-même peut présenter une vaste gamme de conditions écologiques (déserts, montagnes, forêts, prairies, steppes, toundras, régions arctiques, etc.), on distingue un milieu terrestre « cryptique » qui groupe l'ensemble des habitats terrestres où la vie se déroule dans des conditions confinées. On rencontre dans cette catégorie les habitats suivants :

- les *milieux souterrains* tels que grottes, cavernes, crevasses;
- le *sol* ou *habitat endogé*;
- des milieux apparentés, tels que les sols d'épiphytes et les « sols suspendus » (nids, nids arboricoles, creux d'arbres, etc.). Ces milieux ont été étudiés notamment par DELAMARE DEBOUTTEVILLE et PAULIAN

[1952]. La pédofaune peut s'y aventurer pourvu que les conditions microclimatiques le permettent.

On pourrait également placer dans cette catégorie les nids épigés de certains Insectes sociaux, tels que les Termites et les Fourmis, par exemple; dans ces derniers cas, il y a cependant une unité physique avec le milieu endogé proprement dit, par suite de l'existence des galeries et tunnels constituant la périécie des nids.

Le milieu qui retiendra avant tout notre attention, formant par excellence l'habitat des animaux endogés, est le sol dans lequel la vie se déroule dans une ambiance distincte de l'atmosphère, dont il est séparé par différentes strates.

### B. *Sol forestier, milieu de transition.*

Chaque milieu exerce sur les organismes qui l'habitent des influences qui peuvent être indifférentes, favorables ou nuisibles. La résistance des organismes aux conditions rencontrées dans le biotope dépend, d'une part, des besoins de ces organismes (principe de l'exigence) et, d'autre part, de leur faculté d'adaptation. Plus les conditions deviennent extrêmes, plus la sélection sera poussée et contribuera à l'apparition de formes caractéristiques (cas des animaux cavernicoles). Il s'est formé, au cours des temps, par le mécanisme de l'évolution, divers équilibres entre les milieux et les êtres vivants. L'équilibre que nous considérons est celui qui est réalisé entre les milieux terrestres endogés et la faune qui y vit.

On peut caractériser le biotope endogé comme le milieu de contact entre le sol, l'atmosphère et la végétation. Divers auteurs ont insisté sur les caractères du sol en tant qu'habitat [FRANZ, 1950; KÜHNELT, 1950] et sur le rôle qu'il a joué, comme milieu de transition, ayant permis le passage de la vie marine à la vie terrestre [LAWRENCE, 1953; GHILAROV, 1956; JEANNEL, 1949; CLOUDSLEY-THOMPSON, 1959].

Suivant DELAMARE DEBOUTTEVILLE [1951], il semble que l'on puisse considérer le sol, dans une certaine mesure, comme un milieu clos, fermé aux colonisations extérieures. Le grand nombre de groupes archaïques qu'on y rencontre (Collemboles, Protoures, Pauropodes, Palpigrades, Ricinulei, Péripates, etc.) laisse penser qu'il fut, au cours des temps, un refuge pour les souches qui sont parties à la conquête des milieux épigés.

Plusieurs problèmes ont dû être résolus afin de permettre la transgression du milieu marin, où la vie a pris naissance à une température assez élevée, vers le milieu terrestre et l'adaptation à ce nouveau milieu. Un des problèmes majeurs est celui de la respiration, lié d'ailleurs étroitement à celui de la dessiccation.

Dans le milieu aquatique, les échanges d'oxygène se font à partir de l'oxygène dissous dans le milieu extérieur; dans l'air atmosphérique, au contraire, les échanges se font sous forme d'oxygène moléculaire; il en résulte un problème nouveau; il faut que l'air puisse pénétrer dans l'organisme, tout en mettant celui-ci à l'abri de la dessiccation par évaporation de son milieu liquide interne. Le problème de la dessiccation ne se pose évidemment pas en milieu aquatique, tandis qu'il est au contraire primordial chez les organismes terrestres. On peut dire que la vie terrestre est un conflit perpétuel entre le besoin d'oxygène et le besoin d'eau, car les conditions qui favorisent l'entrée d'oxygène dans l'organisme sont également celles qui favorisent la perte d'eau.

La transgression du milieu marin vers les milieux aériens libres a pu se réaliser grâce au passage par un milieu intermédiaire, le sol. C'est le sol qui a joué le rôle d'habitat transitoire en réduisant l'écart entre les conditions de la vie marine et terrestre [LAWRENCE, 1953; GHILAROV, 1956]. L'hypothèse de l'origine des animaux terrestres provenant d'ancêtres aquatiques (cfr la théorie de TILLYARD [1930] sur l'origine des Insectes à partir d'ancêtres hypothétiques, baptisés *Protaptera*) est généralement admise, mais le type de transition, de l'eau à la terre, dans le cadre de la phylogénie des espèces, n'est pas pour autant élucidé, notamment en ce qui concerne les Invertébrés.

Pendant cette période transitoire, endogée, la respiration cutanée a pu suffire, tout en n'offrant pas de danger de dessiccation, l'atmosphère du sol étant proche de la saturation en eau.

Plus tard, certaines lignées d'Invertébrés, tout en développant un épiderme imperméable, ont acquis des stigmates et des trachées (cas de la majorité des Insectes) réalisant par là leur adaptation à une vie aérienne stricte (type de respiration trachéenne), tandis que d'autres conservaient le mode de respiration cutanée et devenaient dès lors inféodés au sol, contraints d'y demeurer confinés; c'est le cas notamment pour de nombreux Arthropodes terricoles. Il faut ajouter aussi que ce milieu endogé, saturé en vapeur d'eau, favorise la diffusion de l'oxygène à travers le tégument et réduit simultanément les pertes d'eau, par évaporation, au minimum. Le passage dans des milieux extrêmement différents d'organismes en équilibre avec le milieu marin, s'est accompagné de diverses autres modifications morphologiques et physiologiques se rapportant notamment au mode d'excrétion de l'azote, au réglage du milieu interne, à la locomotion, à la reproduction, à la résistance aux variations de température et à la dessiccation.

A propos de la distribution des organismes animaux, MACFADYEN [1957] fait quelques remarques fort intéressantes en ce qui concerne la signification biologique des zones de transition. La plus grande part de la matière organique vivante du Monde semble concentrée dans les zones de transition où il y a coexistence de plusieurs phases : air-terre, eau-terre, air-eau. Le nombre et la biomasse des animaux sont toujours

plus élevés dans les horizons supérieurs du sol; au niveau eau-terre, se rencontrent les vases qui peuvent dans certains cas être très riches en vie animale et microbienne, comme c'est le cas des vases sulfureuses du type gyttja; quant à la zone de transition air-eau, elle se caractérise par le cycle pélagique et l'abondance notamment de phytoplancton. La vie tend à se concentrer là où il y a rencontre d'au moins deux phases de la matière; ceci résulte du fait que les végétaux photosynthétiques ont besoin, d'une part, de lumière et d'air, d'autre part, d'un support : solide, terre, ou liquide, eau. Ces végétaux constituent, dans le cadre des cycles trophiques, le stade des producteurs. La densité de la vie animale diminue rapidement lorsqu'elle s'écarte de la source énergétique primaire; les animaux constituant le stade des consommateurs, dépendent fondamentalement des producteurs, ceci étant essentiellement le cas des consommateurs primaires. On peut encore donner comme exemple le fait que dans les mers ou dans les lacs, comparativement aux étangs ou aux cours d'eau, par suite de la profondeur plus grande dans le premier cas, il y a moins de végétation près des rives, l'ancrage des végétaux ne pouvant se réaliser.

### *C. Caractères du pédomilieu forestier.*

Le sol constitue, au point de vue biologique, un milieu présentant des conditions de vie très particulières. Le biotope type de la faune endogée est le sol forestier et plus précisément ses horizons superficiels, riches en matière organique et où s'effectue la transformation des matériaux organiques en éléments minéraux et en substances complexes intervenant dans la composition de l'humus.

LAWRENCE [1953] montre les relations existant entre les différents milieux biosphériques et compare notamment les conditions régnant dans le biotope endogé avec celles du milieu marin et du milieu épigé.

Comparant les conditions prévalant dans les grottes et les cavernes avec celles rencontrées dans le sol forestier, on observe :

- dans le sol, une grande richesse en matière organique qui constitue des sources énergétiques abondantes pour les pédobiocénoses; dans les grottes, la nourriture est limitée et les populations animales réduites;
- dans le sol, luminosité très réduite; dans les grottes, obscurité totale;
- dans les deux cas, agitation de l'air nulle ou réduite à des phénomènes de microconvection turbulente; humidité proche de la saturation;
- fluctuations faibles de la température et de l'humidité dans les sols; fluctuations pratiquement nulles dans les biotopes souterrains;
- dans le sol, l'état structural permet le déplacement des organismes tout en le limitant et assure le drainage (capacité en eau du sol) et

l'aération (capacité en air du sol); dans les grottes, la liberté de mouvement est très grande;

— à l'exception des Bactéries, les grottes se caractérisent par l'absence de végétaux.

Si nous examinons les conditions d'existence dans des habitats terrestres épigés (plaines, steppes, savanes, jachères, déserts, etc.), nous trouvons parallèlement :

— des sources énergétiques faibles (parfois abondantes), essentiellement dépendantes de fluctuations saisonnières;

— une humidité atmosphérique réduite, inférieure à 50 % en général;

— un éclaircissement maximal;

— une agitation de l'air extrême;

— des écarts de température et d'humidité maximaux;

— une liberté de mouvement illimitée.

Le pédobiotope est le milieu de contact entre les trois constituants : *sol, végétation, atmosphère*. Les conditions caractéristiques du pédobiotope résultent en effet des interactions entre les constituants non vivants du sol, la couverture végétale et le microclimat.

On peut schématiser le pédobiotope par la figure 1 (p. 24).

On observe tout d'abord les quatre constituants non vivants du sol :

— la matière organique (source d'énergie primaire);

— la matière minérale;

— l'air;

— l'eau.

Dans l'intérieur du rectangle entouré par un large trait sont schématisées les principales fonctions métaboliques qui se déroulent dans le sol grâce aux organismes vivants qui s'y trouvent.

A l'extérieur de ce rectangle figurent les relations entre le pédomilieu et le milieu extérieur avec lequel il est en équilibre. Le pédobiotope n'est pas une entité indépendante, il est lié fonctionnellement au restant de la biosphère qui l'entoure, dont il reçoit des influences et vis-à-vis de laquelle il exerce à son tour une série d'actions.

Les éléments de la surface du sol (macroclimat, végétation, faune), comme les éléments sous-jacents (roche mère, substratum géologique), doivent être pris en considération, principalement les premiers.

D'autres facteurs vont également intervenir, le relief (topographie) qui peut influencer le climat, et surtout le temps dont le rôle est fondamental si l'on se place dans une perspective évolutive (pédogenèse); le sol peut être en effet le résultat d'une longue évolution; un laps de temps considérable peut s'écouler avant que ne soit atteint le stade de climax.



Dans la description générale des conditions régnant dans le pédo-biotope, nous considérons le cas d'un sol forestier arrivé à un certain stade d'évolution. Nous examinons les conditions à un moment donné du temps et non au début d'une succession. Nous examinerons successivement les quatre points suivants :

- Microclimat :
  - obscurité,
  - température,
  - humidité,
  - agitation de l'air,
  - uniformité des conditions d'existence.
- Abri.
- Liberté de mouvement.
- Source d'énergie.

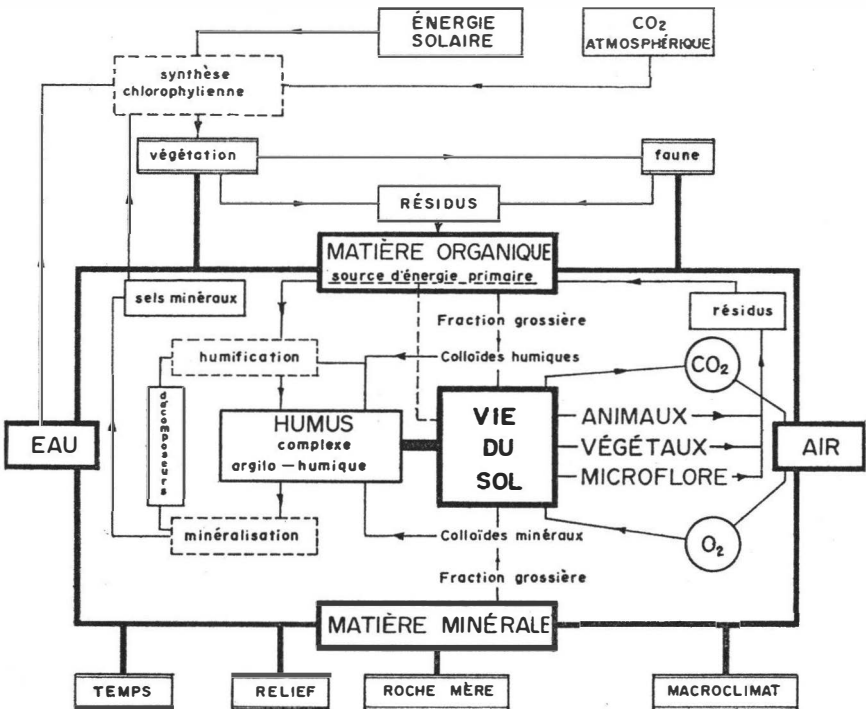


Fig. 1 — Représentation schématique de la structure de la biocénose globale.

## 1. Climat.

### a. Climat régional ou macroclimat.

Les observations rapportées dans cette étude ont été recueillies dans des conditions climatiques très contrastées : climat équatorial d'une part, climat tempéré froid d'autre part.

— Yangambi (0° 49' N; 24° 29' E; altitude : 470 m) (Province de Kisan-gani, République démocratique du Congo).

Le climat de Yangambi appartient au type équatorial continental (type Af de KÖPPEN; classe B de THORNTWHAITE), caractérisé par une température annuelle moyenne de 24,6 °C (maximum : 29,6 °C; minimum : 19,6 °C). Les précipitations atteignent 1 875 mm, tandis que l'insolation correspond à 1972 h, soit à 45 % de l'insolation possible [BERNARD, 1945].

— Québec (Province de Québec, Canada).

Suivant la classification des climats de KÖPPEN, le climat du Québec appartient à la classe D des climats boréaux; la région de Québec est plus précisément caractérisée par un climat Dfb où f indique l'absence de saison sèche et b, une température moyenne mensuelle supérieure à 10 °C (59 °F), pendant quatre mois de l'année.

VILLENEUVE [1948] qualifie le climat de la région de Québec de tempéré-continental. Suivant LAPLANTE [1962], la pluviosité moyenne annuelle s'élève, pour Québec, à 1 020 mm et la température moyenne annuelle à 4 °C; ces chiffres constituent la moyenne de 72 années d'observation.

Les données climatiques générales, recueillies à la station météorologique de Saint-Romuald (46° 46' N; 71° 13' O), située à peu de distance du biotope de Saint-Henri, sont, pour 1965, les suivantes :

- température moyenne annuelle . . . . . 4,01 °C;
- température moyenne des maximums . . . . . 8,75 °C;
- température moyenne des minimums . . . . . —0,88 °C;
- précipitations (pluie) . . . . . 898,5 mm;
- précipitations (neige) . . . . . 2 975,0 mm<sup>1</sup>;
- précipitations (total) . . . . . 1 196,0 mm;
- nombre de jours avec précipitations de neige . . . . . 72.

La température moyenne, enregistrée à 15 cm au-dessus du sol, pendant les mois de juillet et d'août 1964, est de l'ordre de 16 °C, pour le biotope à humus mor (Château-Richer) et de 18 °C, pour le biotope à humus moder (Saint-Henri) (voir tableau I, p. 29).

---

1. A diviser par 10 pour obtenir l'équivalent en pluie, soit 297,5 mm.

b. *Microclimat.*

Le biotope endogé, habitat de l'édaphon, possède un microclimat (« insect climate ») qui résulte de la modification des facteurs extérieurs par le sol et le couvert végétal. Dans ce milieu confiné, le microclimat est une conséquence de ce que DE BACKER [1951] appelle le rôle critique des surfaces et des couvertures.

Les surfaces sont celles qui séparent l'air atmosphérique du sol ou du complexe végétal. Les structures superficielles ont une influence sur la circulation de l'air dont dépendent le rythme des températures et la distribution de la vapeur d'eau.

Les couvertures sont les litières de feuilles mortes et de débris divers ainsi que les associations végétales. Ces couvertures immobilisent, en tout ou en partie, les couches d'air voisines du sol proprement dit.

Par suite de cette immobilisation de l'air, la couverture est assez mauvaise conductrice de la chaleur, le coefficient de conductibilité thermique de l'air immobile étant très faible. Le microclimat, ainsi conditionné, se caractérise par les facteurs décrits ci-après.

(1) Obscurité.

Un autre facteur qui caractérise le microclimat du sol est l'obscurité presque totale qui y règne.

La végétation joue à l'égard de la radiation un rôle d'écran qui peut être important. Dans le biotope endogé forestier règne une obscurité quasi totale.

Nous donnons ci-dessous des valeurs de l'éclairement relatif et du rayonnement solaire global pour les deux types forestiers principaux de Yangambi.

Milieux	Éclairement relatif <sup>1</sup> (%)		Rayonnement solaire global <sup>2</sup>
	Matin	Après-midi	(%)
Parasoleraie . . . . .	—	—	18,00
Forêt à <i>Scorodophloeus</i> . . .	1,05	0,65	2,60
Forêt à <i>Brachystegia</i> . . . .	0,61	0,69	2,50

Adaptation. — Les animaux endogés se sont adaptés à cette obscurité.

1. Valeurs obtenues, à 1 m du sol, à l'aide de cellules photo-électriques [GERMAIN et ÉVRARD, 1956].

2. Ces données nous ont été obligeamment communiquées par M. M. FRÈRE, ancien Assistant de la Division de Climatologie de l'I.N.É.A.C.

La plupart, dépourvus d'organes visuels, sont aveugles. Dans certains groupes, Collemboles par exemple, on trouvera des formes oculées en surface et aveugles en profondeur.

En revanche, ce sont les perceptions tactiles et olfactives qui prédominent; les poils sensoriels et autres organes apparentés jouent à cet égard un rôle considérable.

Le manque de lumière retentit également sur la coloration des animaux qui sont dépigmentés ou de coloration sombre.

## (2) Température.

### (a) *Effet de la couverture végétale.*

La température est une conséquence de la quantité d'énergie lumineuse reçue. Différents éléments interviennent dans l'abaissement de température produit par la couverture végétale : l'ombrage, le ralentissement de la circulation de l'air, la modification de la tension de vapeur d'eau.

Ces effets sont encore plus nettement marqués dans la litière et les horizons superficiels du sol. Le gradient de température, à l'intérieur d'un groupement végétal, dépend de plusieurs facteurs : type de végétation (feuillage horizontal ou érigé), stratification, hauteur et densité du peuplement, exposition au vent. Plus généralement, la protection assurée par la végétation et la surface du sol se marque par un effet tampon vis-à-vis des fluctuations des facteurs climatiques.

### (b) *Température du sol.*

La valeur absolue de la température dans le sol est moins importante pour la faune que sa relative stabilité. En forêt tropicale dense, la température de l'air au niveau du sol tend à s'uniformiser; dans les premiers horizons du sol, les variations thermiques sont encore moins marquées. Entre l'effet tampon considérable du couvert forestier et son absence quasi totale en sol nu, se situent toute une série d'intermédiaires suivant le degré de réduction de la couverture végétale. Différents caractères du sol interviennent encore ici, à savoir : structure, texture, composition, couleur et taux d'humidité.

Nous reprenons ici quelques-unes des données de GERMAIN et ÉVRARD [1956] relatives au microclimat de la forêt primaire à *Brachystegia laurentii* et de la forêt secondaire à *Scorodophloeus zenkeri* de Yangambi.

Au niveau de la litière, il y a peu de différence entre les températures des deux types de forêt :

	Température minimale (°C)	Température maximale (°C)
Forêt à <i>Brachystegia laurentii</i> . . . . .	22,0	24,2
Forêt à <i>Scorodophloeus zenkeri</i> . . . . .	21,8	24,3

L'importance de la litière dans le maintien d'un microclimat caractérisé par une grande uniformité thermique apparaît clairement si l'on examine l'amplitude journalière de la température :

Niveau	Station de référence (° C)	Forêt à <i>Brachystegia</i> (°C)	Forêt à <i>Scorodophloeus</i> (°C)
1,70 m . . . . .	10,6	6,0	6,6
0,15 m . . . . .	—	4,9	5,5
Sous la litière . . . . .	—	2,2	2,5

On peut encore illustrer l'effet de la litière par les chiffres suivants :

Niveau	Sol nu	Couverture de <i>Stylosanthes gracilis</i>
1,50 m . . . . .	27,1 °C	26,7 °C
2 cm de profondeur.	30,0 °C	24-25 °C

Pour les autres biotopes, les températures mesurées sous la litière, lors des prises d'échantillons, valent, en moyenne (°C) :

Forêt à <i>Brachystegia</i>	21,9
Culture améliorante de <i>Brachiaria</i>	23,0
Culture améliorante de <i>Setaria</i>	23,0
Culture améliorante de <i>Stylosanthes</i>	23,4
Parasoleraie plantée	22,5
Peuplement artificiel à <i>Alchornea</i>	22,5
Vieille prairie	25,5

Nous donnons dans le tableau I, à titre de comparaison, les températures minimales, maximales et moyennes (en °C) enregistrées à 15 cm au-dessus du sol, pendant les mois de juillet et d'août 1964 dans les biotopes de Château-Richer et de Saint-Henri, dans la région de Québec.

Nous sommes donc en présence de milieux au climat extrêmement contrasté. Compte tenu de l'influence de la température sur le métabolisme des organismes poikilothermes (voir chapitre VII), on peut s'attendre à ce que le climat constitue un facteur fondamental dans le dynamisme des pédobiocénoses. Nous montrerons cela plus loin en comparant le flux d'énergie dérivé en forêt équatoriale où la température est élevée toute l'année, stimulant l'activité biologique, et en forêt tempérée froide où les processus biologiques endogés sont au contraire freinés et arrêtés pendant une grande partie de l'année.

*Effet de la neige sur la température du sol.* — FRANKLIN [1919, in DE BACKER, 1951] a montré que lorsque la température de l'air au-dessus d'une couche de neige de 10 cm variait de + 15 °C à — 46 °C, la

TABLEAU I

*Températures minimales, maximales et moyennes en (°C)  
enregistrées à 15 cm au-dessus du sol, pendant juillet et août 1964  
dans les biotopes de Château-Richer et de Saint-Henri.*

Dates 1964	Château-Richer			Saint-Henri		
	min.	max.	moy.	min.	max.	moy.
Juillet 17	20,1	24,5	22,3	—	—	—
18	20,1	27,8	24,0	20,1	28,9	24,5
19	16,7	18,4	17,6	20,1	22,8	21,5
20	8,3	20,1	14,2	12,1	23,3	17,8
21	12,2	20,1	16,2	16,1	22,8	19,5
22	15,6	25,0	20,3	19,0	25,6	22,3
23	12,2	16,7	14,5	15,0	16,7	15,9
24	11,1	20,1	15,6	12,8	21,1	17,0
25	11,1	25,0	18,1	12,2	24,5	18,4
26	11,7	23,9	17,8	13,4	24,5	19,0
27	14,5	25,0	20,0	17,8	23,3	20,5
28	13,9	25,6	20,0	17,3	27,3	22,3
29	17,8	20,1	19,0	19,0	27,8	23,4
30	11,1	19,0	15,1	12,2	18,4	15,3
31	6,6	19,0	12,8	9,4	20,1	15,0
Moyenne	13,5	22,0	17,8	15,5	23,4	19,5
Août 1	8,3	21,1	14,7	9,4	23,3	16,4
2	11,1	18,4	15,0	15,0	20,6	17,8
3	7,8	21,1	14,5	11,1	21,7	16,4
4	8,9	20,6	15,0	10,6	23,3	17,0
5	12,8	15,6	14,2	15,6	19,5	17,5
6	10,0	16,7	13,4	12,8	19,0	15,9
7	6,6	21,1	13,9	10,0	23,3	16,7
8	12,8	19,0	15,9	17,3	22,2	20,0
9	8,9	11,1	10,0	12,2	13,4	12,8
10	7,2	16,7	12,0	11,7	19,5	15,6
11	—	—	—	13,4	23,9	18,7
Moyenne	9,4	18,1	13,9	12,7	20,9	16,8
Moyenne juillet et août	11,9	20,5	16,2	14,2	22,3	18,3

température superficielle du sol protégé restait continuellement à 0 °C. GESLIN [1941] énonce la loi « quand l'épaisseur de la couche de neige augmente en progression arithmétique, l'épaisseur du sol gelé diminue en progression géométrique ».

### (3) Humidité du sol.

*Humidité et protection du sol.* — Le couvert végétal et plus encore les horizons superficiels du sol, riches en matériaux organiques, maintiennent dans le biotope endogé une atmosphère saturée d'humidité.

Nous donnons, ci-dessous, pour les forêts à *Brachystegia* et à *Scorodophloeus*, les valeurs du déficit de saturation, de l'humidité relative et de l'évaporation, mesurées à 1,50 m de hauteur [GERMAIN et ÉVRARD, *op. cit.*] :

	Forêt à <i>Brachystegia</i>	Forêt à <i>Scorodophloeus</i>	Station de référence (à l'air libre)
Humidité relative (%) . . .	83,7	71,0	56,8
Déficit de saturation (mb) .	5,6	11,0	19,5
Évaporation mensuelle (mm/ cm <sup>2</sup> ) . . . . .	14,5	16,5	80,0

Si la protection du sol est efficace, les faibles variations de température et l'immobilité de l'air freinent l'évaporation du substrat. Les échanges gazeux et l'évaporation sont d'autant plus intenses que le réchauffement du sol est plus élevé.

L'humidité du sol constitue un facteur dominant dans l'écologie des organismes terricoles, généralement très sensibles à ses variations. Un taux d'humidité élevé est nécessaire pour assurer la survie d'organismes à respiration cutanée, particulièrement exposés à l'évaporation du milieu liquide interne.

Le microclimat forestier, et tout spécialement le microclimat du biotope endogé forestier, crée des conditions favorables à la conservation de l'eau.

*Microfaune subaquatique.* — Afin d'illustrer l'importance du taux d'humidité du sol, nous donnons dans le tableau II des résultats d'analyses de microfaune subaquatique de différents biotopes équatoriaux.

Les résultats du tableau II peuvent être mis en relation avec les taux d'humidité relevés dans ces divers milieux. Les taux d'humidité, en pour cent du poids humide, oscillent pour les biotopes forestiers entre 15 et 25 %; pour les jachères on obtient des valeurs de 25 à 35 %, tandis que le troisième groupe atteint 10 à 20 %.

Mentionnons, à titre de comparaison, les densités de Rotifères obtenues par divers auteurs : 67 000/m<sup>2</sup>, dans l'humus brut [STÖCKLI, 1950], 65 000/m<sup>2</sup>, entre 2 et 6 cm, dans une forêt de *Picea excelsa* avec sous-

TABLEAU II

Densité de la microfaune subaquatique dans divers biotopes équatoriaux.

	Rotifères		Nématodes		Tardigrades		Biomasse totale (g/m <sup>2</sup> )
	Nombre	Biomasse <sup>1</sup> (mg/m <sup>2</sup> )	Nombre	Biomasse <sup>2</sup> (g/m <sup>2</sup> )	Nombre	Biomasse <sup>1</sup> (mg/m <sup>2</sup> )	
Forêt à <i>Scorodophloeus zenkeri</i> . . . .	196 000	98	1 900 000	5,0	—	—	5,098
Forêt à <i>Brachystegia laurentii</i> . . . .	77 200	39	1 500 000	4,0	38 000	19	4,058
Prairie pâturée . . . . .	51 000	26	1 500 000	4,0	27 400	14	4,040
Jachère à <i>Brachiaria emini</i> . . . . .	450 000	225	2 540 000	6,7	23 750	12	6,937
Jachère à <i>Setaria sphacelata</i> . . . . .	125 000	63	2 625 000	6,9	62 500	31	6,994
Culture de <i>Stylosanthes gracilis</i> . . . .	37 750	18	940 000	2,5	46 400	23	2,541
Fourré à <i>Alchornea cordifolia</i> . . . . .	68 500	34	240 000	0,6	66 500	33	0,667
Parasoleraie à <i>Musanga cecropioides</i> .	205 500	103	960 000	2,5	—	—	2,603

1. La biomasse a été calculée d'après les données de VOLZ [1954].

2. Biomasse calculée d'après les données de OVERGAARD [1949].



végétation, dans les Alpes autrichiennes [FRANZ, 1950], 55 000/m<sup>2</sup>, sous la litière d'une Hêtraie et 117 000/m<sup>2</sup>, sous la litière d'une Chênaie mélangée [VOLZ, 1951].

D'après VOLZ [1954], 200 000 Rotifères Bdelloïdes pèsent approximativement 100 mg; leur biomasse varierait, suivant ce même auteur, de 0,1 à 0,3 g/m<sup>2</sup>. Appliquant ces données aux résultats obtenus (voir tableau II), on obtient pour le milieu le plus riche, la jachère à *Brachiarria*, une biomasse de 225 mg/m<sup>2</sup>.

Les densités de Tardigrades sont relativement faibles; les biotopes étudiés ici ne constituent pas les milieux les plus favorables à ce groupe animal qui fréquente de préférence les Lichens, les Briophytes, les gazons serrés ou les litières feuillues où l'eau se conserve longtemps. Ils requièrent de plus des alternances de périodes humides et sèches.

Afin de comparer nos chiffres avec ceux de différents auteurs, nous donnons le tableau III, emprunté en grande partie à PETERS [1955].

TABLEAU III

*Densité des populations de Nématodes.*

Milieu	Millions/m <sup>2</sup>	Auteur
Prairies (Chine) . . . . .	0,2	BROWN, 1929
Terre arable (U.S.A.) . . . . .	0,25	THORNE, 1927
Terre arable (Chine) . . . . .	0,5 - 1,5	BROWN, 1929
Terres alluviales (U.S.A.) . . . . .	0,75	COBB, 1915
Landes (Danemark). . . . .	0,8 - 1,3	OVERGAARD - NIELSEN, 1949
Humus brut (Danemark) . . . . .	2,4 - 2,7	idem
Prairie (Danemark) . . . . .	> 20	idem
Forêts (Congo). . . . .	1,5 - 1,9	MALDAGUE, 1959
Jachères à Graminées (Congo) . . . . .	2,5	idem
Cultures arbustives (Congo) . . . . .	0,95	idem
Forêt caducifoliée . . . . .	6,0	STÖCKLI, 1952
Forêt . . . . .	7,9 - 8,0	FRANZ, 1959
Sol forestier (Angleterre) . . . . .	1,5 dans le 1 <sup>er</sup> cm, plusieurs millions dans le 2 <sup>e</sup> cm	CAPSTICK, <i>in</i> NEF [1957]

On sait que les Nématodes affectionnent les biotopes abondamment pourvus de racines; ceci est particulièrement le cas des jachères, et c'est là en effet que l'on trouve les densités de Nématodes les plus élevées.

Nous donnons p. 38, le taux d'humidité des horizons superficiels de quelques biotopes en pour cent du poids sec.

Notons le degré d'humidité très élevé des échantillons provenant de la forêt riveraine et la forte humidité édaphique de la culture de *Brachiaria*. L'humidité édaphique dépend de la teneur en matière organique du sol et de sa protection. C'est ainsi que les taux les plus bas s'observent dans les milieux où la protection du sol est médiocre et la richesse en matière organique faible. C'est le cas, par exemple, des sols sous culture de *Lilanda*.

L'appréciation du taux d'humidité des échantillons est indispensable pour comprendre et interpréter les résultats d'analyses de la mésofaune. Le taux d'humidité, mis en relation avec la force de rétention de l'eau dans le sol, reflète un ensemble de facteurs qui conditionnent le bilan hydrique du milieu. Il est difficile de dissocier l'action de la matière organique et de la texture sur l'état de l'eau du sol. Le sable grossier retient, à l'humidité équivalente, quelques pour cent d'eau, alors qu'un sol argileux peut en retenir 40 % et même plus; d'autre part, la matière organique peut retenir nettement plus d'eau que l'argile.

La présence de matière organique, à grand pouvoir de rétention de l'eau, tamponne les variations du pF. La pente de la courbe pF-humidité est plus faible en effet pour un sol argileux ou organique que pour un sol sableux; il en résulte que, pour une variation donnée du taux d'humidité, les modifications du pF sont moins marquées dans le premier cas que dans le second. On voit par là que la présence de matière organique dans le milieu endogé contribue à fournir de l'eau aux organismes et à augmenter par conséquent la constance de l'environnement.

D'autre part, l'atmosphère du sol est saturée en vapeur d'eau même lorsque les valeurs de pF dépassent le point de flétrissement. Ce fait est important à observer pour les organismes endogés qui requièrent des conditions de sténhygrobiose. Sauf en cas de forte sécheresse, survenant dans des sols très sableux, l'humidité atmosphérique des micro-milieux endogés est toujours proche de la saturation.

Adaptation à un taux d'humidité élevé. — Respiration cutanée.

Il résulte du taux élevé de vapeur d'eau existant dans l'atmosphère du sol une conséquence physiologique importante.

Dans cette atmosphère très humide, beaucoup d'organismes vont pouvoir utiliser le mode de respiration cutanée. C'est le cas notamment des Oligochètes, Collembolés, etc.

La respiration cutanée se caractérise par la pénétration de l'oxygène par diffusion, à travers le tégument, suivant un gradient de pression; deux conditions essentielles sont requises par ce type de respiration : un tégument très mince et maintenu humide.

Sans un taux élevé de vapeur d'eau dans l'air ambiant, les animaux à respiration cutanée vivant dans le sol périraient par dessiccation et, de fait, beaucoup d'animaux endogés meurent rapidement lorsqu'on les place dans les conditions de l'extérieur.

Variation du taux d'humidité. — Migrations.

La faune du sol, comme d'ailleurs la microflore, est très sensible aux variations du taux d'humidité du sol; cette caractéristique est mise à profit dans les appareils utilisés pour extraire les animaux du sol (appareil de Berlese-Tullgren).

Les organismes terricoles peuvent remédier, dans une certaine mesure, à des conditions hydriques défavorables par des migrations verticales et ce, en recherchant en profondeur une plus forte humidité lorsque les horizons superficiels ont subi une certaine dessiccation. Dans d'autres cas, l'élévation du niveau de la nappe phréatique ou des inondations de longue durée empêchent les échanges gazeux et rendent impossible la vie des organismes.

Dans une étude sur les migrations des Oribatides de petite taille, LEBRUN [1964] conclut que ces animaux ne subissent pas de véritables migrations; lorsque le microclimat défavorable accroît la mortalité, il se produit, par le fait même, une fragmentation de la distribution horizontale des Oribatides de petite taille. Cette répartition en noyaux résulte de l'hétérogénéité du sol provoquant des îlots de survie à densité fort élevée par rapport aux endroits moins protégés; cette dilution en noyaux ne trouve pas son origine dans un instinct grégaire; l'éparpillement de la population simule le résultat d'une migration.

#### (4) Agitation de l'air.

*Effet de la couverture végétale.* — Les couvertures végétales ont pour effet de réduire considérablement la vitesse du vent à la surface du sol.

Il est intéressant de comparer [GEIGER, 1927, *in* DE BACKER, 1951] au point de vue de la ventilation interne, les couvertures végétales à feuillage horizontal (parterre de fleurs) et à feuillage hérissé (graminées). Dans la première couverture, la circulation de l'air est assez aisée, horizontalement entre les tiges; dans la deuxième, la circulation est encore possible suivant la verticale, mais elle est très entravée horizontalement. Il en résulte des faciès de température très différents qui trouvent leur explication dans la différence des modes de convection calorifique par microturbulence.

Sous un couvert de graminées, seul le sommet des tiges est mis en mouvement par le vent.

Le calme régnant à l'intérieur d'une strate est un fait de grande importance en ce qui concerne le microclimat; il influence la conductibilité thermique, l'évaporation et le taux d'humidité du substrat.

Le vent est donc freiné par la végétation; dans la forêt ombrophile de Panama, la vitesse du vent est réduite de 0,4 % [ALLEE, 1926].

*Effet du sol.* — En forêt la couche d'air est quasi immobile, près du sol. A ce niveau et dans les horizons superficiels du sol, la circulation de l'air est réduite à une convection turbulente. Dans la nature, l'air est animé de petits mouvements irréguliers et les phénomènes actifs de transport résultent des migrations de petites masses d'air. C'est la turbulence atmosphérique [DE BACKER, 1951].

#### (5) Uniformité des conditions d'existence.

Par suite de la double protection due au couvert (strates végétales) d'une part, et au sol, d'autre part, le microclimat endogé présente beaucoup moins de variations que le macroclimat ou même que le microclimat forestier. Ceci est vrai pour la température, l'humidité, la radiation, l'agitation de l'air et la source d'énergie.

On dit que ce milieu est tamponné, les extrêmes y sont considérablement atténués. Le biotope endogé forestier est isolé des milieux épigés par de véritables barrières.

On peut se référer à titre d'exemple au tableau VII qui montre l'influence sur la faune de la protection ou de l'isolement des milieux.

Dans les sols tempérés, les fluctuations saisonnières de la température influencent en ordre principal le comportement des Oribatides, comme le montre une étude de la phénologie de populations d'Oribatides dans le sol forestier en Moyenne-Belgique [LEBRUN, 1964]; dans une chênaie à charmes, les optimums spécifiques, en litière, se produisent surtout au cours des phases vernale et estivale; en revanche, dans l'humus, la majorité des espèces connaissent leur plein essor de population en automne, une minorité seulement pendant la phase prévernale. Dans les humus équatoriaux, ce sont les fluctuations du taux d'humidité édaphique ainsi que l'effet des périodes de sécheresse qui sont principalement responsables des variations de densité [MEYER et MALDAGUE, 1957].

Nous avons insisté sur le microclimat du milieu endogé pour mettre en lumière son importance vis-à-vis de l'édaphon; celle-ci est très grande pour les sols tropicaux où les écarts microclimatiques observés entre différents modes de protection du sol sont considérables. « Toute variation microclimatique oblige l'édaphon à se protéger par migration ou à périr sur place... La brusque diminution de peuplement qui suit toute opération culturale d'un sol est due à la destruction de l'espace vital d'une quantité de petits organismes » [DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1951].

## 2. Abri.

Le pédobiotopie constitue un milieu abrité.

Les organismes endogés (animaux et microorganismes) sont protégés de deux façons différentes :

### a. *Protection par la végétation.*

Les organismes endogés sont protégés par les différentes strates végétales qui recouvrent la surface du sol. Cette protection est avant tout d'ordre climatique. Le macroclimat est modifié par la végétation épigée, d'où résultent des conditions microclimatiques particulières.

### b. *Protection par le sol proprement dit.*

Les organismes endogés sont protégés plus directement par le sol lui-même et notamment par les horizons organiques (L, F, H) qui en constituent la partie supérieure (horizon Ao).

Cette protection présente des aspects microclimatiques (microclimat endogé) et physiques.

Le sol est un milieu poreux permettant la circulation de l'air (capacité en air, macropores) et la circulation de l'eau (capacité en eau, micropores).

Les micropores et les macropores du sol, les galeries creusées par les animaux fouisseurs ou résultant de la décomposition de racines, les crevasses et interstices divers sont autant de micromilieus servant de support mécanique et d'abri aux populations terricoles.

A ce titre la porosité du sol est favorable à la faune, sa compacité défavorable. La composition de l'atmosphère du sol dépend de sa porosité. Dans certains cas, la compacité peut jouer le rôle de facteur limitant en ce qui concerne les populations animales endogées, c'est ce que nous avons constaté dans le cas d'une prairie où la compacité du sol suite au pâturage limitait le développement de la faune terricole (23 000 organismes/m<sup>2</sup> contre 77 000 pour une culture de *Stylosanthes gracilis*).

Un grand nombre de micromilieus endogés résultent d'ailleurs de l'activité même des organismes terricoles; c'est le cas de galeries résultant de la décomposition de racines ou de radicelles; c'est le cas aussi de l'ameublissement comme résultat du foussement des animaux (Annélides, Myriapodes, Termites, larves d'Insectes, etc.).

La structure est favorable aux populations du sol; elle résulte également, dans une large mesure, de l'activité même des populations animales. Ceci est un des aspects de ce que nous avons appelé l'*auto-amélioration des conditions édaphiques* [MALDAGUE, 1959].

On peut donc synthétiser la protection physique dont bénéficient les organismes endogés en précisant qu'elle résulte :

— de la nature de la couverture végétale et des caractéristiques propres du sol;

— de l'activité de la faune elle-même.

La teneur en CO<sub>2</sub> est plus élevée dans l'atmosphère du sol qu'à l'air libre.

Nous avons obtenu les valeurs suivantes pour la respiration du sol en place, suivant la méthode de KOEPF [MALDAGUE et HILGER, 1963] :

- Forêt à *Gilbertiodendron dewevrei* (à Bengamisa) 635,8 mg CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/h
- Forêt à *Brachystegia laurentii* (à Yangambi) 488,75 mg CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/h
- Forêt à *Scorodophloeus zenkeri* (à Yangambi) 475,25 mg CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/h
- Forêt insulaire (île Esali, fleuve Congo) 517,00 mg CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/h

### 3. Liberté de mouvement.

Nous avons vu, d'une façon générale, que le sol jouait un rôle d'abri vis-à-vis de la faune et de la microflore.

Tous les horizons du profil ne sont pas également favorables aux organismes du sol. Ce sont les horizons superficiels qui offrent les conditions d'existence les plus appropriées pour des raisons à la fois d'ordre microclimatique et physique; ces dernières sont prédominantes pour certains groupes d'animaux non fouisseurs.

Les horizons du sol qui retiennent principalement l'attention comme micromilieus sont les horizons superficiels, soit les horizons A et tout spécialement l'horizon A<sub>0</sub>, avec ses trois niveaux bien distincts : L, F, H. D'une façon générale, ces horizons sont riches en matière organique et peuvent se mériter l'appellation d'horizons holorganiques. Au total, le pédobiotop présente un état structural permettant le déplacement des organismes, l'aération et le drainage.

La localisation de la faune et de la microflore dans les horizons supérieurs du sol est une conséquence non seulement de la porosité plus grande, mais également de la teneur élevée en matière organique et de la meilleure aération (pression partielle d'oxygène plus élevée dans ces horizons); c'est à ce niveau que se trouvent en abondance les substances alimentaires indispensables au métabolisme de la microflore et de la faune; c'est là conséquemment que se déroulent les activités des populations endogées et que s'effectuent les transformations biochimiques caractérisant le cycle de la matière.

Seule, une mince couche du sol peut être habitée; dans les conditions de Yangambi cet horizon est réduit à quelques centimètres (1 à 3) : 80 à 85 % des constituants de la mésofaune sont confinés dans un horizon n'excédant pas 2,5 cm [MEYER et MALDAGUE, 1957]. Il s'agit de l'horizon F, fort réduit, et d'une partie de l'horizon H sous-jacent.

Dans les sols tempérés, l'horizon humique fréquenté par les animaux peut atteindre dans le cas d'humus de type mor une épaisseur de 20 à 30 cm. Le biotope endogé correspond à l'horizon d'accumulation de

matière organique plus ou moins décomposée (A<sub>00</sub>, A<sub>0</sub>) ainsi qu'en partie, à l'horizon sous-jacent. Cette couche présente une structure peu cohérente, meuble, et compte un grand nombre d'espaces et de pores qui permettent la circulation des organismes, des gaz et de l'eau. De grandes différences existent entre les divers types d'humus, comme nous le verrons plus loin.

D'une façon générale, la porosité du sol comprend deux domaines : la microporosité ou porosité capillaire qui retient l'eau après ressuyage et la macroporosité ou porosité non capillaire. La limite entre ces deux fractions du volume des pores du sol (micropores et macropores) se situe à 8  $\mu$  [POCHON et DE BARJAC, 1958].

Les macropores, après le ressuyage des pluies, sont occupés par l'air; leur volume représente la capacité en air du sol.

D'autre part, SEKERA [1941, 1943] distingue, parmi les lacunes du sol, de grandes lacunes de plus de 30  $\mu$ , dont la fonction est d'aérer le sol et qui permettent aux organismes et aux racines de respirer, des lacunes moyennes de 3 à 30  $\mu$  qui assurent la régulation hydrique et, enfin, de petites lacunes d'un diamètre inférieur à 3  $\mu$  qui retiennent l'eau du sol et constituent, en période de sécheresse, une réserve hydrique pour les organismes. La propagation de la chaleur dans le sol est d'autant moins rapide que le pourcentage de pores est plus élevé. L'atmosphère du sol se caractérise par un enrichissement en anhydrique carbonique et un appauvrissement en oxygène. Les organismes de la pédofaune ont un grand besoin d'oxygène. C'est une des raisons pour lesquelles on ne trouve pas d'organismes à grande profondeur. KUPKA et SCHAEFFENBERG [1947] ont montré que les animaux qui vivent en profondeur dans le sol résistent bien à l'anhydride carbonique et ont des besoins en oxygène assez faibles. Les organismes animaux exercent une influence sur la structure, l'aération et le drainage du sol.

Nous reprenons ci-dessous, à titre d'exemple, le poids spécifique apparent du sol en place (D'), la porosité (P, en %), le taux de matière organique (M, en %) et le taux d'humidité (H, en %) pour les horizons superficiels (0-2 cm) de quelques-uns des biotopes équatoriaux étudiés [MALDAGUE, 1961] :

	D'	P	M	H
Forêt à <i>Lanea welwitschii</i> . . . . .	0,42	79,7	35,5	95,6
Culture de <i>Brachiaria emini</i> . . . . .	0,66	70,4	24,8	44,3
Culture de <i>Stylosanthes gracilis</i> . . . . .	0,80	67,2	10,4	20,4
Forêt à <i>Scorodophloeus zenkeri</i> . . . . .	0,87	64,0	11,9	27,6
Forêt à <i>Brachystegia laurentii</i> . . . . .	0,96	61,3	8,3	28,3
Parasolaie âgée . . . . .	1,13	54,4	7,9	20,8
Parasolaie jeune . . . . .	1,39	53,5	< 3,0	4,3
Jachère à <i>Setaria</i> sur sable . . . . .	1,62	37,7	< 3,0	13,3
Culture sur sable . . . . .	1,76	32,3	< 3,0	9,2

Mentionnons à titre d'information les densités apparentes moyennes obtenues par MANIL *et al.* [1963] dans les hêtraies ardennaises :

0,7 à 1,2 pour les horizons hémorganiques A<sub>1</sub>,

1,1 à 1,3 pour les horizons minéraux supérieurs,

1,2 à 1,5 pour les horizons minéraux inférieurs jusqu'à la profondeur de 0,50 m.

Exiguïté. — Le sol examiné sous l'angle de la locomotion des animaux est un milieu exigu où l'espace, contrairement à ce qui est le cas dans le milieu épigé, fait défaut. En effet, sans être nécessairement compact, le biotope endogé n'offre pas un espace illimité comme c'est le cas des milieux terrestres épigés ou des milieux aquatiques. Il en résulte que la liberté de mouvement dans le sol est limitée. Il faut faire ici une distinction entre :

— les animaux non fouisseurs incapables de se creuser leurs propres milieux et dépendants des espaces naturels; entrent dans cette catégorie les petites formes animales du sol constituant la microfaune subaquatique et une grande part de la mésofaune, dont la taille est généralement inférieure à 1 mm;

— les animaux fouisseurs qui par leur activité créent leurs propres milieux. Ces animaux, de plus grande taille, appartiennent à la macrofaune du sol où l'on groupe notamment les Oligochètes, les Myriapodes, les Insectes ptérygotes et leurs larves. Ils assurent leur locomotion dans le sol grâce au fouissement et assument en même temps un rôle agrologique important. C'est ainsi que certains Macrotermitinae comme *Bellicositermes bellicosus* vont puiser en profondeur (plusieurs mètres) l'argile destinée à l'édification de leur nid. Les espaces du sol sont d'autant plus restreints que la profondeur augmente. Il en résulte une raréfaction de la vie animale et microbienne comme le montrent les chiffres du tableau IV (p. 40) [MEYER et MALDAGUE, 1957], pour la forêt à *Scorodophloeus zenkeri* de Yangambi.

Adaptation à l'exiguïté.

(a) Locomotion et taille.

Dans le cas des animaux non fouisseurs, l'exiguïté du pédobiotope aura deux conséquences :

— l'une sur la locomotion : les animaux endogés se déplacent peu et sont de petite taille. BERTHET [1964, a] a étudié la mobilité d'*Oribatides* marqués à l'aide de traceurs radioactifs (Ir<sup>192</sup>, Sc<sup>46</sup>, Ce<sup>144</sup>). Le déplacement moyen de *Steganacarus magnus* NIC., au cours de dix-huit jours, était de 4,11 cm/jour; il était de 1,7 cm/jour pour *Nothrus palustris*. Pour *S. magnus*, la vitesse de déplacement, au cours de l'été, est en corrélation avec le taux d'humidité de la litière; au cours de l'hiver,



TABLEAU IV

*Distribution verticale des Bactéries, Moisissures et Arthropodes dans la forêt à Scorodophloeus zenkeri (Yangambi).*

Profondeur (cm)	Moisissures (/g)	Bactéries (milliers/g)	Arthropodes (m <sup>2</sup> )
Litière	109 000	11 200	—
0-2,5	58 000	1 230	41 900
-5,0	—	—	5 700
7,5	—	—	2 500
10,0	15 000	660	670
15,0	—	—	100
20,0	9 200	570	—
40,0	8 200	175	—
60,0	1 000	70	—
80,0	1 200	41	—

l'activité des Oribatides est considérablement réduite. Les Oribatides sont susceptibles de parcourir un trajet relativement important; suivant BERTHET [1964, b], en 24 h, un *Steganacarus magnus* peut se déplacer de plus de 20 cm, un *Xenillus tegeocranus*, de plus de 40 cm; ces trajets étant mesurés en ligne droite, il faut admettre qu'en réalité les déplacements doivent être plus longs;

— l'autre sur la taille; parmi les animaux non fousseurs, la petitesse de la taille est la règle générale; la taille sera d'autant plus restreinte que les espaces libres seront réduits, donc que la profondeur sera plus grande; on considère non seulement ici la taille du corps mais encore celles des appendices (pattes, antennes, etc.). Dans ce groupe, les pattes sont de dimensions médiocres permettant le déplacement dans les espaces restreints. Notons également un fréquent aplatissement dorso-ventral à mettre en relation avec le phénomène de thigmotaxie.

#### (b) Protection.

Pour se protéger dans leurs déplacements dans le sol, les animaux endogés présentent des adaptations protectrices contre les chocs, le frottement des particules minérales, etc.

Beaucoup d'Acariens, d'Insectes, de Myriapodes, d'Isopodes sont enveloppés d'un bouclier protecteur très résistant. Les Termites qui

puisent leurs matériaux de construction parfois à grande profondeur ont une capsule céphalique particulièrement bien scléritisée. Certains Oribates peuvent se replier sur eux-mêmes de façon à se mettre complètement à l'abri (cas des *Ptyctima*); d'autres replient leurs pattes derrière des ptéromorphes (*Galumnidae*).

Les Oligochètes ont résolu le problème de leur protection d'une façon autre en sécrétant, à la surface de leur tégument, une couche de mucus. Celle-ci, tout en assurant une protection physique, joue également un rôle dans leur respiration, contribuant à maintenir l'épiderme humide, facilitant de cette façon la diffusion de l'oxygène vers l'intérieur du corps.

(c) Recherche de conditions favorables. Thigmotaxie.

On peut également considérer comme un mode de protection (protection prémonitrice) le grand degré de développement des organes des sens tactiles (poils sensoriels, sensilli, organes pseudostigmatiques, trichobothries, etc.) qui caractérise généralement les animaux endogés. Ils permettent à ces animaux la recherche de conditions favorables.

Une conséquence de l'existence en milieu confiné est la thigmotaxie élevée que l'on rencontre chez beaucoup d'animaux endogés. C'est le cas des Oligochètes qui sont capables, grâce au fousissement, de se déplacer dans un milieu où les dimensions des pores sont relativement faibles.

Il existe cependant dans le sol des organismes plus délicats, moins armés, aux pattes longues, voire très longues, comme c'est le cas des Opilions; ce sont alors des animaux inféodés aux horizons les plus superficiels et à la litière où les espaces libres sont très abondants; les Opilions se rencontrent même fréquemment à la surface du sol.

Cette adaptation à l'espace libre est également très nette dans le cas des Collemboles et des Acariens.

Dans les horizons superficiels (grande porosité au niveau de la litière), on remarque des Collemboles caractérisés par une grande taille, des ocelles, un tégument pigmenté, un organe de saut (furca) bien développé.

Dans les horizons plus profonds (réduction de la porosité et de la matière organique), leurs caractères seront respectivement : une forme plus allongée et une taille plus petite, l'absence d'ocelles ou de taches oculaires, la dépigmentation (coloration blanchâtre), la furca réduite ou absente.

Les adaptations morphologiques des Collemboles en fonction de la profondeur et des modifications que l'augmentation de celle-ci entraîne dans les conditions structurales du pédobiotope, ont fait l'objet de recherches de ALVARADO et SELGA [1961]. Ces auteurs figurent un « gradient » de réduction progressive des organes visuels, de la pigmentation et de la furca allant de pair avec la complexité croissante de

l'organe postantennaire; celui-ci n'existe pas chez les Collembolés supérieurs tandis qu'on le trouve chez les Poduromorphes; chez les Entomobryomorphes fréquentant les horizons supérieurs, on trouve un organe de saut très développé, absent chez beaucoup de Poduromorphes.

En ce qui concerne la taille, on voit que les Néélides, qui sont les plus petits des Collembolés (0,25 mm environ), sont des formes de profondeur tandis que les plus grands (maximum 7 à 8 mm), appartenant notamment aux *Entomobryidae*, fréquentent les horizons supérieurs.

#### 4. Source d'énergie.

Le pédobiotope se caractérise par une grande richesse en matière organique.

La matière organique, morte ou vivante, a une importance majeure dans l'établissement des biocénoses endogées. La totalité de la méso-faune dépend des débris (végétaux, animaux ou microbiens) et de l'humus qui en provient. Le rôle des racines, en tant qu'apport de matière organique, ne doit pas non plus être sous-estimé; les racines peuvent, dans certains cas, constituer une part relativement importante de la matière organique du sol.

Nous donnons ci-après, pour quelques espèces (sur sol Y<sub>2</sub>)<sup>1</sup>, l'évaluation pondérale (poids sec en t/ha) de l'enracinement [LAUDELOUT, GERMAIN et KESLER, 1954].

Pour une forêt lourde, BEIRNAERT [1941] estime à 36 t/ha le poids sec des racines d'un diamètre inférieur à 6 cm, et à 200-400 t/ha, le poids des racines qui dépassent 6 centimètres.

	Production totale (t)	Poids des racines (t)	Age (mois)
<i>Setaria sphacelata</i>			
Jachère. . . . .	27,2	3,0	47
Pâturage . . . . .	13,0	1,0	42
<i>Brachiaria emini</i>			
Jachère. . . . .	28,6	2,0	43
Pâturage . . . . .	16,3	1,7	42
<i>Stylosanthes gracilis</i>			
Jachère. . . . .	25,5	1,7	23

La matière organique doit être considérée non seulement en tant que source d'énergie primaire pour les biocénoses animales et micro-

1. Sol sablonno-argileux de la série Yakonde ; 20 à 30 % d'argile ; couleur tendant vers l'ocre-jaune (7,5 YR 6/4).

biennes, mais encore pour l'importance qu'elle a, d'une part, sur le microclimat du sol où elle accentue tous les effets tampons dus à la couverture végétale et au sol lui-même et, d'autre part, dans l'amélioration de certaines conditions ambiantes, comme la structure et la capacité de rétention en eau.

La richesse du sol en matière organique est une caractéristique importante du milieu; dans les habitats épigés, les sources alimentaires sont généralement moins abondantes et sujettes à des fluctuations saisonnières.

La matière organique du sol est le point de départ des chaînes trophiques et plus précisément de la voie endogée du cycle de la matière; l'immense majorité des organismes du sol, qu'ils appartiennent à la microflore ou à la faune, sont des hétérotrophes.

Il faut souligner la distinction qu'il y a entre éléments nutritifs et énergie. L'utilisation des éléments nutritifs est indéfinie ou presque car elle a lieu en chaîne, un élément assimilé par un organisme pouvant passer par une série d'autres organismes (phytophages, saprophages, prédateurs, etc.) qui se consomment mutuellement. L'utilisation de l'énergie est, au contraire, limitée, car une fois dissipée par un organisme et transformée en chaleur, elle est perdue pour tous les autres. Il s'ensuit que le renouvellement du stock énergétique dans le sol doit être constamment assuré. On voit ainsi que s'il existe un cycle de la matière, il ne peut y avoir de cycle de l'énergie. Il en résulte que le groupe des « consommateurs » est sous la dépendance de celui des « producteurs » (végétaux autotrophes), celui-ci étant seul capable de réactiver la matière.

Nous reviendrons plus loin sur la question de la matière organique du sol pour montrer notamment que sa quantité peut être mise en relation avec le dynamisme biologique global du milieu.

#### D. *Formation et colonisation du pédomilieu.*

Examinons à présent les facteurs dont l'intervention détermine la formation du biotope endogé et sa colonisation par les animaux du sol (fig. 2, p. 44). Nous séparons, à dessein, les différentes phases bien qu'il existe entre elles un chevauchement plus ou moins considérable.

(a) Le sol peut être considéré initialement comme une entité physico-chimique qui s'enrichit, par suite de l'activité photosynthétique des végétaux autotrophes, d'une quantité de matière organique qui lui confère les propriétés biotiques indispensables au déroulement de l'activité d'organismes hétérotrophes.

(b) Simultanément le développement des végétaux (organismes pionniers) permet l'altération des roches [JACKS, 1953; ERHART, 1956].

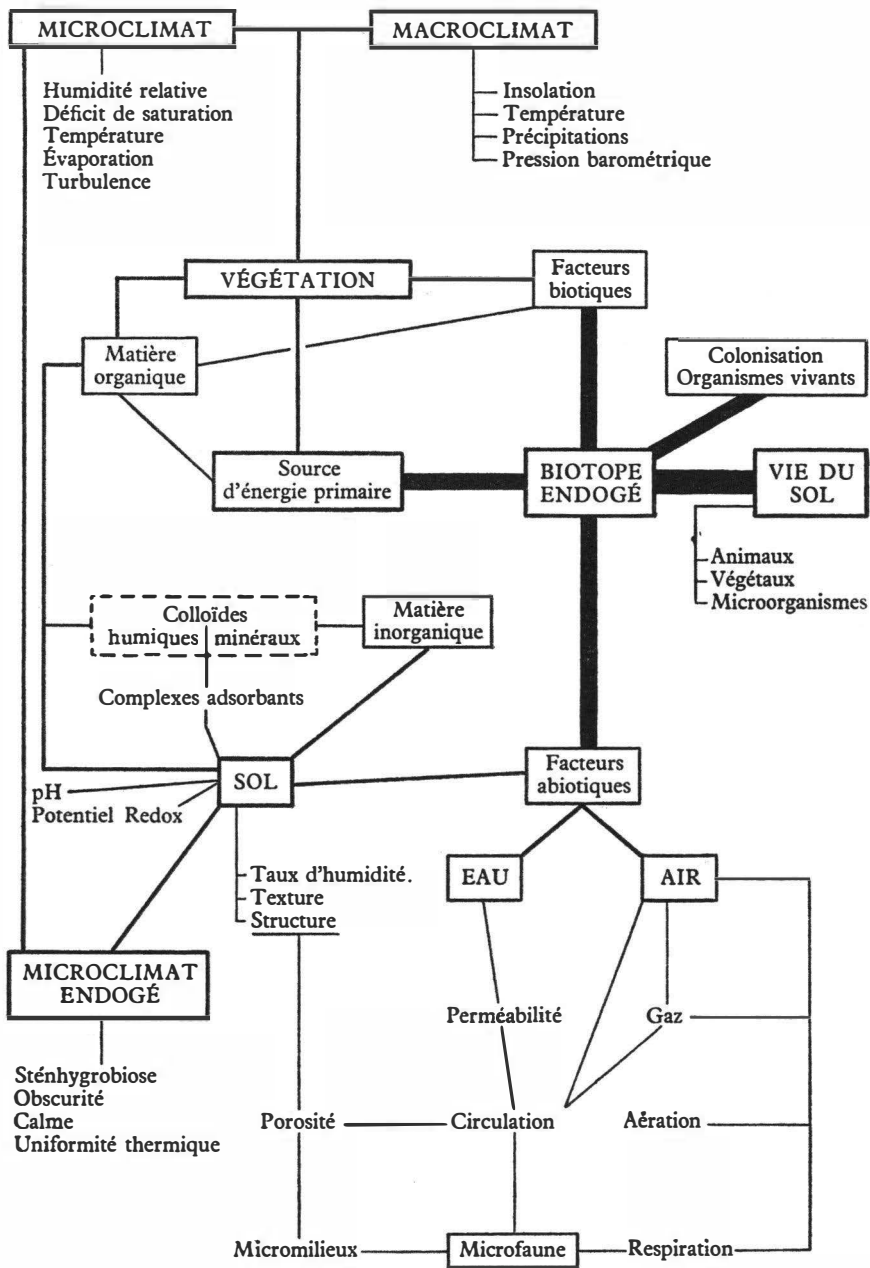


Fig. 2 — Facteurs qui conditionnent le développement d'organismes dans le sol.

La hauteur, le développement, le rythme saisonnier des végétaux produisent des modifications du climat général, ou macroclimat, et induisent des conditions particulières qui déterminent le microclimat de la station; on peut, de plus, considérer l'influence des débris végétaux et des couches superficielles du sol qui modifient ce microclimat pour en faire un microclimat endogé. Les caractères topographiques particuliers du milieu contribuent également à conditionner ce microclimat. Réciproquement, la végétation subit les influences du climat et du sol.

(c) Le substrat, devenu un complexe organo-minéral, constitue, à ce stade, un milieu biotique non vivant dans lequel peuvent s'installer une foule d'organismes. La matière organique joue en quelque sorte le rôle de trait d'union entre le monde minéral et le monde vivant.

(d) Une étape reste à parcourir avant que l'équilibre ne soit réalisé, celle de la colonisation des milieux, au cours de laquelle s'installeront des organismes appartenant aux groupes très variés de la microflore et de la faune.

La colonisation du milieu par la faune est fonction de la présence des organismes à proximité du milieu (importance des causes historiques dans la distribution des organismes [CHAUVIN, 1951; JOVET, 1951; MACFADYEN, 1957; DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1951]) ainsi que de leur pouvoir d'indigénation (importance des exigences écologiques et des besoins des organismes). Les organismes s'établissent dans un biotope dans la mesure où ils y trouvent des conditions de vie compatibles avec leurs exigences écologiques.

(e) Le dynamisme de la biocénose qui s'établit en équilibre avec le milieu peut être fort variable.

### **Problème de la colonisation du milieu.**

Le problème peut se concrétiser par cette question de CHAUVIN [1951] : « Comment s'établit la population d'une luzernière située dans une zone où la luzerne n'a pas poussé depuis des années? Les envahisseurs arrivent-ils par air ou à travers le sol? ». Le problème, transposé dans les conditions des sols tropicaux, peut être envisagé de façon analogue : Comment s'établissent les biocénoses terricoles dans un sol abandonné à la jachère après plusieurs années de culture? Comment la colonisation du milieu se réalise-t-elle si celui-ci est très éloigné de la forêt? L'importance de la colonisation du milieu peut se poser avec acuité lorsque de grandes superficies sont défrichées. Elle découle directement de l'appauvrissement faunique qui succède à la rupture des conditions d'équilibre. L'occupation d'un biotope, qui offre des conditions physico-chimiques, microclimatiques et biotiques adéquates, dépend de la proximité d'un centre de dispersion, au départ duquel peut

s'effectuer la dissémination des espèces, ainsi que du pouvoir d'indigénéation de celles-ci. Les différentes modalités de colonisation, l'influence des facteurs extérieurs sur les conditions d'installation d'organismes constituent autant de problèmes qui présentent un intérêt accru dans les régions tropicales.

« Pour que des groupements végétaux se réalisent, il faut... un substratum et des plantes. On oublie trop souvent cette évidence : le facteur histoire conditionne donc tous les autres » [JOVET, 1951].

A de rudes conditions stationnelles, correspondent des ensembles végétaux unistrates, assez souvent monospécifiques, au moins pour une certaine étendue. La végétation installée en premier lieu modifie le sol et le microclimat, les espèces deviennent plus nombreuses, la végétation se complique, puis se stabilise à nouveau : c'est un autre groupement qui lui aussi se modifiera et sera remplacé par un autre. Des relations s'établissent entre les phytocénoses, les zoocénoses et les pédobiocénoses.

Au cours d'observations sur la succession animale dans une zone nue primaire des Dolomites, comprise entre 2 500 et 2 600 m d'altitude, MARCUZZI [1956] a pu mettre clairement en évidence que les Collemboles semblent les plus favorisés (par rapport aux Acariens notamment) dans la colonisation du milieu; ils ne souffrent pas trop de la vive illumination et la préfèrent même dans certains cas; ils n'ont pas besoin de beaucoup de sol; ils ont un aliment suffisant : le pollen et n'ont vraisemblablement pas de rivaux dans la lutte pour l'existence.

Dans le problème de la colonisation des milieux par les organismes terricoles, on trouve une application de la première loi biocénotique fondamentale de THIENEMANN (voir p. 73); cette loi qui lie la diversité et la richesse des biocénoses à la diversité des biotopes devrait guider lors des choix des modalités d'ouverture des champs dans le cadre des méthodes agricoles indigènes. L'importance de la colonisation du milieu découle de l'appauvrissement faunique qui succède à la rupture des conditions d'équilibre : l'occupation d'un biotope dépend de la proximité d'un centre de dispersion au départ duquel peut s'effectuer la dissémination des espèces ainsi que du pouvoir d'indigénéation de celles-ci. Ceci pose d'importants problèmes de conservation du sol, car il n'est pas indifférent que l'établissement du champ se fasse après abattage de la forêt ou d'une jachère constituant déjà un milieu appauvri. Il n'est pas de même indifférent que la recolonisation faunique s'effectue au départ de centres de dispersion constitués de bandes forestières ou de jachères d'âge variable; dans le deuxième cas, le milieu se trouverait entraîné, plus rapidement, vers des stades de dégradation progressive tant des caractéristiques biotiques qu'abiotiques du sol. Un terrain remis en culture après une jachère ne représente plus ses potentialités initiales. De tels cycles successifs constituent une série régressive, puisque, à chaque révolution, le niveau initial se trouve un peu plus bas.

## CHAPITRE II

### Structure de la biocénose endogée.

#### A. *Équilibre climat-sol-facteurs biotiques.*

Les différents éléments qui interviennent dans la formation d'une biocénose présentent une hiérarchie qui s'établit comme suit [GAUSSEN, 1951] : (1) milieu climatique, (2) milieu édaphique, (3) groupement végétal, (4) groupement animal. Ces éléments ne sont pas indépendants mais agissent mutuellement les uns sur les autres.

#### 1. Position du composant faune dans la hiérarchie des facteurs.

De cette hiérarchie des facteurs qui interviennent dans la constitution des habitats, on peut conclure qu'il faut donner à la végétation et à la flore la préséance sur la faune. C'est en effet parmi les végétaux que l'on trouve les organismes autotrophes pionniers. La faune, hétérotrophe, est fondamentalement dépendante des végétaux tant pour l'abri (apport de débris : micromilieus) et la protection (microclimat) qu'ils lui ménagent que pour l'énergie potentielle qu'ils représentent. Il en résulte que la faune subit les modifications induites dans le milieu par la végétation et en porte la marque, alors que l'inverse se présente plus rarement.

La faune, par sa position dans la hiérarchie des facteurs, se révèle comme un facteur intégrateur qui subit les actions, les influences de tous les autres facteurs dominants. Par le jeu des différents facteurs et particulièrement sous l'influence des modifications de la végétation, la faune, et spécialement la mésofaune endogée, subit des perturbations plus ou moins profondes; ses variations quantitatives et qualitatives sont une réaction, une réponse aux stimuli engendrés par les autres constituants.

On possède par conséquent avec la faune un outil précieux, un indicateur sensible, situé au carrefour où se rencontrent les influences du microclimat, du milieu édaphique et du groupement végétal. Le comportement des biocénoses terricoles est la résultante du jeu global des facteurs de l'habitat. « C'est ainsi qu'apparaît le caractère éminemment synthétique de l'écologie qui, dans le cadre des sciences biologiques, ambitionne de remonter des effets vers les causes... » [LEBRUN, 1955].



## 2. Ruptures d'équilibre.

Les quatre facteurs : climat, sol, végétation, faune, sont interdépendants et contribuent à former des complexes écologiques ou des habitats, constituant des équilibres essentiellement dynamiques qui évoluent en fonction du temps. Toute variation d'un constituant de l'équilibre influence les autres constituants et réciproquement. Une modification en chaîne se produit; l'ensemble de l'habitat n'est, de ce fait, jamais stationnaire.

Les modifications ou ruptures de ces équilibres peuvent, suivant leurs causes et la nature de l'évolution qu'elles entraînent, se rattacher à deux groupes distincts. Dans le cadre de la paléocécologie, d'une part, cet équilibre a été modifié à plusieurs reprises au cours des millénaires à la suite de modifications lentes du climat qui ont amené des alternances de phytocénoses et de zoocénoses. Les causes de ces évolutions se rattachent à la paléoclimatologie et leurs conséquences se déroulent dans le temps, à l'échelle géologique.

Nous avons, d'autre part, les modifications de portée plus limitée, plus brutales, le plus souvent d'origine anthropique, et à évolution rapide, dont l'Afrique notamment est chaque jour le théâtre. C'est ce dernier aspect qui est envisagé plus loin.

Il est plus que jamais urgent de se préoccuper de la conservation des équilibres naturels; il y a une impérieuse nécessité à analyser et à approfondir les mécanismes de la fertilité naturelle afin d'en mesurer toute l'importance.

Il est raisonnable de penser que lorsqu'on aura pénétré les processus biologiques qui constituent la trame des équilibres naturels et qui assurent leur perpétuation, les comprenant mieux, il sera plus facile de faire admettre les mesures de sauvegarde et de conservation qui s'imposent. C'est en quelque sorte une course de vitesse qui se joue entre l'augmentation des besoins de la population humaine et l'emprise croissante de l'Homme sur les milieux naturels d'une part et les études de base qui permettront de dicter la voie d'une utilisation rationnelle des ressources naturelles d'autre part.

Nous montrerons plus loin combien grand est le rôle des animaux du sol dans l'équilibre et l'économie de la Nature, combien la fertilité naturelle d'immenses superficies du Globe est directement dépendante de leur activité. Nous verrons que quelques chaînons du cycle de la matière sont la responsabilité quasi exclusive des animaux terricoles; pour que ces actions puissent s'effectuer, il faut que les conditions du milieu répondent aux exigences de ces organismes. Toute rupture d'équilibre porte atteinte aux populations endogées et compromet le déroulement normal des différentes étapes du cycle de la matière.

Considérées sous un angle fonctionnel, les activités des animaux du sol contribuent à la conservation des équilibres naturels.

Sur le plan du dynamisme biologique, on peut remarquer que les milieux naturels, les équilibres primitifs spécialement, telle qu'une forêt primaire, par exemple, représentent un complexe doué d'organisation.

Dans un tel milieu, toutes les catégories d'organismes participent au cycle de la matière; de ces multiples activités résulte une accélération du cycle allant de pair avec une dissipation maximale d'énergie.

Au fur et à mesure que la dégradation d'un biotope progresse, on assiste à la disparition d'espèces et d'individus et par conséquent à une réduction de l'organisation de la biocénose; une régulation se produit, toutes les réactions du cycle s'adaptent aux nouvelles conditions, le flux d'énergie dissipée se trouve diminué.

On peut considérer la richesse faunistique d'un biotope, exprimée par la densité et la diversité des organismes ainsi que par l'intensité de la dérivation de l'énergie, comme un critère précis de son degré d'organisation, par conséquent de son dynamisme et de son équilibre.

La dégradation de l'équilibre naturel se concrétise par :

- un appauvrissement de la pédofaune,
- une réduction de l'organisation,
- une stabilité précaire,
- un indice de diversité faible,
- un ralentissement du cycle de la matière,
- une réduction de la dissipation de l'énergie,
- une réduction de la consommation globale d'oxygène.

ROMELL [1930] écrit : « BURGER [1922] with good reason, compares agricultural soil to an unorganized mass of building material, whereas the natural forest soil, with its definite stable organization, is like a house built from this material ».

## B. *Structure de la biocénose globale.*

Suivant GAUSSEN [*in* LEBRUN, 1955], une biocénose complète comprend quatre groupes d'organismes : (1) les végétaux autotrophes (éléments pionniers, les plus stables), (2) les végétaux hétérotrophes (Champignons) qui dépendent des premiers, (3) les animaux qui consomment des matières végétales fraîches ou décomposées et (4) les animaux carnivores.

Cette description correspond à la biocénose globale incluant les organismes participant aussi bien à la chaîne trophique épigée, qu'endogée.

Dans un souci de précision, MANIL [1959] distingue dans la biocénose globale, la phytocénose (élément végétal de la biocénose) et la zoocénose (élément animal), distinction généralement effectuée [LEBRUN,

1955], mais aussi la pédobiocénose. Dans le cadre de la biocénose globale, la pédobiocénose caractérise le biotope endogé, et ses constituants se rattachent principalement à la faune et à la microflore terricoles. Il faut remarquer en outre que la pédobiocénose renferme également une partie de la phytocénose, à savoir le système racinaire des végétaux dont les rôles, en relation avec la faune et la microflore, sont importants (effet rhizosphère, action biotique du métabolisme racinaire, apport de matière organique, etc. [BOULLARD et MOREAU, 1962]).

Au point de vue fonctionnel, THIENEMANN [1926, *in* DEBAUCHE, 1958] distingue également quatre catégories fondamentales d'éléments dans la biocénose globale. Ces catégories sont quelque peu différentes de celles considérées par GAUSSEN; viennent tout d'abord les producteurs ou végétaux autotrophes (catégorie I); ce sont ensuite les consommateurs qui se divisent en plusieurs catégories : les phytophages (catégorie II), les prédateurs et les parasites (catégorie III) et les saprophages (catégorie IV). Dans cette classification, les quatre catégories constituent deux groupes bien distincts par leur fonction : les *producteurs*, représentés uniquement par les végétaux autotrophes, capables d'opérer la synthèse de la matière organique, et les *consommateurs* qui, incapables d'opérer cette synthèse, doivent vivre aux dépens des premiers.

On peut, en réalité, dans un souci de clarté, distinguer dans la biocénose globale, non pas deux mais trois groupes principaux d'organismes; cette distinction supplémentaire a pour but de mettre clairement en évidence le rôle des saprophages, animaux et microbiens, dans le cadre de la biocénose globale. On distingue dès lors : (1) les *producteurs* (correspondant à la phytocénose) et (2) les *consommateurs* de divers ordres (correspondant à la zoocénose) — ces deux groupes caractérisent essentiellement la chaîne épigée —, et (3) les *décomposeurs* [LINDEMAN, 1942] qui sont inféodés au pédomilieu et qui participent à la chaîne trophique endogée. Ces décomposeurs endogés, correspondant à la pédobiocénose, sont bien entendu des consommateurs mais leurs fonctions les distinguent des autres consommateurs, en ce sens qu'ils contribuent à la productivité primaire du milieu, alors que les consommateurs épigés participent à sa productivité secondaire.

La figure 3 illustre schématiquement la structure de biocénose globale.

### C. *Rapports entre biotope et biocénose.*

Au début des recherches en Écologie, on établissait une barrière entre les organismes vivants et le milieu ambiant. On en est arrivé plus tard à considérer que l'ensemble de ces éléments constituait un cycle sans relations de cause à effet [LINDEMAN, 1942], où aucune limite nette

ne pouvait être tracée entre le vivant et le non vivant [ALLEE, 1934]. En réalité des liens d'interdépendance s'établissent entre biotope et biocénose et se traduisent par l'équilibre entre le climat, le sol et les facteurs biotiques; tandis que les facteurs du climat (modifié par la topographie) et du sol définissent le biotope, les éléments biotiques (végétaux, animaux, microorganismes) caractérisent la biocénose. La notion d'équilibre climat-sol-facteurs biotiques correspond au concept d'écosystème de TANSLEY [1935]; elle présente cependant, grâce à son caractère explicite, l'avantage d'éviter de restreindre la portée de cet équilibre au seul ensemble : sol-végétation, comme c'est souvent le cas lorsqu'on se sert du terme d'écosystème. Cette notion d'équilibre s'apparente d'autre part à l'équation fondamentale proposée par JENNY [1941] pour traduire le jeu des facteurs contribuant à la formation du sol.

Cette interdépendance entre biotope et biocénose est illustrée par les figures 1, 2 et 3.

### **1. Cycle de la matière et transferts d'énergie.**

Une phase essentielle du cycle de la matière étant spécifiquement liée aux activités des décomposeurs, il nous semble nécessaire non seulement de préciser cette phase, mais aussi de montrer quels sont, globalement, les rôles de la faune et de la microflore endogées ainsi que leurs interactions.

Il faut considérer simultanément l'évolution cyclique de la matière et les transferts de l'énergie à travers l'équilibre. Rappelons que s'il existe un cycle de la matière, il ne peut y avoir de cycle de l'énergie puisque, à chaque instant, celle-ci se dissipe en chaleur, ce qui va de pair avec une augmentation d'entropie (principe de la dégradation de l'énergie).

(1) L'existence même de l'équilibre climat-sol-facteurs biotiques dépend, en vertu du premier principe de la thermodynamique, de l'utilisation d'une source extérieure d'énergie : la radiation solaire. La plus grande partie de l'énergie solaire qui atteint la surface terrestre se dégrade en énergie thermique, irréversiblement perdue pour la biosphère. Suivant FOGG [1951], 1/8<sup>e</sup> seulement de l'énergie solaire utilisée par les végétaux chlorophylliens est transformée en composés organiques riches en énergie (glucides, lipides, protéines). Cette phase anabolique est le fait des organismes producteurs de la biocénose : Méta-phytes, Proto-phytes, Schizo-phytes (Bactéries phototrophes). La figure 3 schématise le cycle de la matière et les transferts d'énergie.

(2) A partir de cette source d'énergie primaire, les organismes consommateurs vont tirer l'énergie nécessaire à leur métabolisme; globalement, ils continuent le cycle au cours duquel l'énergie potentielle sera

progressivement dissipée. Les différentes catégories de consommateurs interviennent, suivant leur spécialisation, à des niveaux trophiques différents; ce sont tout d'abord les phytophages qui, compte tenu de leur situation vis-à-vis de la source d'énergie, peuvent être considérés comme des consommateurs primaires de la matière organique [JACOT, 1940]. Les prédateurs et les parasites, ensuite, tirent leur énergie des phytophages ou des saprophages.

(3) A leur mort, végétaux, animaux et microorganismes abandonnent des résidus dont l'accumulation forme la litière (*s. l.*) proprement dite. Les différents stades de transformation de cette matière organique sont le fait des organismes endogés, confinés aux horizons organiques du sol. On remarque, par conséquent, que les activités de la pédobiocénose ne concernent qu'une partie seulement du cycle de la matière. La chaîne trophique, restreinte ici essentiellement aux processus cataboliques, comprend une source d'énergie potentielle, la matière organique, une majorité de saprophages animaux et microbiens, une minorité de phytophages ainsi que des prédateurs et des parasites.

Considérant l'ensemble du cycle de la matière, on remarque qu'il y a en réalité, à partir des producteurs, deux voies par où l'énergie peut être canalisée, l'une, épigée (la chaîne trophique proprement dite), conduit au niveau trophique des phytophages, continuant la phase anabolique; l'autre, endogée, conduit aux processus cataboliques<sup>1</sup> propres aux pédobiocénoses (fig. 3). Des évaluations récentes de MACFADYEN [1962], établies pour un sol de prairie, montrent que la circulation de l'énergie, par cette dernière voie, est importante : les 4/7<sup>e</sup> de l'énergie totale absorbée par les végétaux photosynthétiques ne sont pas exploités avant leur mort; autrement dit, plus de la moitié de cette énergie attend, avant d'être utilisée, la partie du cycle où interviennent les saprophages endogés; la voie endogée (fig. 3) a de cette façon une importance plus considérable que la chaîne trophique épigée. A la lumière de ces considérations, il est clair que les idées classiques concernant les relations trophiques dans la biocénose, illustrées par la pyramide des nombres de ELTON [1927] constituent une vue très simplifiée de la réalité, puisque la chaîne trophique proprement dite (végétaux, phytophages, carnivores), dans le cas de la prairie qui nous sert d'exemple, concerne à peine la moitié de l'énergie canalisée dans la voie endogée.

Quelle que soit la voie suivie (épigée ou endogée), l'énergie chimique accumulée par les végétaux producteurs, passe par les niveaux successifs de consommateurs en se dégradant pour une plus ou moins grande part, en énergie thermique perdue pour le système, dont l'énergie interne

---

1. Si le résultat global est la minéralisation de la matière organique, il faut cependant considérer que l'étape d'humification comprend des processus anaboliques.

décroit par conséquent au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la source d'énergie primaire (végétaux photosynthétiques, dans le cas de la chaîne trophique épigée; matière organique morte dans le cas de la voie endogée).

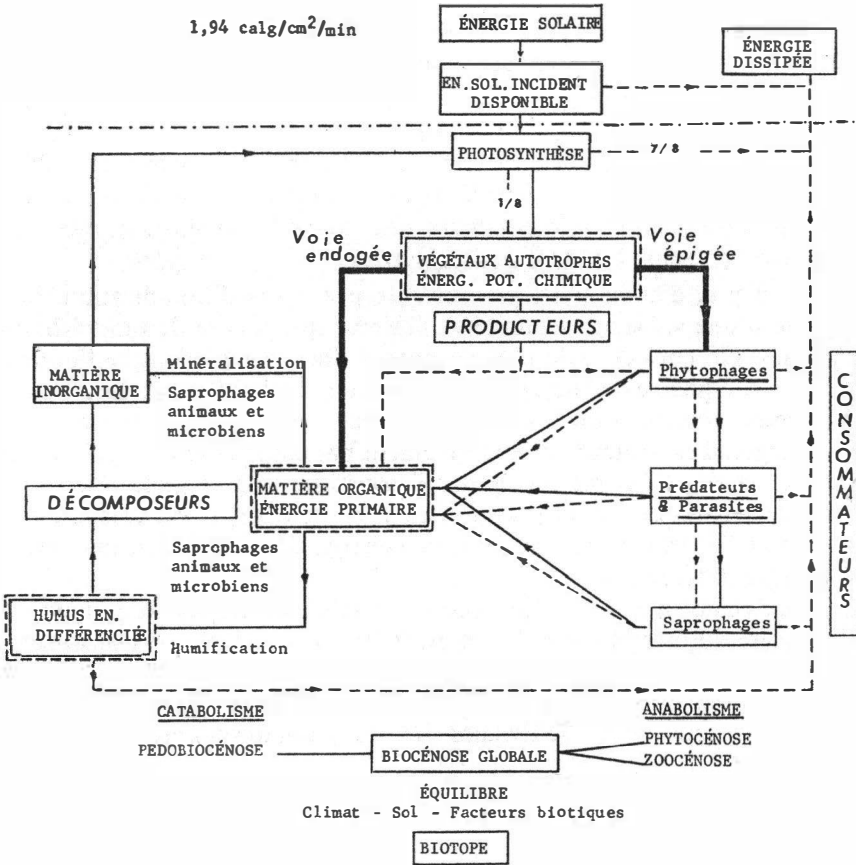


Fig. 3. — Structure de la biocénose. Schéma du cycle de la matière (—) et des transferts d'énergie(---). Le trait supérieur (----) indique la limite entre l'intérieur et l'extérieur de la biocénose.

Parmi les saprophages, les Bactéries hétérotrophes et les Champignons ont été généralement considérés comme le groupe le plus important. Cette opinion qui prévalait jusqu'à ces dernières années doit être de plus en plus reconsidérée depuis que les recherches en zoologie du sol ont montré le rôle important, direct et indirect, des animaux terri- coles dans la dégradation de la matière organique du sol. Nous montrons plus loin, à ce sujet, les rôles majeurs des Termites (p. 83) en

forêt équatoriale, et les Lumbricides dans l'humus mull de la forêt tempérée froide (p. 140).

MACFADYEN [1957] et d'autres estiment que dans beaucoup de biocénoses, les animaux se rapprochent, par leur activité, des Bactéries et des Champignons, s'apparentant à ces groupes par la libération d'énergie dont ils sont responsables.

(4) L'activité conjuguée des décomposeurs animaux et microbiens conduit à deux résultats apparemment contradictoires :

— on assiste, d'une part, par suite de processus de minéralisation (simplification moléculaire), à la dissipation de l'énergie potentielle des substances organiques et à la formation d'éléments minéraux solubles ou gazeux. Quant à la matière inorganique, résultant de ces processus, dépourvue d'énergie, elle entamera une nouvelle révolution grâce aux producteurs, seuls capables de la réactiver ;

— il y a, d'autre part, par suite de processus d'humification, formation d'une substance complexe, l'humus qui résulte de biosynthèses diverses. On considère de plus en plus, à l'heure actuelle, que l'humus est la conséquence de l'activité conjuguée de la microflore et de la faune. L'humus, une fois formé, ne constitue pas une substance inerte; riche en énergie, il est dégradé progressivement par combustion lente, libérant des gaz et des éléments minéraux; il constitue la principale réserve de matière organique du sol [POCHON et TCHAN, 1948] et ralentit la dissipation de l'énergie au niveau de la biosphère; il réalise en fait une forme d'énergie différenciée.

Le dynamisme de ces différentes activités biologiques, autrement dit l'intensité du métabolisme du sol, peut être très variable; la transformation de la litière évolue, en effet, à des vitesses très différentes suivant les conditions du milieu (type de climat et de sol), la nature des résidus (type de végétation) et de dynamisme des pédobiocénoses.

## **2. Relations entre animaux terricoles et biotope endogé.**

La répartition spatiale des animaux endogés ne se fait pas au hasard, mais est déterminée par des causes aussi nombreuses et variées que complexes. Les plus apparentes sont le climat, la recherche de nourriture, la compétition entre individus de la même espèce (pression intraspécifique) ou d'espèces différentes (pression interspécifique), mais il en est de moins évidentes qui, dans l'aire géographique de l'espèce, règlent la densité et la localisation des individus. C'est ainsi que la densité des animaux qui appartiennent à une même espèce ou à des espèces différentes n'est que rarement uniforme sur toute la surface de l'habitat. Des conditions microclimatiques ou trophiques peuvent localement provoquer une élévation de la densité. Une chute de la pression sélective peut aboutir au même résultat.

*Conditions primaires et secondaires.* — La répartition spatiale des animaux, comme celle des microorganismes, répond à un certain nombre de conditions, certaines plus apparentes (conditions primaires) que d'autres (conditions secondaires) [MALDAGUE, 1963].

Les conditions primaires qui doivent être satisfaites pour permettre l'établissement et le développement des organismes endogés sont d'ordre climatique, trophique et biotique (compétition intra- ou inter-spécifique). Parmi les conditions secondaires qui, dans l'aire géographique de l'espèce, déterminent la densité et la localisation des individus, citons les caractéristiques physiques (texture et structure du sol), chimiques et physico-chimiques (pH) du milieu.

### **3. Relation au sein de la biocénose endogée.**

Les espèces animales qui appartiennent à une même biocénose dépendent les unes des autres, mais d'une façon souvent indirecte, et surtout par les modifications qu'elles imposent au milieu. C'est le cas des organismes qui constituent les biocénoses terricoles : les différentes populations animales forment, en relation avec les constituants végétaux du milieu, une communauté au sein de laquelle s'établiront des chaînes de nourriture (« food chains »). L'ensemble de ces relations trophiques est un complexe auquel prennent part des animaux situés à différents niveaux. La décomposition de la matière organique, principale source alimentaire des organismes endogés, est progressive; elle passe par une série d'états caractérisés par des biocénoses différentes. Mais il est évident que dans le sol les stades coexistent, s'enchevêtrent et qu'il est difficile de suivre cette succession de biocénoses. L'appréciation exacte des rapports alimentaires dans une biocénose exige donc une connaissance précise des besoins des diverses espèces.

Les rapports trophiques sont loin d'être les seules dépendances réciproques à considérer dans les biocénoses; le rejet de produits du métabolisme modifie le milieu et influe sur les individus des diverses espèces, en influençant leur reproduction ou leur longévité, ou même en les éliminant. Dans les relations de dépendance à l'intérieur d'une biocénose (principalement entre espèces différentes), ce sont essentiellement les influences gênantes et contradictoires, du type de la concurrence, qui déterminent la régulation; les influences favorables n'apparaissent guère que de façon subordonnée, comme nuançant le résultat [PRENANT, 1951].

Il est évident que des biocénoses indiscutables (comme, par exemple, les biocénoses terricoles), où la population atteint une densité très élevée, ont certains des caractères attribués aux rassemblements. L'augmentation de la densité peut provenir, soit d'une localisation étroite de l'aliment (cas du biotope endogé), soit de l'intervention de facteurs



physico-chimiques qui déclenchent des taxies. Ainsi c'est une chimio-taxie qui appelle, sur un même cadavre, les légions successives de nécrophages; la foule précède alors la biocénose [GRASSE, 1951].

Si l'on compare la biocénose à la société, on peut remarquer que de même que les biocénoses atteignent des degrés de plus ou moins grande complexité, les sociétés vont du simple groupe sans organisation à la ruche ou à la termitière, où règnent l'ordre et l'équilibre les plus rigoureux, et à l'état hiérarchisé des troupes ou des clans de Vertébrés. Mais, si complexe que soit la biocénose, elle n'acquiert jamais un caractère social, car l'interattraction ou l'appétition sociale manque entre ses membres. Qui dit social dit aussi mobilité, relation sensorielle et interattraction. Lorsque ces critères ne sont pas réunis, le groupement cesse d'être social et tombe soit au rang d'une foule, soit d'une biocénose [GRASSE, *op. cit.*].

### CHAPITRE III

## Rôle écologique de la mésofaune du sol en tant qu'indicateur des conditions du milieu.

### A. Vue d'ensemble.

La mésofaune est considérée sous cet angle comme un réactif sensible des conditions du milieu.

Le faciès faunique qui caractérise un milieu déterminé peut être considéré comme la résultante, à un moment donné, de l'ensemble des facteurs de ce milieu; ceux-ci étant en perpétuel changement, l'équilibre observé n'est jamais statique, il présente, au contraire, un dynamisme complexe.

Nous avons mis en évidence, dans une étude antérieure également publiée par l'I.N.É.A.C. [MALDAGUE, 1961], le rôle de la pédofaune en tant qu'indicateur des conditions du milieu. Nous avons comparé à cet effet les populations de Microarthropodes dans un grand nombre de biotopes aux conditions contrastées comprenant des forêts [forêt à *Brachystegia laurentii* (DE WILD.) LOUIS ex HOYLE, forêt à *Scorodophloeus zenkeri* HARMS, forêt à *Lannea welwitschii* (HIERN) ENGL. et à *Pseudospondias microcarpa* (A. RICH.) ENGL.], des cultures améliorantes [de *Brachiara emini* (MEZ) ROBYNS, de *Setaria sphacelata* STAPP et HUBBARD, de *Stylosanthes gracilis* H.B.K.], des peuplements artificiels arborescents ou arbustifs [peuplement monospécifique à *Alchornea*

*cordifolia* MUELL. ARG, plantations de caféiers à *Coffea canephora* PIERRE, parasoleraies à *Musanga cecropioides* R. BR.], des jachères forestières d'âges croissants, des biotopes pauvres tels que des cultures sur sable.

La couverture végétale, en induisant des conditions microclimatiques et en procurant des sources d'énergie aux organismes de la pédobiocénose, affecte le déroulement des phénomènes biologiques dans le sol. Les variations du couvert se traduisent par des modifications dans les compositions quantitative et qualitative des populations animales et microbiennes du sol.

Les densités générales obtenues par mètre carré dans les divers groupes de biotopes sont les suivantes :

- Biotopes équatoriaux :
  - biotopes forestiers : 67 120;
  - cultures améliorantes : 88 112;
  - formations arbustives artificielles : 50 069;
  - biotopes divers pauvres : 21 660;
  - champs cultivés, Lilanda : 13 422;
- Biotopes tempérés froids :
  - humus mor, Château-Richer : 90 000;
  - humus moder, St-Henri : 121 000;
  - humus mull, St-Joachim : 22 000.

Les forêts constituent les biotopes les mieux tamponnés vis-à-vis des fluctuations des facteurs climatiques; elles présentent l'isolement le plus grand à tel point que certains auteurs utilisent l'expression d'« îles terrestres » pour qualifier les biotopes endogés forestiers. Entre le microclimat endogé forestier et celui du sol de cultures, où le couvert est pratiquement inexistant, se situent, à des niveaux divers, les microclimats des autres biotopes. La distribution de la mésofaune totale (ft), en fonction des conditions microclimatiques, fait ressortir une nette relation entre le climat d'un biotope et sa population. Dans les biotopes, où le couvert végétal est très réduit, la faune endogée est très appauvrie, plus encore qualitativement que quantitativement. Les forêts (ft moyenne : 67 120/m<sup>2</sup>), où les conditions microclimatiques sont optimales, possèdent la mésofaune la plus riche. Entre ces deux extrêmes s'échelonnent tous les autres biotopes.

### B. Relation entre la mésofaune et les conditions du milieu.

Le microclimat apparaît donc comme un élément fondamental, traçant les limites au-delà desquelles la vie du sol est freinée, voire impossible; en-deça de ces limites, en l'absence de tout facteur limitant, les

organismes trouvent des conditions plus ou moins voisines de leur optimum, compatibles avec leurs exigences écologiques ou physiologiques. Dans cette zone biotique, conditionnée par le microclimat, interviennent d'autres facteurs dont l'interférence détermine l'importance quantitative des populations animales du sol.

Nous donnons ci-dessous quelques tableaux dont le but est de montrer la relation globale qui existe entre la faune et les facteurs du milieu, ou entre la production biologique du milieu et les principaux facteurs qui la déterminent.

## 1. Humidité du sol.

Le taux d'humidité du sol (humidité actuelle) est fonction du microclimat (précipitations, évaporation, état hygrométrique); il dépend également de la structure du sol, de la perméabilité (drainage interne) et de la teneur en matière organique (capacité de rétention) (voir fig. 2).

Les biotopes ont été groupés, dans le tableau V, en quatre classes suivant leur taux d'humidité décroissant; y figurent également le nombre total d'organismes et le nombre d'Acariens de chaque classe.

TABLEAU V

*Relation entre l'humidité des biotopes et la densité de la mésofaune.*

Degré d'humidité du biotope <sup>1</sup> (%)	Biotope	Nombre d'organismes par m <sup>2</sup>	
		Faune totale	Acariens
> 28	Forêts; culture de <i>Brachiaria</i> .	72 000	53 000
20 à 28	Cultures de <i>Setaria</i> et de <i>Stylosanthes</i> ; parasoleraie plantée âgée; vieille prairie . . . . .	53 000	34 000
13 à 16	Plantations de caféiers; peuplement artificiel à <i>Alchornea</i> ; jachère à <i>Lilanda</i> . . . . .	45 000	26 000
< 10	Parasoleraie spontanée jeune; culture à <i>Lilanda</i> . . . . .	17 000	7 000

1. Calculé sur la matière sèche.

L'état hydrique du sol est une conséquence du microclimat; la relation entre l'humidité édaphique et la densité de la mésofaune confirme la relation plus générale, indiquée précédemment, qui existe entre le microclimat et la mésofaune. La teneur en eau du sol est un facteur essentiel pour la mésofaune dont l'importance quantitative est dans une large mesure fonction des conditions hydriques et de l'état hygrométrique du milieu; ceci est plus marqué encore pour les Acariens que pour les Collemboles car l'hygrotropisme des premiers est plus accentué. L'abaissement du taux d'humidité devient rapidement un facteur limitant.

## **2. Matière organique.**

La matière organique du sol est sous la dépendance du couvert végétal; elle influence le microclimat du biotope et conditionne, pour une bonne part, le taux d'humidité du sol. On voit combien les différents facteurs indispensables au développement de la mésofaune dans le sol sont intimement liés (voir fig. 1, p. 23). Cet élément constitue la part essentielle de la source d'énergie primaire des biocénoses terricoles.

Le tableau VI (p. 60) groupe les biotopes suivant leur teneur en matière organique (M) décroissante et leur poids spécifique apparent (D') croissant; la densité totale de la faune ainsi que le nombre d'Acariens y figurent aussi.

Une remarque doit être faite à propos des tableaux V et VI. Les biotopes qui constituent les différentes classes ne sont pas les mêmes dans les deux cas; il en résulte, bien entendu, que les nombres d'organismes qui figurent dans ces tableaux ne sont pas non plus les mêmes. La teneur en matière organique des biotopes et la densité de la mésofaune sont en étroite relation. Les densités les plus élevées se rencontrent là où la teneur en matière organique est la plus grande. La teneur en matière organique agit dans le même sens que le taux d'humidité des habitats. Si l'état hydrique du biotope est satisfaisant, c'est-à-dire si, pour le facteur eau, les conditions du milieu se situent dans la zone biotique, le facteur conditionnant la densité de la faune est le taux de matière organique.

## **3. État structural.**

L'importance des facteurs abiotiques, résultant des conditions physiques du sol, apparaît dans le rôle que joue la structure vis-à-vis des populations du sol. L'état structural est en relation avec la teneur en matière organique du milieu ainsi qu'avec son taux d'humidité.

La porosité du sol permet la circulation de l'eau, des gaz et de l'éda-phon; elle conditionne la respiration de la microflore et de la pédofaune

TABLEAU VI

*Relation entre le taux de matière organique, la densité apparente et la densité de la mésofaune.*

Matière organique (%)	Densité apparente	Biotope	Nombre d'organismes	
			Faune totale	Acariens
> 10	0,4-0,8	Forêt riveraine; cultures de <i>Brachiaria</i> et de <i>Stylosanthes</i> . . . . .	79 000	54 000
9-10	0,9-1,0	Forêts à <i>Scorodophloeus</i> et à <i>Brachystegia</i> ; culture de <i>Setaria</i> . . . . .	66 000	48 000
4-8	1,1-1,2	Plantations de caféiers; vieille prairies; parasoleraie plantée âgée; peuplement artificiel à <i>Alchornea</i> . . . . .	45 000	27 000
< 3	1,4-1,8	Parasoleraie spontanée jeune; biotopes de <i>Lilanda</i> . . . . .	18 000	9 000

et contribue à constituer des micromilieus. Le tableau VI montre les rapports qui existent entre la densité de la faune et la densité apparente du sol en place (D'). Les biotopes où la mésofaune est dégradée illustrent aussi bien que les biotopes forestiers où la faune est la plus diversifiée et la plus stable, l'importance des facteurs du milieu sur la distribution des organismes.

La densité de la faune est d'autant plus grande qu'il y a dans un biotope plusieurs facteurs essentiels proches de l'optimum; ceci est le cas pour la forêt riveraine (M : 35,5 %; H : 95,6 %), la culture de *Brachiaria* (M : 24,8 %; H : 44,3 %), la forêt à *Scorodophloeus* (M : 11,9 %; H : 27,6 %) et la forêt à *Brachystegia* (M : 8,3 %; H : 28,3 %) (tabl. VII).

TABLEAU VII

*Influence du microclimat sur la densité de la mésofaune  
(d'après MALDAGUE, 1959 a).*

Microclimat	Forêt riveraine	Forêt à <i>Brachystegia</i>	Forêt à <i>Scorodophloeus</i>	Parasolaire jeune	Jachère à Lilanda	Culture à Lilanda
	Isolement maximal			Protection insuffisante		
H (%)	95,6	28,3	27,6	4,3	13,3	9,2
M (%)	35,5	8,3	11,9	< 3,0	< 3,0	< 3,0
P (%)	79,7	64,0	61,3	53,5	37,7	32,3
ft	71 960	63 734	65 668	20 762	20 550	13 422
Ac	57 242	49 749	48 685	12 436	10 966	3 483

ft : mésofaune totale, nombre par m<sup>2</sup> pour une profondeur de 0-2,5 cm.  
Ac : nombre d'Acariens par m<sup>2</sup> pour une profondeur de 0-2,5 cm.

### C. Aspects qualitatifs.

En ce qui concerne l'aspect qualitatif de l'étude de la mésofaune de biotopes équatoriaux, nous pouvons dégager, de notre étude antérieure, les conclusions suivantes :

(1) Les biotopes forestiers sont les plus diversifiés et présentent la faune la plus riche, sinon la plus abondante. Les biotopes forestiers présentent un degré d'organisation, un équilibre et une stabilité que l'on voit diminuer en fonction des dégradations subies par les milieux (dégradation de la couverture végétale notamment).

Les indices d'Odum, calculés respectivement pour la forêt riveraine (milieu stable) et la forêt climax à *Brachystegia laurentii*, par rapport à la forêt secondaire à *Scorodophloeus zenkeri*, prise comme base de référence, sont de 33,41 et 37,06 %, traduisant une similitude relativement grande entre ces biotopes. Au contraire, comparant ces biotopes forestiers à la culture améliorante à *Brachiaria emini*, on obtient :

- culture de *Brachiaria*/forêt à *Brachystegia* : 65,12 %;
- culture de *Brachiaria*/forêt à *Scorodophloeus* : 65,83 %;
- culture de *Brachiaria*/forêt riveraine : 71,16 %.

L'indice d'Odum confirme la similitude des cultures améliorantes entre elles :

- culture de *Brachiaria*/culture de *Setaria* : 34,62 %;
- culture de *Brachiaria*/culture de *Stylosanthes* : 35,04 %.

Un autre fait à signaler est qu'il y a plus d'analogie entre les biotopes forestiers et les cultures de caféiers (52 à 56 %) ou les parasoleraies (56 %) qu'entre les biotopes forestiers et les cultures améliorantes (65 à 71 %).

Les caféières sont de tous les biotopes, ceux qui présentent la plus grande similitude avec les forêts; elles témoignent d'une tendance de la couverture végétale à la diversité et à la recolonisation forestière; ceci est particulièrement vrai dans le cas où les abattis n'ont pas été incinérés; cette influence du mode d'ouverture (avec ou sans incinération) se marque dans l'indice d'Odum. Alors que les analyses chimiques ou physiques ne mettent pratiquement plus en évidence de différences entre ces modes d'ouverture, l'observation de la mésofaune montre plusieurs indices de l'influence de l'incinération qui est cependant intervenue longtemps avant que l'étude faunique de ces milieux ne soit entreprise.

On observe les indices d'Odum suivants :

- forêt à *Scorodophloeus*/caféières sur abattis non incinérés : 51,91;
- forêt à *Scorodophloeus*/caféières sur abattis incinérés : 55, 89;
- caféières abattis incinérés/caféières abattis non incinérés : 50,39.

(2) On obtient l'indice de diversité le plus élevé en forêt climax à *Brachystegia laurentii* (19); dans l'ensemble, les biotopes forestiers montrent les indices plus élevés (12 à 19) que les cultures améliorantes (7 à 8). Les biotopes encore plus dégradés ont des indices très faibles (parasoleraie jeune : 4,8). En ce qui regarde la position des cultures améliorantes versus les peuplements artificiels arbustifs, vis-à-vis des biotopes forestiers, on observe le même faciès pour l'indice de diversité que pour l'indice d'Odum.

	Indice d'Odum	Indice de diversité
Forêt à <i>Scorodophloeus</i>	référence	12,5
Forêt riveraine	33,41	12,2
Forêt à <i>Brachystegia</i>	37,06	18,7
Parasoleraie âgée	56,29	12,8
Caféières	52 à 56	8
Culture de <i>Setaria</i>	60,48	8,3
Culture de <i>Brachiaria</i>	65,83	7,5
Culture de <i>Stylosanthes</i>	73,79	7,3
Jachère (Lilanda)	81,23	6,7
Champs cultivés (Lilanda)	98,58	4,7

Les valeurs de l'indice de diversité obtenues confirment la deuxième loi biocénotique de THIENEMANN (p. 73) : la stabilité des biocénoses est plus grande en forêt (milieux stables non perturbés) que dans les autres milieux. Les cultures améliorantes, même si les densités fauniques y sont plus élevées qu'en forêt, conservent la marque de leur dégradation, dans l'appauvrissement qualitatif qui amène une diminution plus ou moins considérable de leur stabilité.

Dans un milieu tolérant (biotopes forestiers par exemple), les niches sont nombreuses et permettent l'installation de nombreuses espèces, mais, comme la pression interspécifique y est importante, les espèces sont représentées par moins d'individus.

L'analyse qualitative révèle une incontestable supériorité de la forêt primaire. Les différences dans la diversité de la faune s'accroissent si l'on examine la répartition des genres (tabl. VIII, p. 64 et tabl. XI, p. 69) : la diversité de la faune, la plus élevée dans les biotopes forestiers, diminue en fonction de la rupture de l'équilibre naturel ; les équilibres subséquents restent qualitativement à un niveau inférieur. La diversité augmente dans un biotope au fur et à mesure que son état se rapproche de l'équilibre climax (cas de la forêt à *Brachystegia laurentii* : indice de diversité : 19) ; toute dégradation d'un biotope voit la diversité de ses biocénoses décroître.

Il y a donc intérêt — et ceci revêt une importance considérable qui dépasse le cadre strict de la biologie des sols (voir ci-dessous) — à apprécier et à favoriser la diversité des biocénoses, et, dans un sens plus large, des écosystèmes, leur richesse et leur stabilité en étant une conséquence.

Au point de vue qualitatif, en se rapportant au groupe des Acariens le plus représentatif, les Oribates, qui constituent 60 à 80 % de l'ensemble des Acariens, on constate une répartition plus équilibrée des groupes dans les biotopes forestiers (tabl. VIII) ; les cultures améliorantes montrent, comparativement aux biotopes forestiers ou aux peuplements artificiels arborescents, un déséquilibre marqué ; il s'y est opéré, par suite de l'uniformité des conditions d'existence (monoculture), une sélection favorisant certains groupes [Pterogasterina (65,5 %) surtout] au détriment des autres ; les peuplements artificiels arborescents occupent une position intermédiaire entre les forêts et les cultures améliorantes.

Nous donnons dans le tableau VIII la répartition quantitative de quelques genres d'Oribates dans les divers biotopes.

La richesse des biotopes forestiers, où l'équilibre n'a pas été rompu et où la stabilité est la plus grande, est une illustration de la deuxième loi biocénotique fondamentale de THIENEMANN. La pression interspécifique, plus forte en forêt, s'oppose au grand développement de certaines espèces ; ce n'est pas le cas pour les cultures améliorantes où il peut y avoir pullulation de certaines espèces.



TABLEAU VIII  
Répartition de quelques genres d'Oribates dans les biotopes de Y angambi (d'après MALDAGUE, 1961).

Biotope	<i>Merista- carus</i> et <i>Mixa- carus</i>	<i>Malaco- angelia</i>	<i>Athyoch- thonius</i>	<i>Epiloh- mammia</i>	<i>Tetra- condyla</i>	<i>Macha- dobelba</i>	<i>Rostro- zetes</i>
Forêt à <i>Brachystegia</i> . . . . .	738	671	648	428	221	1 292	950
Forêt à <i>Scorodophloeus</i> . . . . .	1 299	2 231	1 026	413	333	1 851	1 052
Forêt à <i>Scorodophloeus</i> <sup>1</sup> . . . . .	992	2 193	1 496	379	303	1 571	1 856
Forêt riveraine . . . . .	2 433	3 444	1 344	400	189	?	1 267
Culture de <i>Brachiaria</i> . . . . .	111	1 032	72	56	—	178	6 344
Culture de <i>Setaria</i> . . . . .	516	17	—	327	—	—	8 947
Culture de <i>Stylosanthes</i> . . . . .	—	284	—	866	—	—	7 190
Parasolaie plantée vieille . . . . .	266	577	544	22	17	22	1 704
Jachère forestière de 14 ans <sup>1</sup> . . . . .	187	791	793	198	140	886	1 574
Peuplement artificiel à <i>Alchornea</i> . . . . .	—	—	—	44	—	—	2 625
Cafetière établie sur abattis non incinérés.	348	478	2 579	14	29	101	1 079
Cafetière établie sur abattis incinérés . . . . .	193	1 245	386	263	—	1 245	719
Parasolaie spontanée jeune . . . . .	56	500	889	—	—	—	944
Jachère forestière d'un an <sup>1</sup> . . . . .	—	434	145	868	—	—	289
Vieille prairie . . . . .	—	—	—	488	—	—	2 979
Jachère à <i>Lilanda</i> . . . . .	30	—	20	601	—	—	—
Culture à <i>Lilanda</i> . . . . .	5	—	—	—	—	—	—

1. Biotopes analysés dans le cadre de l'étude d'un cycle cultural coutumier (MALDAGUE, 1960).

Si l'on s'en tient à ces huit genres, il apparaît très clairement que le faciès faunistique des biotopes forestiers est très différent de celui des cultures améliorantes. Ceci est encore plus évident lorsque l'on observe le pourcentage de ces différents genres :

Genres d'Oribates	Forêts		Cultures améliorantes	
	Nombre moyen	(%)	Nombre moyen	(%)
<i>Meristacarus</i> et <i>Mixacarus</i> . . .	1 365	16,75	209	2,41
<i>Malacoangelia</i> . . . . .	2 135	26,20	444	5,13
<i>Afrhypochthonius</i> . . . . .	1 129	13,85	24	0,27
<i>Epilohmannia</i> . . . . .	405	4,97	416	4,81
<i>Tetracondyla</i> . . . . .	262	3,21	—	—
<i>Machadobelba</i> . . . . .	1 571	19,28	59	0,68
<i>Rostrozetes</i> . . . . .	1 281	15,72	7 494	86,67
TOTAL. . .	8 148	—	8 646	—

La forêt à *Scorodophloeus* est remarquable par la constance de la mésofaune. Les deux séries de données qui sont rapportées dans le tableau VIII correspondent à deux périodes d'échantillonnages bien distinctes; la première a eu lieu, en 1955-1956, dans la Réserve forestière de Yangambi, la deuxième, en 1959, dans les forêts situées à Yalibwa, à environ 30 km de Yangambi.

Le faciès faunistique des parasoleraies âgées ou des vieilles jachères forestières s'apparente à celui des forêts et s'écarte de celui des cultures améliorantes. Il subsiste évidemment une grande différence sur le plan quantitatif, mais on observe déjà une évolution de la mésofaune qui tend à reconstituer l'équilibre existant dans les biotopes forestiers. Cette évolution faunique est parallèle à celle du couvert végétal, la parasoleraie étant une des étapes de la succession qui amène la reconstitution de la forêt secondaire. Il n'en est pas de même dans le cas du peuplement artificiel à *Alchornea* où le déséquilibre est manifeste, de nombreux genres ayant disparu. Nous avons vu plus haut combien ces différences se marquent dans l'indice de diversité des biotopes.

#### D. Application de l'analyse faunistique à l'étude des jachères forestières.

Nous avons étudié les méthodes agricoles bantoues de la Cuvette centrale congolaise à la lumière d'analyses de la mésofaune du sol. Le but de ces recherches était de mesurer le degré de perturbation engendré dans l'écosystème forestier à la suite de la mise en culture par les procédés traditionnels bantous et de suivre subséquemment la restauration de l'équilibre forestier initial [MALDAGUE, 1960].

Rappelons les principales étapes du système agricole bantou; la forêt ou le recru forestier est tout d'abord abattu, les broussailles d'abord, les arbres ensuite, sauf les sujets les plus grands; la matière végétale sèche pendant un mois puis est incinérée. La rotation classique, d'une durée de deux ans, comprend les cultures suivantes: maïs, riz paddy, manioc et bananiers. Vers la fin de la plantation des bananiers, le recru forestier n'est plus coupé et on passe insensiblement de la culture à la jeune jachère. Les trouées de la forêt se font suivant des couloirs orientés de 100 m de largeur.

La mise en culture du sol forestier entraîne une profonde modification des conditions ambiantes se traduisant par un important déséquilibre biologique et notamment par une quasi totale disparition de la mésofaune du sol. La recolonisation du milieu et son évolution vers un nouvel équilibre s'effectuent en relation avec la régénération du couvert végétal et la reconstitution de conditions biotiques et abiotiques favorables.

## 1. Choix des biotopes.

Afin de suivre cette évolution, les biocénoses terricoles ont été analysées simultanément dans sept biotopes d'âges croissants: jachères forestières de 1, 3, 6, 8, 10-12, 14, 15-16 ans. Ces milieux sont comparés à un biotope de référence, la forêt semi-caducifoliée à *Scorodophloeus zenkeri* HARMS. De la comparaison des résultats, obtenus à un moment donné, on tire des informations considérées comme reflétant l'évolution de la mésofaune (étude d'une zonation). Tous ces milieux sont situés aux environs de Yangambi.

## 2. Caractéristiques physiques et chimiques des biotopes.

Dans le but d'étayer les renseignements obtenus par l'observation de la mésofaune, différentes analyses de facteurs physiques et chimiques ont été effectuées: quantités de carbone et d'azote; pour cent de carbone et pour cent d'azote; quantité de matière organique estimée par la perte à la calcination; cations échangeables; pH; densité apparente du sol en place (D'), porosité. Il existe pour ces facteurs (voir tableau IX) un seuil très net entre l'ensemble des jachères, d'une part, et la forêt de référence, d'autre part.

Une différence très marquée existe entre la forêt et les jachères — même les jachères très âgées — en ce qui concerne la densité apparente, la porosité, les teneurs en carbone et azote, la perte à la calcination. Les jachères ne montrent pas de différences significatives en ce qui concerne leur état structural et leur teneur en cations. La mise en culture entraîne une augmentation de pH assez marquée.

TABLEAU IX

*Caractéristiques générales des milieux (jachères forestières)*  
(d'après MALDAGUE, 1960).

	Jachères jeunes	Jachères âgées	Forêt
C (t/ha) <sup>1</sup> . . . . .	2,64	2,47	3,13
N (t/ha) <sup>1</sup> . . . . .	0,21	0,17	0,28
C (%) <sup>2</sup> . . . . .	2,39	2,38	3,54
N (%) . . . . .	0,241	0,230	0,368
C/N . . . . .	9,91	10,34	9,62
Perte à la calcination (%) .	11,15	9,96	16,20
D' . . . . .	1,25	1,29	1,00
Porosité (%) . . . . .	49	48	58
pH . . . . .	4,7	4,5	4,2
Valeur T . . . . .	8,03	6,00	—

1 Les déterminations ont porté sur la litière (L) et l'horizon de fragmentation (F).  
Se référer également à l'étude de BARTHOLOMEW, MEYER et LAUDELOUT [1953].

2 Toutes les autres déterminations ont porté sur l'horizon F et l'horizon sous-jacent H.

En forêt, la litière est très réduite tandis que l'horizon F est beaucoup plus important; l'inverse se présente dans les jachères<sup>1</sup>; ceci est une conséquence de ce que l'incorporation de la matière organique dans le sol se présente différemment dans les jachères et en forêt. La raison de ce contraste réside dans l'activité des organismes endogés (faune et microflore) : la fragmentation et la décomposition des débris organiques, leur déplacement par les Termites et la faune, le foussement des animaux sont beaucoup plus intenses en forêt, où la faune du sol est à la fois plus diversifiée et plus abondante, que dans les jachères. Les différences de porosité constatées entre forêt et jachères sont dues à la matière organique du sol, aux racines et au foussement des organismes.

1. Nos résultats ne concordent pas entièrement, sur ce point, avec ceux de MANIL [1953] qui estime que dans les profils sous parasoleraies, L et F sont plus importants qu'en forêt ; nous constatons aussi que L est plus important dans les parasoleraies mais il ne semble pas en être de même pour F, beaucoup plus important en forêt.

### 3. Analyse de la mésofaune du sol.

#### a. Analyse quantitative.

Deux cents échantillons unitaires d'un volume de 36 cm<sup>3</sup> ont été prélevés en surface (0-2,5 cm), sous la litière, au hasard, et extraits dans des appareils de Berlese-Tullgren. Le tableau X donne la densité (en nombre/m<sup>2</sup>) des principaux groupes d'organismes.

Les nombres les plus élevés, dépassant 100 000 organismes/m<sup>2</sup> sont obtenus en forêt. Pour l'ensemble des jachères, la densité globale de la faune varie généralement de 45 000 à 60 000. Dans la jachère de 14 ans, après incinération des abattis, la densité globale est tombée à moins de 4 000 organismes/m<sup>2</sup>. Le grand nombre d'Acariens immatures (31 400/m<sup>2</sup>, dans la jachère de un an) est un indice du profond déséquilibre des biocénoses dans les jeunes jachères.

TABLEAU X

*Densité moyenne (par m<sup>2</sup>) des principaux groupes d'organismes  
(d'après MALDAGUE, 1960).*

Groupes d'organismes	Jachères jeunes (1, 6, 7-8 ans)	Jachères âgées (10-12, 14, 15-16 ans)	Forêt
Thrombidiformes . . . .	221	149	171
Acaridia . . . . .	90	324	528
Mesostigmata . . . . .	4 668	6 230	10 069
Oribatei . . . . .	13 316	18 902	28 229
Divers . . . . .	383	453	487
Acariens immatures . . .	21 611	8 620	14 037
Total Acariens . . . . .	40 289	34 678	53 521
Collemboles . . . . .	8 564	14 256	22 935
Organismes divers . . . .	3 736	3 561	5 826
Mésofaune totale . . . .	52 589	52 495	82 282
Mésofaune totale - Aca- riens immatures . . . .	30 978	43 875	68 245

Il existe un seuil entre l'ensemble des jachères, d'une part, et les biotopes forestiers, d'autre part : quantitativement les biotopes forestiers sont beaucoup plus riches que les jachères. Passant des jachères jeunes à la forêt, on observe une nette évolution de la mésofaune pour les Mésostigmates, les Oribates et les Collemboles.

b. *Analyse qualitative.*

Il est intéressant d'observer la répartition de quelques genres et familles d'Oribates caractéristiques dans les différents biotopes.

Ces densités (par m<sup>2</sup>) sont données dans le tableau XI.

TABLEAU XI  
*Analyse qualitative (jachères forestières).*  
(d'après MALDAGUE, 1960).

Oribates	Jachère (1 an)	Jachère (3 ans)	Jachère (6 ans)	Jachère (10-12 ans)	Jachère (14 ans)	Forêt
Meristacarus +						
Mixacarus . . . . .	—	409	—	223	187	992
Malacoangelia . . . . .	434	314	209	1 277	791	2 193
Afrhyochthonius . . . . .	145	1 869	90	2 777	793	1 496
Epilohmannia . . . . .	868	1 304	778	916	198	379
Tetracondyla . . . . .	—	—	—	83	140	303
Rostrozetes . . . . .	289	175	480	639	1 574	1 856
Machadobelba . . . . .	—	428	—	417	886	1 571
Galumnidae . . . . .	1 976	1 966	390	917	909	1 505
Phthiracaridae . . . . .	313	1 188	1 047	500	944	1 622

Plusieurs genres caractéristiques des biotopes forestiers, tels que *Meristacarus*, *Mixacarus*, *Tetracondyla* et *Machadobelba* font défaut dans les jeunes jachères. Dans les jachères âgées, ces genres sont représentés mais beaucoup plus faiblement qu'en forêt. Les genres *Malacoangelia* et *Rostrozetes*, ainsi que la famille des *Phthiracaridae* sont toujours plus abondants en forêt. Il n'en est pas de même pour les *Galumnidae* qui trouvent des conditions particulièrement favorables à leur pullulation dans les premiers stades de recolonisation forestière, lorsque le sol est couvert par une strate herbacée; ceci confirme ce que nous avons vu plus haut : les *Galumnidae* trouvent dans les biotopes à Graminées ou à Légumineuses des conditions très favorables à leur développement; c'est ainsi que dans la prairie à *Brachiaria*, près de 31 %

des Oribates appartiennent à cette famille, contre 5,48 % dans le cas de la forêt à *Brachystegia*. Quant aux genres *Afrhypochthonius* et *Epilohmannia*, leur développement peut être plus important dans des biotopes non forestiers où la pression interspécifique est réduite. La diversité de la faune est beaucoup plus grande en forêt, mais une nette évolution se dessine déjà au cours des quinze années de jachère.

#### 4. Macrorespirométrie du sol.

Le métabolisme global du sol (horizon de 0-2,5 cm, sous la litière), mesuré par absorption d'oxygène (en  $\mu\text{l/g/h}$ ), est donné ci-après :

— Forêt. . . . .	14
— Jachère de 15-16 ans . . . . .	13
— Jachère de 14 ans . . . . .	10
— Jachère de 14 ans, après incinération	5,7
— Jachère de 10-12 ans . . . . .	12
— Jachère de 7-8 ans . . . . .	11
— Jachère de 3 ans . . . . .	4 à 10 (suivant le taux d'humidité édaphique).
— Jachère de 1 an . . . . .	3 à 10 (suivant le taux d'humidité édaphique).

Pour des sols sous jeunes recrus naturels, MEYER et LAUDELOUT [1960] mentionnent une activité respiratoire de  $4 \mu\text{l/g/h}$ ; l'activité respiratoire dans deux parcelles, l'une incinérée, l'autre pas, dix huit mois après l'abattage de la forêt, était de 5,2 dans la parcelle incinérée et de  $2,5 \mu\text{l/g/h}$  dans la parcelle non incinérée.

Le métabolisme global du sol est plus intense en forêt, tout en ne dépassant que de peu les valeurs obtenues dans les autres biotopes. Les grandes variations observées dans les jeunes jachères sont une conséquence des modifications importantes du microclimat que l'on observe dans ces habitats où le couvert est réduit.

L'activité biologique, en surface, est intense dans tous les milieux et ne permet pas d'observer de nets contrastes entre les jachères; au contraire, dans le cas d'un horizon plus profond (0-5 cm), de nettes différences se marquent :

	0-2,5 cm	0-5 cm
Forêt . . . . .	14,0 (100 %)	8,5 (100 %)
Jachère de 15-16 ans . . .	13,0 (92,8 %)	5,9 (69,4 %)
Jachère de 10-12 ans . . .	12,2 (87,1 %)	2,6 (30,6 %)

Les réserves humiques du sol ne sont pas encore reconstituées dans les jachères âgées.

Il est intéressant d'observer le parallélisme des différents résultats.

## 5. Conclusions.

L'équilibre initial, tant en ce qui concerne les facteurs abiotiques du milieu, qu'en ce qui regarde les biocénoses terricoles, est loin d'être rétabli, même après une longue jachère d'une quinzaine d'années. Ceci pose d'importants problèmes de conservation du sol, car il n'est pas indifférent que l'établissement du champ se fasse après abattage de la forêt ou d'une jachère constituant déjà un milieu appauvri [MALDAGUE, 1960]. Il n'est pas de même indifférent que la recolonisation faunique s'effectue au départ de centres de dispersion constitués de bandes forestières ou de jachères d'âge variable; dans le second cas, le milieu se trouverait entraîné, plus rapidement, vers des stades de dégradation progressive tant des caractéristiques biotiques qu'abiotiques du sol. Un terrain remis en culture après une jachère ne présente plus ses potentialités initiales.

De tels cycles successifs constituent une série régressive, puisque, à chaque révolution, le niveau initial se trouve un peu plus bas. Il importe de tenir compte de ces conclusions dans le passage de la forme d'agriculture extensive traditionnelle vers une forme d'agriculture plus ou moins intensive.

### *E. Principe de l'exigence.*

La mésofaune du sol et, dans un sens plus large, la vie du sol, se trouvent sous la dépendance directe d'un certain nombre de facteurs qui conditionnent l'habitat endogé et lui confèrent des propriétés telles que l'installation d'organismes y devient possible. L'importance de l'édaphon est fonction de ces facteurs; plus les conditions du milieu ambiant se rapprochent de l'optimum écologique des espèces, plus la productivité biologique de l'habitat et la capacité biologique des espèces sont grandes. L'influence des facteurs du milieu sur les organismes est une conséquence de leurs besoins physiologiques. Ceci rencontre le « principe de l'exigence » où les facteurs du milieu sont jugés par rapport à la préservation de la vie individuelle [VAN DER KLAUW, 1951]; citons : les besoins en eau, en matière organique, en oxygène, en espace vital et les conditions microclimatiques.

— La protection contre l'évaporation du milieu liquide interne implique pour la faune endogée une atmosphère saturée en vapeur d'eau, soit des conditions de sténhygrobose auxquelles correspond l'hygrotoxie de ces organismes.

— Les dépenses du métabolisme sont couvertes par l'alimentation; les calories indispensables sont prélevées à la source d'énergie primaire.

— La phototaxie négative est en relation avec l'existence au sein



de micromilieus endogés, de galeries maçonnées, de nids divers [FRANCŒUR et MALDAGUE, 1966].

— La respiration de la pédofaune implique une porosité telle que la diffusion du CO<sub>2</sub> et de l'oxygène se fassent à une vitesse suffisante.

— La circulation des organismes nécessite également un état structural en rapport avec les différents modes de locomotion de l'édaphon; intervient ici la thigmotaxie de beaucoup d'organismes, endogés.

— Le degré d'activité vitale des organismes poïkilothermes dépend de la température ambiante; chaque espèce a, en ce qui concerne son activité, une température préférentielle.

— A un moindre degré, divers autres facteurs physiques, chimiques ou physico-chimiques du sol peuvent intervenir : pH, potentiel d'oxydo-réduction (lié au degré d'aération), teneur en sels minéraux, tension osmotique des solutions du sol, etc.; les rapports des organismes vis-à-vis de ces éléments sont beaucoup moins connus.

Si les organismes terricoles sont sous la dépendance d'un certain nombre de facteurs, subis passivement, le résultat de leur activité, en revanche, retentit sur le milieu; il se produit, de cette façon, une auto-amélioration des conditions édaphiques [MALDAGUE, 1959 *b*]. « Le sol n'influence pas seulement la vie des plantes et le développement des organismes terricoles, mais il est également, dans une très grande mesure, le produit de leur activité » [FRANZ, 1951]. Chaque modification apportée par une espèce animale ou végétale peut être mise à profit par une succession de formes qui exploitent ce gain initial; les effets successifs s'accumulent et augmentent en complexité. « In a very real sense soil animals are important in the construction of their stratum » [ALLEE *et al.*, 1950].

On peut concevoir la possibilité d'utiliser les renseignements fournis par l'observation d'espèces caractéristiques comme diagnostic des conditions édaphiques [GHILAROV, 1956].

## F. Lois biocénétiques fondamentales.

Sur le plan qualitatif, nous avons observé une relation directe entre le degré d'organisation, la stabilité et la diversité des biotopes, d'une part, et la richesse de la mésofaune, d'autre part.

Les résultats obtenus confirment les deux principes biocénétiques de base ou lois biocénétiques fondamentales de THIENEMANN [1920] ainsi qu'un troisième dont nous sommes redevables à FRANZ [1953, *in* NAGLITSH, 1963].

Compte tenu de l'importance de ces trois principes, non seulement

en ce qui concerne la pédobiologie, mais encore sur le plan de la conservation des équilibres naturels, nous les rappelons ci-dessous.

Les deux lois de THIENEMANN ont été précisées sur la base de recherches limnologiques. NAGLITSH [1963] reprend ces lois et montre qu'elles s'appliquent aussi bien aux biocénoses aquatiques que terricoles.

Sur un plan plus général encore, ces lois constituent le fondement écologique de l'aménagement de vastes entités naturelles et trouvent des applications dans le domaine de l'aménagement des forêts et du territoire en général.

## **1. Première loi biocénotique fondamentale [THIENEMANN, 1920].**

« Je variabler die Lebensbedingungen einer Lebensstätte, um so grösser die Artenzahl der zugehörigen Lebensgemeinschaft. »

Au plus les conditions de vie sont variables dans un milieu biologique, au plus grand est le nombre d'espèces de la communauté vivante qui le caractérise.

Cette première loi montre la relation qui existe entre la richesse d'une biocénose et la diversité des conditions d'existence qui caractérisent le biotope.

Il faut comprendre par richesse non seulement la densité des organismes, mais encore le nombre d'espèces ou la diversité biologique et l'intensité des échanges énergétiques au sein de la biocénose.

Au plus un milieu s'appauvrit (forêt secondaire versus forêt primaire; monoculture versus végétation naturelle; appauvrissement du couvert; phénomènes de dégradation divers), au plus les conditions ambiantes s'égalisent, le degré d'organisation s'abaisse, le flux d'énergie se réduit, les biocénoses se dégradent.

Dans un milieu diversifié, les niches (au sens de ELTON) sont nombreuses, les spécialisations des fonctions variées, les chaînes trophiques et les transferts d'énergie diversifiés.

## **2. Deuxième loi biocénotique fondamentale [THIENEMANN, 1920].**

« Je mehr sich die Lebensbedingungen eines Biotops vom Normalen und für die meisten Organismen Optimalen entfernen, um so artenärmer wird die Biozönose, um so charakteristischer wird sie, in um so grösserem Individuenreichtum treten die einzelnen Arten auf. »

Au plus les conditions de vie d'un biotope s'écartent de la normale et des conditions optimales de la plupart des animaux, au plus la biocénose devient-elle plus pauvre en espèces, au plus devient-elle plus caractéristique, au plus la densité des quelques espèces présentes s'élève-t-elle.

Cette loi montre le lien entre la réduction des conditions optimales régnant dans un biotope, conditions prévalant à l'état d'équilibre, et la réduction de la diversité qui va de pair avec une spécialisation et une augmentation de densité des espèces restantes.

Nous sommes redevables à DEBAUCHE [1958] du développement de ce concept.

Des milieux présentant des conditions écologiques extrêmes (grottes, milieux à salinité élevée, monoculture, etc.) opèrent une sélection des espèces aptes à les peupler; ces biotopes ne seront habités que par quelques rares espèces qui auront pu s'adapter à ces conditions.

Toutefois, comme la pression interspécifique est faible, par suite de la raréfaction des espèces due aux conditions particulières, voire extrêmes survenant dans le milieu, ces espèces peuvent être représentées par de très nombreux individus. Un tel milieu est de plus instable (voir troisième loi).

### **3. Troisième loi biocénotique fondamentale [FRANZ, 1953].**

« Je kontinuierlicher sich die Milieubedingungen an einem Standort entwickelt haben, je länger er gleichartige Umweltbedingungen aufgewiesen hat, um so artenreicher ist seine Lebensgemeinschaft, um so ausgeglichener und um so stabiler ist sie. »

Au plus les conditions du milieu d'une station ont évolué avec continuité et les conditions de l'environnement se sont développées harmonieusement, au plus la communauté sera riche en espèces, au plus elle sera équilibrée et stable.

Cette troisième loi constitue, d'une part, une synthèse des deux premières; elle rappelle en effet le lien existant entre l'organisation complexe et harmonieuse d'un biotope et la richesse ainsi que la diversité des biocénoses. Cette troisième loi apporte, d'autre part, un élément nouveau, la notion de stabilité : l'écosystème diversifié et riche est en outre stable.

Un milieu extrême, où peu d'espèces subsistent, est instable même si les espèces qui se sont adaptées sont représentées par de nombreux individus. En effet, du fait que ces espèces sont peu nombreuses, un changement des conditions écologiques, qui dépasse les tolérances d'une espèce, affecte tous les individus de celle-ci et une partie importante de la biocénose peut être éliminée, ce qui amène ainsi une rupture profonde de l'équilibre. De telles biocénoses sont très instables.

Au contraire, dans un milieu tolérant, les niches sont nombreuses et permettent l'installation de nombreuses espèces (première loi) mais, comme la pression interspécifique est importante ici, les espèces sont représentées par moins d'individus. Un changement écologique n'affectera qu'une partie restreinte de la biocénose et l'équilibre pourra se maintenir.

Il y a donc intérêt à apprécier la diversité des biocénoses, leur stabilité en étant une conséquence.

La stabilité évalue la probabilité qu'a une biocénose de maintenir sa structure [DEBAUCHE, 1958].

### *G. Généralisation des lois de biocénotique.*

#### **1. Accroissement de l'uniformité.**

Les lois biocénotiques de THIENEMANN et de FRANZ s'appliquent aussi bien aux biocénoses animales ou végétales qu'aux biocénoses humaines ou à n'importe quel milieu biosphérique. Remarquons d'ailleurs que ces lois sont apparentées aux observations relatives à la signification biologique des zones de transition [MACFADYEN, 1957].

Il est intéressant de souligner la place que tient ou devrait tenir la notion de diversité dans les problèmes d'aménagement forestier multiple et d'aménagement de territoire. En veillant à sauvegarder et à multiplier les zones de transition, on se trouve à maintenir et à accroître la richesse, la diversité et la stabilité des milieux.

L'application aux problèmes de planification générale des territoires ou d'aménagement polyvalent forestier des principes écologiques contribue à accroître la richesse des conditions abiotiques du milieu, à assurer la richesse et la diversité des biocénoses, à maintenir l'équilibre et la stabilité de l'écosystème, à garantir la conservation des ressources naturelles ainsi que l'harmonie des conditions de vie. On trouve chez VROOM [1966] une intéressante application de ces principes de base à la planification des territoires et des paysages. Cet auteur montre l'influence essentielle que les zones de transition exercent sur les conditions de vie dans la biosphère. Cet auteur démontre aussi que les méthodes contemporaines d'utilisation des terres ont conduit à une augmentation de l'uniformité spatiale allant de pair avec une réduction de la variété et un accroissement de l'instabilité. On trouve l'application ici des trois lois de biocénotique.

Il existe un lien entre les trois lois biocénotiques fondamentales et la deuxième loi de la thermodynamique (augmentation de l'entropie).

L'industrialisation et l'accroissement du niveau de vie tendent à accroître l'uniformité non seulement des comportements humains, mais aussi du cadre où se déroulent les activités vitales de l'Homme. On pourrait dire, considérant la deuxième loi de la thermodynamique, que les freins mis à l'augmentation de l'entropie se relâchent. BATES [1962] déclare à ce sujet : « La surface terrestre devient de plus en plus une communauté modifiée par l'Homme. Cette communauté pourra-t-elle survivre? Cela dépend de la façon plus ou moins solide dont elle est construite et de sa conformité aux lois écologiques qui ont agi pendant

les périodes géologiques et continuent à agir. La communauté modifiée par l'Homme est une communauté simplifiée... ». Le danger réside dans ce qu'un système simplifié est sujet aux catastrophes, alors qu'une communauté naturelle diversifiée est relativement stable (troisième loi fondamentale de biocénotique).

BATES ajoute : « il y a de très fortes raisons utilitaires pour chercher à maintenir dans la Nature une diversité aussi grande que possible ».

## 2. Application à l'aménagement polyvalent des forêts.

C'est à la lumière de ces principes écologiques fondamentaux, qu'en dehors de toutes considérations économiques, sociales, esthétiques ou culturelles, le concept d'aménagement polyvalent des forêts trouve toute sa justification [MALDAGUE, 1967]. La *mise en valeur rationnelle* de toutes les ressources de la forêt (bois, eau, faune, récréation, paysage), on pourrait dire, intégrant à un ensemble plus vaste (aussi bien planétaire), la mise en valeur rationnelle de toutes les ressources renouvelables, tout en visant à la conservation du *milieu*, des *ressources* et des *mécanismes de production de celles-ci*, a pour conséquence un accroissement de la diversité du milieu, de la richesse bio-physique du territoire et de la stabilité de l'écosystème (en généralisant, de la biosphère).

Ajoutons encore, pour être complet, que la diversité possède une valeur non seulement écologique mais est encore reconnue comme un élément valable sur le plan humain. On trouve une preuve de cela dans le désir profond des individus, de plus en plus nombreux, qui sont attirés par la récréation dans la Nature afin de pouvoir, grâce aux contrastes qu'ils y trouvent, améliorer leur équilibre physique et nerveux et reconstituer leur personnalité.

## 3. Application au principe du zonage.

Dans un cadre plus général d'aménagement de territoire et de paysage (au sens large), l'application de ces principes écologiques aura pour résultat, grâce à un accroissement de la *diversité spatiale* et grâce à la mise en valeur rationnelle de toutes les ressources, l'amélioration des écosystèmes existants ou la création de nouveaux ensembles bio-physiques qui allieront valeurs esthétiques et variété biologique, et dans lesquels la récréation et la vie sauvage coexisteront avec les spéculations agricoles, forestières et les habitats humains.

HACKETT [1966] insiste aussi sur le fait qu'il faut étudier le paysage ou, dans un sens plus large, le territoire, dans son contexte *écologique*, afin, d'être en mesure de déceler les *facteurs de stabilité* et *d'instabilité*. Il s'agit, suivant cet auteur, de subdiviser la région en zones naturelles qui sont évaluées en fonction des utilisations existantes ou projetées.

On en arrive ainsi à identifier des unités d'aménagement qui sont fondamentalement liées au faciès écologique de la région. Ceci correspond en quelque sorte à un zonage de la région basé sur les données écologiques.

*Justification écologique du principe de zonage.*

Étant donné l'intérêt biologique des zones de transition et compte tenu des trois lois biocénétiques fondamentales et de la deuxième loi de la thermodynamique, il faut tendre, dans le cadre de la planification des territoires, forestiers et autres, à multiplier de telles zones, à accroître les gradients et les contrastes, la diversité en un mot.

VROOM [1966] donne dans cette perspective des directives pratiques, des règles générales valables pour toute planification de paysage ou de territoire : il convient d'exploiter les accidents topographiques, les différences de niveau des nappes phréatiques, les variations des conditions édaphiques; il convient aussi, ajoute cet auteur, de ne pas distribuer uniformément le trafic routier mais de ménager, à côté de zones à concentration élevée, des zones de quiétude<sup>1</sup>; lorsqu'il s'agit de plans couvrant de vastes territoires, il faut préférer une réalisation par étapes à des opérations de grande envergure qui accentuent les risques d'instabilité.

D'une façon générale, le zonage est une méthode indispensable tant en ce qui concerne la planification d'un territoire aux multiples ressources, que l'exploitation rationnelle d'une forêt ou la gestion d'un parc ou d'une aire récréative de quelque type que ce soit.

BELTRAN [1962] suggère la subdivision des parcs nationaux en trois types de zones : une zone de récréation, une zone intermédiaire (dépourvue d'aménagement et exempte de circulation automobile) et une zone entièrement protégée.

CROWE [1966], SCHONENBACK et EIDSVICK [1966], MALDAGUE [1967], MUTCH [1966] et d'autres montrent également l'intérêt du zonage. C'est également ce principe que l'on retrouve, largement exploité, dans le projet de mémoire sur les parcs canadiens, préparé, en 1967, par le Comité des Parcs de la Société Canadienne des Biologistes de la Faune.

Un tel zonage trouve encore sa justification sur le plan de l'écologie humaine; il constitue une méthode valable de préservation des ressources et du milieu contre les dommages occasionnés par la présence humaine. La pression sociale entraîne en effet une pénétration du public, de plus en plus intense, dans les milieux sauvages, exposant ceux-ci à des perturbations et à des ruptures d'équilibre écologique pouvant conduire à des destructions irréversibles.

SCZESNY [1966] insiste à ce propos sur la nécessité de déterminer la capacité d'accueil des milieux naturels. Le zonage permet en outre

---

1. On retrouve ce même souci chez MUTCH [1966].

de satisfaire (grâce à la diversité qu'il entraîne) un plus grand nombre d'usagés [MUTCH, 1966]; il faut pour cela en arriver à séparer les visiteurs en divers groupes; il ne faut donc pas aboutir à une solution moyenne qui ne satisferait en réalité que peu de gens (appauvrissement de l'intérêt par suite de la réduction de la diversité, des contrastes et des choix) mais arriver, par un zonage adéquat, à une compatibilité des différents usages apte à satisfaire le plus grand nombre.

## CHAPITRE IV

### **Rôle de la macrofaune dans la décomposition de la matière organique du sol.**

La décomposition des litières forestières est une phase essentielle du cycle des éléments biogènes dont la vitesse détermine, pour une grande part, la fertilité naturelle des sols forestiers (voir p. 211).

Suivant les groupes d'organismes qui interviennent, la forme d'humus résultant des processus d'humification sera différente.

Considérant les différentes subdivisions des grands types d'humus, KUBIENA [1955] écrit qu'« il n'y a aucune variété ou sous-variété où l'influence particulière de l'activité animale n'est pas visible ou des plus caractéristiques ».

Les facteurs qui influencent le type de décomposition peuvent se ranger en deux catégories : (1) les facteurs climatiques, (2) les facteurs biologiques. Il faut tenir compte en outre de ce que les premiers influencent les seconds.

Nous examinerons dans le chapitre V (p. 83) le rôle des Termites dans les régions intertropicales et notamment la part considérable prise par ces animaux dans la dégradation de la litière en forêt équatoriale.

Nous montrerons dans le chapitre VI (p. 119) le rôle de la pédofaune dans la genèse des différents types d'humus et la part prise cette fois par les Oligochètes dans la dégradation de la litière en forêt tempérée froide.

Nous aurons ainsi l'occasion de mettre en évidence le rôle de deux groupes majeurs d'organismes de la macrofaune du sol (Termites et Vers de terre), groupes considérés d'ailleurs comme homologues en ce sens que leurs activités sont connexes, même s'ils les accomplissent dans des écosystèmes très contrastés par les conditions climatiques.

Nous arriverons à la conclusion que les animaux terricoles sont indispensables au déroulement de l'humification en nature. Disons, avec NEF [1957], qu'il semble bien que laissés à eux seuls, les microorga-

nismes soient incapables de mener à bien l'humification à une vitesse normale dans les conditions naturelles, mais qu'au contraire leur action est peut être surtout minéralisante.

### A. *Relations générales entre la faune et la microflore du sol.*

La figure 4 (p. 80) schématise les interactions entre la microflore et la faune terricole. Le rôle global de ces deux groupes de saprophages (décomposeurs) étant de décomposer la litière, ils jouent un rôle majeur dans le cycle des éléments biogènes. Deux groupes d'actions, en réalité très étroitement liées, doivent être distinguées : d'une part, les actions mécaniques et, d'autre part, les actions catalytiques.

#### 1. **Rôle mécanique.**

Outre son rôle dans le sol lui-même (ameublissement, amélioration de la structure, drainage, etc.), la faune joue un rôle considérable, comme on le verra plus loin dans le cas des Termites (chapitre V) et des Lumbricides (p. 140), dans la fragmentation des débris organiques. Cette fonction comporte deux aspects : (1) la fragmentation proprement dite des débris organiques, (2) leur brassage avec les sécrétions, les sucs glandulaires et les enzymes de l'animal; par ce dernier aspect, la fonction mécanique rejoint la fonction catalytique. La matière végétale, une fois réduite en particules de taille microscopique, peut être absorbée, voire mélangée au sol, et placée dans des conditions physiques particulièrement favorables à l'attaque microbienne. Les rôles dans ces processus, des Oligochètes (voir p. 140), Isopodes, Myriapodes, Termites (voir p. 83), Microarthropodes, ont été, depuis DARWIN [1881] dans le cas des Oligochètes, reconnus et étudiés par de nombreux auteurs. De plus, la plupart des animaux saprophages absorbent, en même temps que la matière organique, une certaine quantité de microorganismes qui sont de ce fait plus intimement mêlés aux substances ingérées. GHILAROV [1963] montre que le nombre total de microorganismes, dans les déjections d'Invertébrés terricoles, est supérieur à celui obtenu dans le sol avoisinant ou dans la matière végétale morte. Ces résultats confirment ceux de PONOMAREVA [1953]. L'élimination subséquente de produits de déchets et de microorganismes peut engendrer une véritable inoculation du sol. WITCAMP [1960] a pu montrer, à ce propos, que des Oribates pouvaient provoquer la réinfection d'échantillons de sol par suite du transport interne ou externe de microorganismes. Il semble que les déjections, les exuvies, les substances corporelles diverses en provenance des animaux, procurent des sites (foci) à partir desquels les microorganismes peuvent se répandre dans le sol environnant [MACFADYEN, 1961; GHILAROV, 1963].



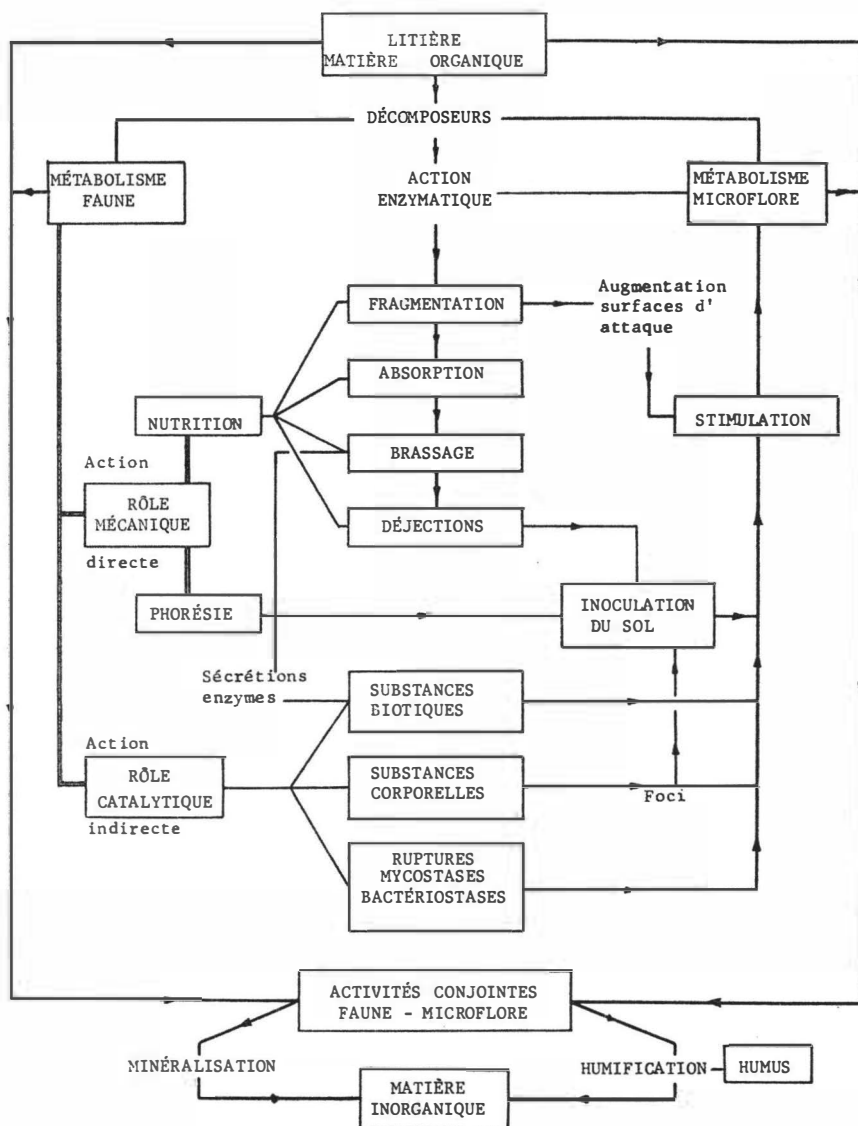


Fig. 4. — Interactions microflore-faune terricole (d'après MALDAGUE, 1963).

## 2. Rôle catalytique.

Un aspect particulièrement intéressant des relations entre la pédo-faune et la microflore réside dans l'effet stimulant que peut avoir l'action des saprophages animaux vis-à-vis de colonies microbiennes séniles dont l'activité est devenue très réduite et dont l'efficacité, dans les processus de dégradation, est devenue très faible [HINSHELWOOD, 1951]. L'existence très répandue de mycostases [DOBBS, 1963] et de bactériostases qui résulteraient de la présence dans le sol de substances antibiotiques, montre qu'une grande partie de l'activité microbienne potentielle du sol est tenue en suspens. WITCAMP [1960] a montré que l'adjonction d'un seul spécimen de Trichoptère ou de *Glomeris* à des échantillons de sol peut amener un développement microbien considérable. Il est très probable que les animaux, en éliminant ces zones de faible activité métabolique, exercent une stimulation du métabolisme microbien, profitable à l'ensemble de la biocénose. L'apparition dans le milieu, comme résultat du métabolisme des animaux du sol, de substances biotiques particulières peut influencer la microflore et réciproquement. Interviennent ici des réactions de stimulation (vitamines, hormones, substances de croissance, produits organiques de synthèse, acides aminés libres, etc.) et d'antibiose (substances freinantes, antibiotiques, etc.). Ces diverses substances constituent autant de stimuli qui exercent un effet catalytique, influençant le comportement et la distribution des microorganismes et de la mésofaune. Plusieurs exemples d'actions catalytiques exercées par des animaux endogés vis-à-vis des populations microbiennes peuvent être trouvés dans la littérature [BICZOK, 1956; FRANZ, 1956; KÜHNELT, 1950; SATCHELL, 1960; MACFADYEN, 1961].

PARLE [1963] démontre que les Actinomycètes et les Bactéries mais non les Champignons augmentent rapidement en nombre au cours de leur passage à travers le tube digestif de Lombrics; cet auteur ajoute que ce sont les enzymes produits par le Ver qui sont responsables de la dégradation de la cellulose et de la chitine plutôt que les microorganismes. Citons encore les travaux de HOFFMANN [1963] sur les enzymes du sol.

Ces divers aspects illustrent, sur un plan fonctionnel, ce que nous avons considéré, plus haut, d'un point de vue énergétique (voir p. 52), à savoir que les transformations des résidus organiques s'effectuent, sans la participation des animaux, à un rythme ralenti (voir p. 79).

Les effets mécaniques, par une augmentation considérable des surfaces d'attaque, ainsi que les effets catalytiques et phorétiques de la faune favorisent, dans une large mesure, les attaques bactériennes, actinomycétales et fongiques subséquentes. Il est clair par là que l'activité des animaux accélère la minéralisation des résidus par la microflore et l'humification. Les résultats de KURCHEVA [1960], GHILAROV [1960], EDWARDS et HEATH [1963] doivent, à la lumière de ce qui précède,

s'expliquer, d'une part, par l'absence ou la réduction de la faune dans les litières dont la décomposition est très ralentie et, d'autre part, par la réduction des microorganismes, concomitante à l'exclusion de la faune. Il y a donc lieu de distinguer, parmi les fonctions métaboliques de la faune endogée, deux groupes d'actions :

— une *action directe* de la faune, apparentée notamment à son rôle mécanique et mesurable par des déterminations respirométriques ;

— une *action indirecte*, résultat de l'activité et de la mobilité des animaux et qui s'apparente au rôle catalytique de la faune.

GHILAROV [1963] estime que, par leur action indirecte, les animaux du sol induisent un flux d'énergie plusieurs fois supérieurs à celui qui les traverse.

Ceci montre aussi que l'analyse faunique, considérée sous tous ses aspects, constitue un critère valable d'évaluation du dynamisme biologique du sol.

### B. *Intervention de la pédofaune dans la dégradation de la matière organique des sols.*

La part la plus considérable, dans la pédobiocénose, est dévolue, non pas aux phytophages qui, par définition, se nourrissent de végétaux vivants, mais bien aux saprophages. La majorité des animaux endogés tirent leur énergie, soit de la décomposition de la matière organique morte (cas des Isoptères et des Oligochètes), soit de la consommation de Champignons ou de Bactéries. Cette énumération suggère immédiatement que des relations doivent exister entre les animaux et les microorganismes qui exploitent les mêmes sources énergétiques (voir p. 80). Si nous considérons le cycle de la matière en faisant abstraction des animaux terricoles, nous constatons que dans ce cas la matière organique subirait la seule décomposition microbienne ; un tel cycle serait très lent ; les animaux provoquant la remise en circulation prématurée de la matière, soit directement par assimilation, soit indirectement par simple destruction (dégradation mécanique), accélèrent sa transformation [DEBAUCHE, 1958]. Nous montrerons dans le prochain chapitre ainsi que dans le chapitre VI, où nous traiterons du rôle des Lumbricides dans la dégradation de la matière organique, toute la valeur de ces considérations. L'accélération du cycle de la matière a pour corrolaire une accélération proportionnelle de la dissipation de l'énergie. En effet, plus un élément est élevé dans l'échelle des niveaux trophiques, plus grande est la perte d'énergie qu'il provoque [LINDEMAN, 1942]. C'est par une telle activité que se manifeste l'influence de ces éléments ou leur dominance sur la biocénose. Dans cet ordre d'idée, la dominance, dans la pédobiocénose intertropicale, revient à la macrofaune et plus précisément aux Termites.

Pour illustrer l'importance de l'intervention de la pédofaune, notons que KURCHEVA [1960], étudiant la décomposition d'une litière de Chêne, constate que sa perte de poids atteint 50 %, en 140 jours, lorsque des animaux prennent part à sa dégradation, tandis qu'elle atteint 10 % seulement si l'intervention de la faune est empêchée. Cet expérimentateur conclut que la microflore seule ne peut décomposer la litière que très lentement. EDWARDS et HEATH [1963] étudient la dégradation de la litière par une méthode différente de celle de KURCHEVA; cette méthode consiste à apprécier visuellement la quantité de tissus végétaux qui disparaissent par suite de l'activité des organismes du sol.

Leur conclusion est analogue à la précédente, à savoir qu'il n'y a pas de dégradation de feuilles en l'absence de faune. RAW [1961, cité par MACFADYEN, 1963] a montré les effets catastrophiques de l'élimination des Vers de terre par des poisons.

Les observations de ces différents auteurs sont tout à fait confirmées par nos résultats.

## CHAPITRE V

### **Rôle des Termites dans les sols intertropicaux.**

Nous avons montré plus haut (chapitre III) que des analyses de la mésofaune permettent d'obtenir des informations très précises sur les milieux; l'ensemble de ces résultats illustrent l'intérêt de telles analyses sur le plan écologique.

Cependant, tout en ne mésestimant pas le rôle des Microarthropodes sur le plan fonctionnel, il faut reconnaître que la part qu'ils assument dans le déroulement du cycle de la matière et notamment dans la dégradation des résidus organiques, est relativement réduite à côté de celle de la macrofaune.

Nous examinerons dans le présent chapitre le rôle des Termites dans les sols équatoriaux. Ceci nous amène d'emblée à aborder l'aspect fonctionnel de la faune du sol.

#### *A. Examen des différentes espèces de Termites considérées.*

##### **1. Termites effectuant de grandes constructions au-dessus du sol.**

Nous avons affaire ici aux Termites champignonnistes de la sous-famille des *Macrotermatinae* KEMNER, 1934 (famille des *Termitidae* LIGHT, 1921).

Deux espèces du genre *Bellicositermes* EMERSON ont été trouvées en abondance dans la région de Bambesa : *Bellicositermes bellicosus* SMEATHMAN et *B. natalensis* HAVILAND. SCHMITZ [1956] cite *Macrotermes goliath* comme très abondant.

Nous nous rallions pour les deux espèces précédentes à la classification de GRASSÉ et NOIROT [1951] qui consiste à admettre la scission du genre *Macrotermes* en deux, dont l'un est le genre *Macrotermes* sensu stricto et l'autre le genre *Bellicositermes*. En 1926, SJÖSTEDT avait fait du sous-genre *Macrotermes* HOLMGREN, 1909, un genre, tandis qu'il créait le genre *Amplitermes* pour les *Termes* des types *bellicosus* et *natalensis*. Le nom de *Bellicositermes* créé l'année précédente (1925) par EMERSON à titre de sous-genre, pour les mêmes Termites, a la priorité. De la sorte, les grands *Macrotermitinae* africains se trouvent répartis en deux genres *Macrotermes* et *Bellicositermes*.

Ces Termites appartiennent à la sous-famille des *Macrotermitinae* qui sont de grands constructeurs. Au point de vue de la taille, ce sont les plus grands des Isoptères; les individus ailés atteignent et dépassent même 2 cm, les grands soldats mesurent de 15 à 20 mm avec une tête de 10 à 11 mm, les petits soldats de 11 à 13 mm. D'organisation supérieure, ces genres (*Macrotermes* et *Bellicositermes*) comprennent en plus des sexués (imagos et néoténiques), quatre castes stériles : grands et petits soldats, grands et petits ouvriers.

La pigmentation des soldats est en général bien marquée sur la tête et le thorax; pour les espèces rencontrées, elle varie autour du brun-rouge sombre; la coloration des pattes est jaune claire.

## 2. Termites construisant des nids épigés de petites dimensions.

Nous distinguons :

(a) Des constructions ovoïdes, plus ou moins sphériques, pouvant atteindre 1 m de diamètre et appartenant à l'espèce *Amitermes unidentatus (evuncifer)* SILVESTRI de la sous-famille des *Amitermitinae* KEMNER, 1934 (famille des *Termitidae* LIGHT, 1921).

Le grand genre pantropical *Amitermes* vit surtout dans les lieux arides; les termitières que nous avons rencontrées (nids n<sup>os</sup> 8 et 9) se trouvaient dans un écoclimat chaud et sec. Les nids d'*Amitermes* sont connus pour être très populeux, et GRASSÉ rapporte qu'ils comptent sûrement plusieurs millions d'individus.

(b) Des termitières en champignons adossées à des troncs d'arbres, construites par des *Nasutitermitinae* HARE, 1937 (famille des *Termitidae* LIGHT, 1921), et que nous avons identifiées comme appartenant à l'espèce *Nasutitermes ueleensis* SJÖSTEDT.

(c) Des termitières en champignons à chapeaux, libres, parfois en pagodes ou en massues et appartenant à la lignée des *Cubitermes*

WASMANN, de la sous-famille des *Mirocapritermitinae* KEMNER, 1934 (famille des *Termitidae* LIGHT, 1921). Nous avons rencontré en abondance l'espèce *Cubitermes fungifaber* SJÖSTEDT.

Les Termites de cette sous-famille sont exclusivement maçons; la terre malaxée dans la bouche et parfois un peu de mortier stercoral sont leurs matériaux de construction. *Cubitermes fungifaber* est une espèce extrêmement répandue dans la région éthiopienne; ses nids parsèment toute l'Afrique tropicale, la forêt, la brousse et la savane.

### 3. Termites construisant des nids hypogés ou habitant des termitières mixtes.

(a) Nous trouvons à nouveau ici des Termites champignonnistes de la sous-famille des *Macrotermitinae* et appartenant au genre *Ancistrotermes* SILVESTRI, extrêmement répandu dans la région. Nous avons déterminé deux espèces, chacune largement distribuée: *Ancistrotermes latinotus* SILVESTRI et *A. cavithorax* SJÖSTEDT.

Ces espèces sont extrêmement répandues dans la région et ont été pratiquement rencontrées partout; on peut citer les divers habitats suivants: petits nids hypogés, galeries dans des bois en décomposition, galeries de terre sur le sol ou sur des troncs d'arbres vivants, champignonnières situées dans des nids occupés par d'autres espèces, champignonnières dans des nids abandonnés, galeries dans des matériaux ouverts (piquets de clôture, charpentes, etc.). SCHMITZ [1956] signale que *Ancistrotermes latinotus* SILVESTRI est, en Uélé, parmi les Termites, le principal ennemi des cultures sur pieds (cotonnier, maïs).

(b) Moins abondante est l'espèce champignonniste *Odontotermes* sp.

## B. Importance des populations de Termites en forêt équatoriale.

### 1. Nécessité d'évaluation quantitative.

Les Isoptères jouent sans conteste un rôle dominant dans les écosystèmes tropicaux. Cependant, comme l'a fait remarquer ADAMSON [1943], il existe très peu de données sur les nombres de Termites, les nombres et les dimensions des termitières, la composition des matériaux de construction utilisés dans les nids et la quantité de matière organique et d'autres éléments immobilisés par suite de l'activité de ces Insectes. Ces données sont pourtant fondamentales si l'on désire examiner avec une certaine précision le rôle agrologique des Termites. Le but des recherches effectuées, d'une part, en forêt équatoriale, et, d'autre part, dans les régions de savane est d'apporter des réponses à ces différentes questions.

## 2. Méthode de dénombrement des populations de Termites.

### a. Prélèvement des termitières.

Douze blocs de 100 m<sup>2</sup> ont été échantillonnés dans la forêt à *Brachystegia laurentii*, dans la réserve forestière de Yangambi. Chaque bloc est divisé en quatre parcelles de 25 m<sup>2</sup>.

Toutes les termitières du bloc sont prélevées, après avoir noté leur localisation, mises en sac et transportées par camion au laboratoire en vue du dénombrement des Insectes. Au laboratoire chaque nid est en outre mesuré (hauteur et diamètre) et sa forme est notée.

### b. Description de l'appareil d'extraction.

Une des principales difficultés qui s'oppose généralement au dénombrement des populations de Termites réside dans le manque d'appareil d'extraction permettant d'évaluer les grands nombres d'individus qui peuplent les termitières. L'appareil de Berlese-Tullgren, tout-à-fait approprié pour l'extraction de la mésofaune, ne convient absolument pas pour de telles extractions.

Aussi avons-nous construit à Yangambi, afin d'entreprendre ce travail, un appareil d'extraction, original, basé sur le principe de l'entraînement des Termites par un courant d'eau [MALDAGUE, 1964].

L'appareil (fig. 5) se compose essentiellement des parties suivantes :

— un bac de *séparation* (1) dans lequel sont déposés les fragments des termitières; les nids sont dans ce but concassés à la machette. Un courant d'eau entraîne les Termites, dans les parties suivantes de l'appareil, les séparant des matériaux plus lourds qui s'amoncellent au fond du bac;

— un *bac-tamis* (2) où s'accumulent les Termites, ainsi que des débris, tandis que l'eau, passant à travers le tamis, est reçue dans un entonnoir et évacuée à l'égout par une gouttière (9) placée à la partie inférieure de l'appareil. Dès qu'une quantité suffisante de matériel est arrêtée par le tamis, on bascule celui-ci de façon à déverser son contenu dans le bac de décantation qui se trouve en contrebas; cette opération est parachevée à l'aide d'un jet d'eau qui permet l'entraînement complet du matériel arrêté par le tamis;

— deux *bacs de décantation* (4 et 5) font suite au bac-tamis; leur rôle est de séparer les Termites des débris qui les accompagnent encore; ces débris, étant plus lourds, se déposent dans le fond des bacs, tandis que les Insectes sont entraînés par le courant d'eau; après passage dans le deuxième bac de décantation, la séparation est complète et ce ne sont plus que des Termites que l'on recueille;

— ces Termites sont reçus, par l'intermédiaire d'un *entonnoir* (6), dans le *collecteur* (7). Celui-ci est constitué d'un cylindre métallique

d'assez faible diamètre, fermé, à sa partie inférieure, par un treillis métallique qui permet à l'eau de s'écouler; ce collecteur mobile, une fois rempli, est basculé autour de son axe de manière à ce que son contenu puisse être récupéré dans un cristalliseur ou un bécher.

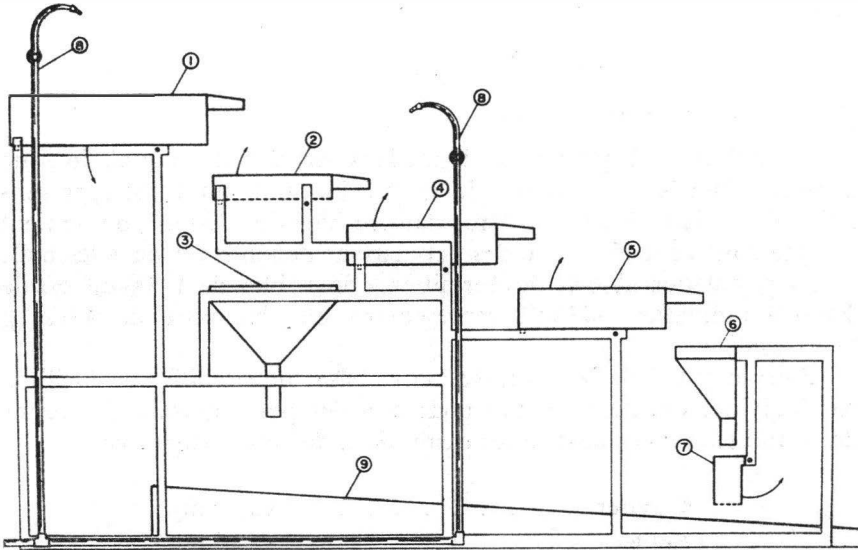


Fig. 5. — Appareil d'extraction quantitative de Termites.

1 : Bac de séparation. 2 : Bac-tamis. 3 : Entonnoir évacuant l'excès d'eau. 4 et 5 : Bacs de décantation. 6 : Entonnoir-récolteur. 7 : Collecteur. 8 : Arrivée d'eau. 9 : Gouttière. Les parties mobiles peuvent être mues dans le sens indiqué par les flèches (d'après MALDAGUE, 1964).

Se rapportant à la figure 5, on peut observer que les différentes parties de l'appareil sont mobiles, ce qui accroît l'efficacité de l'extraction et rend l'utilisation de l'appareil aisée, notamment pour les opérations de nettoyage et de remplissage. C'est ainsi que le bac de séparation (1) peut être aisément vidé de ses débris, après entraînement des Termites, par basculement suivant le sens de la flèche. Il en est de même des bacs de décantation, dont une légère inclinaison vers l'avant facilite le passage du courant d'eau et des Termites à travers les déversoirs. On peut également observer, à la figure 5, les deux arrivées d'eau auxquelles s'attachent des tuyaux de caoutchouc.



c. *Dénombrement des Termites.*

La masse des Termites est donc finalement reçue dans un récipient taré, et pesée.

Pour connaître le nombre d'Insectes, une ou plusieurs aliquotes sont prélevées et pesées; les différentes castes sont dénombrées dans les aliquotes et la population totale de la termitière est ensuite calculée.

3. **Résultats.**

a. *Nombre d'individus et biomasse.*

(1) Population des termitières.

Le tableau XII (pp. 90-91) donne la répartition des populations de Termites dans les 48 parcelles de 25 m<sup>2</sup>. La figure 6 est une représentation de la densité des Isoptères dans le bloc de 1200 m<sup>2</sup>; on ne tient compte dans ce schéma que des populations dénombrées dans les nids.

La population globale des termitières de ce bloc de 1 200 m<sup>2</sup> est de 405 000 individus (338/m<sup>2</sup>) représentant une biomasse de 4 658 g (3,88 g/m<sup>2</sup>).

Pour le calcul de la biomasse, on se base sur le chiffre de 11,5 mg par individu. On tient compte pour cela des poids moyens (moyenne de 50 individus) des différentes castes de *Cubitermes fungifaber*.

Ouvrier . . . . .	12,40 mg
Soldat . . . . .	17,45 mg
Larve . . . . .	10,00 mg

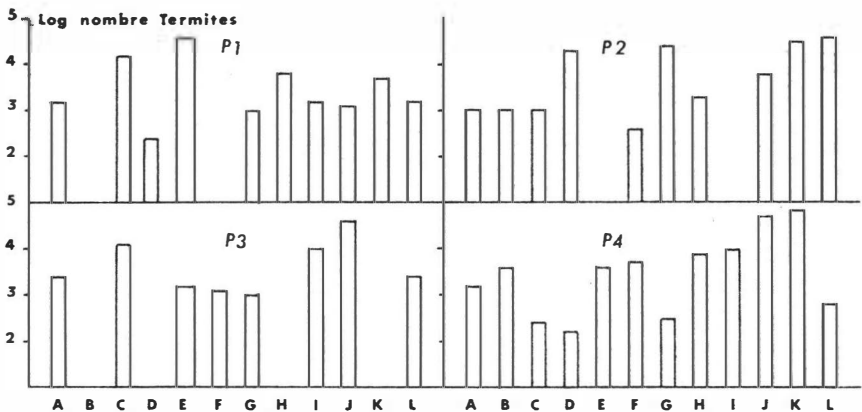


Fig. 6. — Représentation graphique de la distribution des populations de Termites en forêt climax à *Brachystegia laurentii*. — P1 à P4 : parcelles de 300 m<sup>2</sup>. A à L : parcelles de 25 m<sup>2</sup>.

La population étudiée est pratiquement constituée uniquement par cette espèce. On trouve aussi des *Nasutitermes*, *Amiterms*, *Pericapritermes* et *Odontotermes*.

En outre, l'analyse détaillée des populations de treize nids de *Cubitermes fungifaber* (tabl. XIV), donne pour les trois castes principales les pourcentages suivants : ouvriers : 56,17 %; soldats : 1,45 %; larves : 42, 38 %. Le poids pondéré d'un individu est dès lors de 11,45 mg.

## (2) Population des Isoptères en forêt.

Tenant compte également des Isoptères rencontrés en dehors des nids, dans les horizons supérieurs du sol (0-2,5 cm) et dont la densité, déterminée par extraction à l'appareil de Berlese-Tullgren, atteint en forêt à *Scorodophloeus zenkeri*, près de 500 individus/m<sup>2</sup>, on peut estimer que la population d'Isoptères en forêt à *Brachystegia* dépasse largement 8 millions d'individus par hectare [(338 + 500)/m<sup>2</sup>], représentant une biomasse de près de 100 kg (96,3 kg).

Il faut noter en outre que ces dénombrements ne tiennent compte ni des nids souterrains (d'*Ancistrotermes* notamment) et arboricoles, ni des galeries profondes ou de celles longeant les arbres, ni de la périécie des termitières. Elles constituent par conséquent, vraisemblablement, une sous-approximation.

Il ne semble pas exagéré, en conclusion, d'estimer la biomasse des Isoptères, dans cette forêt climax, à plus d'une centaine de kg/ha (10 à 12 g/m<sup>2</sup>).

### b. Nombre des termitières.

Dans le bloc de 1 200 m<sup>2</sup>, cent et cinq termitières ont été dénombrées (875/ha). Il faut remarquer, comme en témoigne le tableau XIII (p. 92) que les populations de ces termitières sont extrêmement variables :

— Il y a 73 termitières dont la population est nulle (catégorie I, tableau XIII) ou inférieure à 1 000 individus (catégorie II); ces 73 nids (69,5 %) ne représentent que 5,15 % de la population totale.

— Au contraire, à elles seules, 11 termitières (10,47 %) représentent 69,13 % de cette population (catégorie IV).

— Entre ces deux groupes se situent 21 nids (20,0 %) représentant 25,7 % de la population totale (catégorie III).

Parmi les termitières mortes, plusieurs sont recouvertes de Mousses, tandis que d'autres sont occupées par des Fourmis. Un autre caractère des nids abandonnés est la disparition de leur forme typique (champignon à chapeaux), le battement des pluies les désagrégeant lentement. Il est ainsi possible d'observer des stades d'évolution parmi ces termitières : un quart est formé de termitières abandonnées (cat. I), un quart de termitières actives (cat. III) ou très actives (cat. IV) et la moitié, de

TABLEAU

Nombre de nids épigés et populations (nombre de *Termites*  
climax à *Brachystegia laurens*)

Blocs	Nids	Parcelle 1		Parcelle 2	
		Nids	Termites	Nids	Termites
A	N	3	1 510	3	1 026
	B		17 365		11 799
B	N	—	—	2	900
	B		—		10 350
C	N	1	16 500	3	1 110
	B		189 750		12 765
D	N	2	250	4	20 499
	B		2 875		235 739
E	N	4	37 384	—	—
	B		429 916		—
F	N	—	—	2	400
	B		—		4 600
G	N	2	1 063	2	25 573
	B		12 225		294 090
H	N	1	7 030	1	1 958
	B		80 845		22 517
I	N	2	1 720	—	—
	B		19 780		—
J	N	1	1 127	3	6 520
	B		12 960		74 980
K	N	2	4 781	4	28 217
	B		54 982		324 495
L	N	2	1 472	4	38 488
	B		16 928		442 612
TOTAL	N	20	72 837	28	124 691
	B		837 626		1 433 947

N : nombre.

B : biomasse en mg.

## XII

et biomasse) de ces nids dans un bloc de 1200 m<sup>2</sup> en forêt  
 tii (d'après MALDAGUE, 1964).

Parcelle 3		Parcelle 4		Total	
Nids	Termites	Nids	Termites	Nids	Termites
5	2 239 25 748	4	1 607 18 480	15	6 382 73 392
—	— —	2	3 695 42 493	4	4 595 52 843
4	11 255 129 433	2	270 3 105	10	29 135 335 053
1	— —	2	150 1 725	9	20 899 240 339
5	1 671 19 217	3	3 669 42 193	12	42 724 491 326
1	1 260 14 490	2	4 947 56 890	5	6 607 75 980
2	999 11 488	2	297 3 416	8	27 932 312 219
—	— —	3	8 219 94 519	5	17 207 197 881
2	8 991 103 396	3	10 343 118 944	7	21 054 242 120
3	39 774 457 401	2	44 913 516 499	9	92 334 1 061 840
—	— —	5	59 985 689 828	11	92 983 1 069 305
1	2 660 30 590	3	650 7 475	10	43 270 497 605
24	68 849 791 763	33	138 745 1 595 567	105	405 122 4 658 903

TABLEAU XIII

*Nombre et population des termitières.*

Catégorie de termitières	Nombre de termitières par catégorie	Nombre moyen d'individus par termitière	Nombre total d'individus par catégorie	Population totale (%)
I : mortes	25 23,80 %	—	—	—
II : population < 1 000	48 45,71 %	435	20 890	5,15
III : 1 000-10 000	21 20,00 %	4 690	104 151	25,70
IV : population > 10 000	11 10,47 %	25 462	280 081	69,13

nids très peu peuplés où une investigation plus poussée aurait sans doute permis d'observer les termitières en construction, d'une part, celles sur le point d'être abandonnées, d'autre part.

Dans une étude sur les termitières d'une savane (« Northern Rupunni Savanna ») de Guyane britannique, GOODLAND [1965], ne faisant aucune distinction quant à la grandeur des termitières, celles-ci variant de quelques pouces de hauteur à d'énormes constructions de 15 pieds de haut et de 12 pieds de diamètre à la base, indique qu'à certains endroits, on compte plus de 100 nids par acre.

#### c. *Dimensions et poids des termitières.*

La hauteur moyenne, au-dessus du sol, de 71 nids est de  $32,74 \pm 3,42$  cm; le diamètre moyen de 49 nids est de  $18,55 \pm 1,98$  cm. Il faut noter que la forme des nids des Termites humivores est, d'une façon générale, fort variable : champignons à un ou plusieurs chapeaux, pagodes, dômes, massues, tourelles, fûts simples; elles sont libres ou appuyées contre des arbres (cas des grandes termitières de *Amitermes*). En ce qui concerne *Cubitermes fungifaber*, la forme typique est un champignon à un ou plusieurs chapeaux.

Outre la partie épigée, les termitières présentent, dans le sol, un socle plus ou moins important d'où partent les galeries formant la périécie du nid.

On peut estimer le poids moyen humide d'une termitière à 25 kg, ce qui représente à raison de 105 termitières pour le bloc de 1 200 m<sup>2</sup>, 2 625 kg, soit environ 22 t/ha (poids frais) ou 17,6 t/ha (poids sec).

d. *Contribution à la biologie de Cubitermes fungifaber* SJÖSTEDT.

La population de 13 nids de *Cubitermes fungifaber* a été analysée en tenant compte des trois castes suivantes : ouvriers (poids moyen : 12,4 mg), soldats (17,45 mg) et individus immatures (10,0 mg).

Le tableau XIV donne pour chacune de ces termitières le nombre, le pourcentage et la biomasse des trois groupes principaux d'individus de la population.

C. *Analyses de sols et matériaux de termitières.*

Tandis que les termitières examinées dans les pages précédentes sont localisées dans la forêt climax de la région de Yangambi, les termitières dont il est question ici sont situées dans la région de Bambesa (3° 26' N; 25° 41' E; altitude : 600 m).

L'échantillonnage a porté sur les différents types de termitières suivants :

Termitière de *Bellicositermes bellicosus* SMEATHMAN.

Termitière de *Bellicositermes natalensis* HAVILAND.

Termitière de *Amitermes unidentatus (evuncifer)* SILVESTRI.

Termitière de *Nasutitermes ueleensis* SJÖSTEDT.

Termitière de *Cubitermes fungifaber* SJÖSTEDT.

Les échantillons proviennent dans chaque cas et de la termitière et du sol avoisinant.

Les analyses ont porté sur :

- La texture (8 fractions). Dans les tableaux ne figurent que le pourcentage d'éléments fins (argile et limon : 0 à 20  $\mu$ ), de sable fin (20 à 250  $\mu$ ), de sable grossier (250 à 2 000  $\mu$ ), ainsi que le refus à 2 mm.
- Le dosage de l'azote organique en pour cent (KJELDAHL).
- Le dosage du carbone organique en pour cent (WALKLEY et BLACK).
- La perte à la calcination en pour cent (dans certains cas).
- Le pH (pour quelques échantillons).
- La couleur du sol sec (MUNSELL).

Nous ne reprenons, dans les pages qui suivent, qu'une partie des résultats des analyses, celles-ci ayant déjà fait l'objet d'une publication [MALDAGUE, 1959]. En revanche, nous approfondirons les conclusions.

TABLEAU XIV

*Nombre et biomasse (g) des différentes castes de Cubitermes fungifaber dans 13 termitières de la forêt à Brachystegia laurentii.*

N° de la termitière	Soldats		Ouvriers		Larves et Nymphes		Total	
	Nombre	Biomasse	Nombre	Biomasse	Nombre	Biomasse	Nombre	Biomasse
3	373 2,3 %	6,51	9 608 59,2 %	119,14	6 249 38,5 %	62,49	16 230	118,14
5	790 1,7 %	13,79	22 302 48,0 %	276,54	23 371 50,3 %	233,71	46 463	524,04
9	654 1,5 %	11,41	25 330 58,1 %	314,09	17 613 40,4 %	176,13	43 597	501,63
10	376 1,5 %	6,56	17 338 69,1 %	214,99	7 377 29,4 %	73,77	25 091	295,32
11	756 1,1 %	13,19	39 659 57,7 %	491,77	28 318 41,2 %	283,18	68 733	788,14
12	72 1,0 %	1,26	5 375 76,1 %	66,65	1 619 22,9 %	16,19	7 066	84,10
13	275 1,6 %	4,80	8 223 48,0 %	101,97	8 630 50,4 %	86,30	17 128	193,06
14	734 1,9 %	12,81	20 678 53,5 %	256,41	17 238 44,6 %	172,38	38 650	441,60
15	345 1,1 %	6,02	17 004 54,3 %	210,85	13 966 44,6 %	139,66	31 315	356,53
16	310 1,2 %	5,41	13 657 52,8 %	169,35	11 898 46,0 %	118,98	25 865	293,74
17	107 1,6 %	1,87	4 951 74,0 %	61,39	1 633 24,4 %	16,33	6 691	79,59
18	307 1,3 %	5,36	13 319 56,5 %	165,16	9 949 42,2 %	99,49	23 575	270,00
19	433 1,4 %	7,56	16 712 54,1 %	207,23	13 746 44,5 %	137,46	30 891	352,24
TOTAL %	5 532 1,45 %	96,53	214 156 56,17 %	2 655,53	161 607 42,38 %	1 616,07	381 295	4 368,13
Moyenne	426	7,43	16 474	204,27	12 431	124,31	29 330	336,0

## 1. Sols de termitière de *Bellicositermes bellicosus* (Macrotermi- tinae KEMNER, 1934).

### a. Description du nid (termitière n° 2).

Cette termitière est située dans une vaste étendue de prairie parsemée de petites collines de terre rouge, construites par *B. bellicosus*. L'ensemble constitue un site caractéristique où l'on dénombre sept à huit nids par hectare. Le tumulus considéré est constitué d'une élévation principale atteignant 2 m de hauteur, entourée de plusieurs dômes secondaires. La périphérie, à la base, est de l'ordre de 6 à 7 m. Vers le centre du nid, situé dans la partie inférieure, la loge royale est occupée par la reine du couple fondateur, qui est un individu de 75 mm de longueur sur 17 mm de largeur. Dans un des deux dômes secondaires, une autre loge royale renfermait, côte à côte, deux reines plus jeunes mesurant environ  $70 \times 17$  mm. Les loges royales sont formées d'un plancher plat ou très légèrement concave et d'une voûte surbaissée. L'argile y est finement maçonnée et l'ensemble est très uni. Autour de la loge royale s'ordonnent de grandes loges renfermant les meules à champignons.

Des galeries partent du bas et s'étendent à des distances considérables; elles constituent la périécie [GRASSÉ, 1949]. Comme tout le sol environnant, cette termitière est truffée de petites meules d'*Ancistrotermes latinotus* SILVESTRI et d'*A. cavithorax* SJÖSTEDT.

### b. Analyses.

Le tableau XV (p. 96) donne les résultats des analyses des sols avoisinants et des sols de termitière de *B. bellicosus* (termitière n° 2).

### c. Conclusions.

1° Il y a un contraste très grand entre le sol avoisinant et celui de la termitière proprement dite. Le sol du pâturage est une terre sablonneuse, noirâtre, humifère (2,60 % de C; 0,264 % de N), très caillouteuse. Le tumulus en revanche est formé d'une argile rouge, pauvre en matière organique (0,52 à 0,74 % de C; 0,057 à 0,081 % de N) et dépourvue de cailloux.

Les *B. bellicosus* vont puiser en profondeur (plusieurs mètres) l'argile destinée à l'édification de leur nid.

2° Le pourcentage d'éléments fins, dans la termitière, augmente du dôme et de la périphérie vers le centre et la base; les matériaux utilisés pour les murailles externes sont moins fins que ceux qui interviennent dans la construction de l'habitable. Il suffit d'observer le contraste entre les groupes I, II, III (68,8 à 73,2 % d'éléments fins) et IV, V, VI (79,3 à 82,0 %). Les Insectes opèrent une sélection des



TABLEAU XV

*Analyses de sols de termitière de Bellicositermes bellicosus  
(d'après MALDAGUE, 1959).*

N° du groupe d'échan- tillons	Couleur du sol sec	Refus	Éléments	Sable	Sable	C	N	C/N	pH	Perte calcination	
			(%)	fin	gros						(%)
A	I	2,5 YR 4/4 - 5/6	0	70,6	11,6	17,8	0,61	0,066	9,24	—	—
	II	2,5 YR 5/6	0	68,8	11,6	19,5	0,69	0,081	8,51	—	—
	III	2,5 YR 5/6	0	73,2	11,4	15,3	0,57	0,057	10,00	5,4	—
	IV	2,5 YR 5/6 - 6/6	0	82,0	11,1	6,8	0,52	0,057	9,12	5,5	—
	V	2,5 YR 4/8 - 5/6	tr.	79,3	11,0	9,6	0,66	0,074	8,91	—	—
	VI	2,5 YR 4/6 - 5/6	tr.	80,3	10,8	8,9	0,72	0,066	10,90	—	—
	VII	2,5 YR 4/4	53	65,5	15,5	19,0	0,74	0,091	8,13	—	—
B	VIII	2,5 YR 3/2 - 3/4	78	31,8	29,7	38,4	2,60	0,264	9,84	6,7-7,0	—
	IX	2,5 YR 4/2	76	20,9	34,6	44,5	1,07	0,112	9,55	7,0	—
	X	2,5 YR 4/2	74	20,1	29,9	50,0	0,90	0,076	11,84	7,0	—
	XI	2,5 YR 4/2	76	20,0	30,7	49,3	0,48	0,051	9,41	—	—
C	XII	7,5 YR 7/4	—	—	—	—	> 30	0,90	—	—	89,30

A. Sols de la termitière.

I : dôme constitué d'une épaisse paroi d'argile rouge.

II : argile des parois latérales du tumulus.

III : muraille externe, à environ 50 cm sous le dôme ; sol rouge, très compact, argileux, sans cailloux.

IV : parois des loges, dans la partie centrale du nid.

V : partie inférieure du nid; argile rouge.

VI : échantillons prélevés à 40 cm de profondeur par rapport à V; ils sont également à 40 cm environ par rapport au sol avoisinant; échantillons de la partie hypogée du tumulus; sol rouge sans cailloux.

VII : échantillons pris au même endroit que VI, mais à 50-60 cm de profondeur par rapport au niveau du sol : mélange de terre noire et d'argile rouge, cailloux; on se trouve ici sous la termitière proprement dite.

B. Sols extérieurs.

VIII : échantillons prélevés dans le pâturage à 10 cm de profondeur; terre noire, humifère, caillouteuse.

IX : idem à 25 cm de profondeur.

X : idem à 50 cm de profondeur; terre noire avec une légère coloration rouge sombre, caillouteuse.

XI : idem à 65-70 cm de profondeur; terre plus rougeâtre, mais avec une dominance noirâtre, très caillouteuse.

C. Meules à champignons.

XII : substance friable, cassante, de coloration brun clair à beige.

grains. Nous pouvons de même supposer que les matériaux de la loge royale comptent un pourcentage encore plus élevé d'éléments fins. Réciproquement, pour les sables grossiers, le pourcentage minimal (6,8 à 8,9) s'observe pour les parois des loges et la base, tandis que, pour le dôme et les murailles, il varie de 15,3 à 19,5.

3° La localisation des prises d'échantillons permet d'estimer la profondeur de la partie hypogée de la termitière. Les échantillons du groupe VI, prélevés à 40 cm de profondeur, présentent un refus pratiquement nul et renferment 80,30 % d'éléments fins; les échantillons du groupe VII, au contraire, prélevés à 55 cm, présentent un refus de 53 et 30,8 % d'éléments fins<sup>1</sup> seulement. La termitière proprement dite atteint par conséquent une profondeur de 45 à 50 cm. Ce pourcentage d'éléments fins (30,8) est néanmoins nettement supérieur à celui des échantillons correspondants du sol extérieur (groupe X) qui se caractérisent par un refus de 74 et 5,2 % d'éléments fins<sup>1</sup>.

La partie située sous la termitière est une zone de transition où le passage fréquent des Isoptères produit un brassage du sol, responsable de l'enrichissement des horizons supérieurs par des éléments fins puisés en profondeur.

4° Les taux de carbone et d'azote sont très faibles pour les sols du nid et nettement inférieurs à ceux du sol avoisinant. Le rapport C/N ne montre pas de différence appréciable.

5° Les meules à champignons ont un pourcentage de carbone très élevé (> à 30); la perte à la calcination atteint 90 %. Ces meules constituent une concentration de matière organique pratiquement non décomposée.

6° Contrairement aux résultats de BOYER [1956], les valeurs du pH sont moins élevées dans les sols de la termitière que dans les sols avoisinants.

## 2. Sols de termitières de *Bellicositermes natalensis* (Macrotermitinae KEMNER, 1934).

### a. *Termitière située près de la route Bambesa-Uele.*

#### (1) Description du nid (termitière n° 3).

Grande termitière de près de 3 m de hauteur, extrêmement peuplée. Le profil de ce nid, découpé par de nombreuses tourelles et cheminées, est très différent de celui des *B. bellicosus*. Vers la périphérie, en bordure

---

1. Le taux d'éléments fins est calculé par rapport à l'échantillon global, refus compris, et non par rapport à la fraction de 0 à 2 mm, comme c'est le cas dans les tableaux.

de l'habitacle, dans des loges d'argile, se trouvent des agglomérations humides de couleur gris foncé et de consistance molle, formées de pâte de bois malaxée avec le suc salivaire; ce sont des meules à champignons en formation. Les meules à champignons typiques, blanchâtres, d'une consistance de carton, se trouvent plus à l'intérieur. Notons encore, dans certaines loges, de petits amas de sciure de bois que nous n'avions pas observés dans les nids de *B. bellicosus*. Ce fait a été signalé par GRASSÉ [1944].

Les galeries sont plus nombreuses que dans les termitières de *B. bellicosus*. Autre différence : absence de meules à champignons de *Ancistrotermes*. Dans la loge royale, de vastes dimensions, se trouvait une énorme reine (85 × 27 mm), entourée d'un grand nombre d'ouvriers. La loge présente l'aspect d'un bloc d'argile durci, extrêmement résistant. Le plancher, légèrement concave et très uni, ovale, mesure 19 cm de longueur sur 11 de largeur; son épaisseur atteint 52 mm d'argile compacte. Le toit est formé, en périphérie, d'une voûte légèrement surélevée et se transforme, au centre, en une sorte de tunnel; la distance maximale entre le point le plus élevé du tunnel et le plancher est de 24 mm tandis que la partie la plus élevée de la voûte ne surplombe le plancher que de 12 mm, hauteur insuffisante pour loger la reine, qui est nécessairement prisonnière dans le « tunnel », allongé dans le sens de la loge et mesurant 11 × 4,7 cm. L'épaisseur du toit est de 55 mm; la muraille, au niveau de la jonction du toit avec le plancher, est mince, à peine 5 mm; à cet endroit se trouvent quelques petits trous permettant le passage des ouvriers et des soldats. Le plancher est supporté par huit piliers de 2 cm de diamètre. Cette loge est nettement plus vaste que celle relatée par FULLER [1915]; la reine, tout en n'y étant pas comprimée, n'y jouit pas d'une grande liberté de mouvement.

## (2) Analyses.

Le tableau XVI donne les analyses des sols avoisinants et des sols de termitière de *Bellicositermes natalensis* (termitière n° 3).

## (3) Conclusions.

1° Comme pour le nid de *B. bellicosus*, nous trouvons un contraste très net entre le sol avoisinant et le sol de termitière :

— *sol de termitière* : argileux (70 % d'éléments fins) et pauvre en matière organique (0,76 % de C; 0,081 % de N);

— *sol extérieur de surface* : sablonneux, caillouteux (15,3 % d'éléments fins; voir note (1), p. 97), plus riche en matière organique (1,17 % de C; 0,122 % de N).

Ces Isoptères puisent en profondeur les éléments fins qu'ils utilisent comme matériaux.

TABLEAU XVI

*Analyses de sols de termitière de Bellicositermes natalensis*  
(d'après MALDAGUE, 1959).

N° du groupe d'échantillons	Couleur du sol sec	Refus	Éléments fins (%)	Sable fin (%)	Sable gros (%)	C (%)	N (%)	C/N	pH	Perte calcination
A	2,5 YR 4/2 - 4/4	0	69,7	15,1	15,2	0,76	0,081	9,38	5,3	—
B	2,5 YR 3/4	73	56,5	20,2	23,3	1,17	0,122	9,59	5,9	—
C I	2,0 YR 6/2	—	—	—	—	> 30	1,08	—	—	83,20
II	5,0 YR 6/2	—	—	—	—	> 30	0,463	—	—	82,40

- A. Sols de la termitière — les échantillons proviennent de parties fraîchement reconstruites.
- B. Sols extérieurs — échantillons de surface; sol brun-rouge, humifère, caillouteux.
- C. I. Meules à champignons  
II. Sciure — matière finement divisée, amorphe, de couleur gris-beige foncé à l'état humide.

2° Les taux de carbone et d'azote sont à nouveau très faibles pour les sols de termitières; ils sont légèrement plus élevés que pour l'édifice du *B. bellicosus* (0,76 % de C contre 0,63; 0,081 % de N contre 0,067).

3° Le rapport C/N est pratiquement semblable pour les échantillons de la termitière (9,38) et ceux du sol avoisinant (9,59). La similitude s'étend aux chiffres trouvés pour le nid du *B. bellicosus*.

4° La composition des meules à champignons des deux espèces de *Macrotermitinae* est semblable.

5° Les valeurs de pH sont plus élevés pour le sol extérieur que pour les sols du nid; la différence est moindre que dans le cas du nid de *B. bellicosus*.

b. *Termitière à Sassi, sur l'Uele* (à 30 km de Bambesa).

(1) Description du nid (termitière n° 23).

Nid de forme typique, fortement découpé, présentant des dômes secondaires, des cheminées, tourelles et épaulements divers. La termitière est située dans un paysage de savane (savane anthropique) où le sol est constitué d'une couche de terre, parfois très mince, mêlée de

concrétions nodulaires, recouvrant une véritable cuirasse latéritique. La termitière est construite à l'aide d'argile rouge prélevée en profondeur, peut-être sous la cuirasse.

(2) Analyses.

Le tableau XVII donne les analyses des sols avoisinants et des sols de termitière de *Bellicositermes natalensis* (termitière n° 23).

TABLEAU XVII

*Analyses de sols de termitière de Bellicositermes natalensis*  
(d'après MALDAGUE, 1959).

N° du groupe d'échantillons	Couleur du sol sec	Refus	Éléments fins (%)	Sable fin (%)	Sable grossier (%)	C (%)	N (%)	C/N
A	2,5 YR 3/2	0	62,5	21,4	16,1	1,62	0,155	10,5
surface B à 50 cm à 1 m	—	—	—	—	—	2,77	0,306	—
	2,5 YR 3/4	85	58,6	18,4	23,0	2,06	0,216	—
						0,98	0,102	9,60

A : Sols de termitière.

B : Sols extérieurs en surface, à 50 cm et à 1 m de profondeur; terre argileuse rouge sombre, mêlée de concrétions latéritiques.

(3) Conclusions.

1° Le sol de la termitière présente un pourcentage d'éléments fins (62,5) beaucoup plus élevé que le sol extérieur (8,8; voir note (1), p. 97), bourré de concrétions latéritiques (85 % de refus).

2° Les taux de carbone et d'azote sont plus élevés pour le sol de termitière que pour le sol extérieur à 1 m de profondeur, tandis qu'ils sont moindres pour le sol de surface ou le sol à 50 cm de profondeur.

**3. Conclusions des analyses de sols des termitières de Macrotermitinae.**

Il est intéressant de comparer les résultats obtenus pour ces termitières de *Macrotermitinae* avec ceux de HESSE [1955] et BOYER [1956]. BOYER a étudié des échantillons provenant de grands nids de *Bellicositermes natalensis* de Côte-d'Ivoire et de *Bellicositermes* d'Oubangui-Chari, ainsi que des matériaux de termitières d'humivores forestiers,

*Thoracotermes* sp. et *Sphaerotermes sphaerothorax*. Plusieurs de ses observations sont comparables aux nôtres : « Les grosses modifications sont surtout d'ordre physico-chimique : manque d'humus et richesse en éléments fins (argile), pH toujours voisin de la neutralité et supérieur de 1 à 2 unités par rapport aux sols environnants <sup>1</sup>. La teneur en carbone est sous la dépendance de l'origine des matériaux utilisés. Pour les constructions, suivant le groupe des termitières, elle va de 0,35 à 1,54 % <sup>2</sup>. Les meules atteignent et dépassent 40 % <sup>3</sup>. La teneur en azote total reste uniformément basse dans les deux groupes (0,05 %) <sup>4</sup>, sauf pour les meules où elle peut atteindre 1,60 % <sup>5</sup> ».

Les résultats de HESSE [1955] concernent les grands édifices de *Macrotermes goliath*, *Bellicositermes bellicosus* et *B. natalensis* de l'Est africain. Le même auteur estime qu'il n'y a pas de pH spécifique à la termitière mais qu'il varie de 5 à 10, sauf dans le cas de termitières calcareuses, et qu'il correspond au pH du sol avoisinant. De la confrontation de ces résultats, nous nous rallions à l'opinion de HESSE tout en estimant nécessaire la mise au point suivante : le pH des sols de termitière correspond au pH des sols avoisinants, prélevés à la même profondeur que celle d'où proviennent les matériaux de la termitière. En ce qui concerne la matière organique, HESSE compare des termitières habitées et non habitées. Les chiffres cités varient en général de 0,2 à 0,9 % de C (max. 1,3 %) et pour l'azote de 0,03 à 0,09 % (max. 0,2 %). Au point de vue cations échangeables, en accord avec HESSE et BOYER, on peut conclure que les termitières ont un contenu en cations ainsi qu'une capacité d'échange plus élevés que les sols avoisinants. Suivant BOYER : « Les Termites semblent responsables de l'accumulation au sein de la termitière des bases, principalement Ca et Mg, en pourcentage supérieur à ceux du sol ».

#### 4. Sols de termitière de *Amitermes unidentatus evuncifer* Amitermitinae KEMNER, 1934).

##### a. Description du nid (termitière n° 9).

Vaste formation subsphérique de près de 1 m de diamètre, légèrement aplatie au sommet et dont la base s'enfonce quelque peu dans le sol. Il s'agit d'un nid en grande partie épigé, mais avec une petite portion souterraine (« nid mi-souterrain, mi-épigé »).

1. En ce qui concerne le pH, nos résultats sont tout à fait différents : pH proches de la neutralité ou en tous cas plus élevés pour les sols extérieurs, pH plus acides pour les sols de termitières.

2. Nous avons obtenu des valeurs de 0,50 à 4,00 % ; voir plus loin.

3. Toutes nos meules dépassent 30 % de C.

4. Nous avons trouvé pour les nids de *Bellicositermes* des valeurs de 0,05 à 0,08 % tandis que, pour d'autres termitières, les teneurs en N atteignent 0,04 à 0,4 % ; voir plus loin.

5. Nos chiffres varient de 0,40 à 1,24.

La structure interne est constituée d'une multitude de petits alvéoles limités par des parois très fines. Le matériau relativement dur est formé de « carton stercoral » de coloration foncée, presque noir ou gris-noirâtre.

Une coupe dans la paroi des alvéoles révèle trois zones :

— une zone interne constituée d'un mélange d'argile et de bois malaxé avec les sucs salivaires, et de coloration brun-rouge sombre;

— deux zones externes formées de mortier stercoral, de coloration brun-noir; cet enduit unifie les parois des alvéoles dont l'épaisseur varie de 1 à 3 mm. Les alvéoles sont très irréguliers, en général allongés avec de nombreux coudes; ils communiquent entre eux par des orifices de 2 mm de diamètre. GRASSÉ [1949] décrit ces nids (de Guinée notamment) comme s'appuyant toujours à des arbres morts et atteignant jusqu'à 5 m de hauteur.

SJÖSTEDT [1925] observe que cette espèce construit des nids, soit libres, soit disposés près de palmiers ou d'arbres. Il ajoute que les nids libres ont une forme hémisphérique ou fortement arrondie et mesurent environ 40 cm de hauteur. Sans doute le genre *Amitermes*, à nids très variables, a-t-il, pour la même espèce, différentes formes de nids suivant les régions.

Le nid est entièrement revêtu d'un recouvrement argileux de 0,5 à 2 cm d'épaisseur. De grandes champignonnières, appartenant à *Ancistrotermes latinotus*, sont principalement localisées à la base du nid; les galeries, trous et replis des meules sont bourrés de larves et de paquets d'œufs agglutinés; les champignonnières sont recouvertes d'un duvet de mycelium et portent des mycotêtes. Il y a cohabitation de deux espèces; GRASSÉ [1949] rapporte également un cas de cohabitation avec *Ancistrotermes crucifer*.

#### b. Analyses.

Le tableau XVIII rapporte les résultats des analyses des sols avoisinants et des sols et matériaux de termitière de *Amitermes unidentatus* (*evuncifer*) (termitière n° 9).

#### c. Conclusions.

1° Le sol avoisinant est argileux; on n'observe guère de différence entre le taux d'éléments fins de la partie externe de la termitière, du sous-sol ou des sols avoisinants.

2° Il y a augmentation des teneur en carbone et en azote dans la termitière :

— le recouvrement argileux présente des taux de C (4,18 %) et d'azote (0,222 %) élevés, résultant du malaxage de l'argile avec des débris

végétaux et de la salive riche en protéines. Le rapport C/N élevé (18 à 19) témoigne de matière organique relativement peu décomposée (substances ligneuses);

— pour la partie interne du nid (alvéoles), nous obtenons 14 % de C et 0,75 % d'azote; il s'agit d'un mélange de bois, d'argile et de mortier stercoral. Le taux d'azote élevé est ici le plus caractéristique et résulte des substances stercorales.

TABLEAU XVIII

*Analyses de sols de termitière de Amitermes unidentatus (evuncifer)*  
(d'après MALDAGUE, 1959).

N° du groupe d'échantillons	Couleur du sol sec	Refus	Éléments fins (%)	Sable fin (%)	Sable grossier (%)	C (%)	N (%)	C/N	Perte calcination
I	2,5 YR 4/2	0	63,5	12,1	24,4	4,18	0,222	18,82	—
II	2,5 YR 4/2-3/4	0	61,0	17,7	21,2	1,98	0,192	10,31	—
III	2,5 YR 4/2	0	66,0	14,9	19,1	0,76	0,092	8,26	—
IV	2,5 YR 3/2-3/4	0	59,0	18,8	22,1	2,29	0,247	9,27	—
V	2,5 YR 4/2	0	—	—	—	14,00	0,750	18,66	37,80

- I. Recouvrement externe : argile malaxé avec des débris végétaux, le tout formant un matériau rouge sombre.
- II. Sol situé en dessous du nid proprement dit.
- III. Sous-sol de la termitière : sol rouge foncé, argileux.
- IV. Sol extérieur, en surface, sous la litière : sol humifère brun-rouge foncé.
- V. Matériaux de la termitière : parois des alvéoles : mélange d'argile, de bois mâché, de sucs salivaires et de mortier stercoral.

## 5. Sols de termitière de *Nasutitermes ueleensis* (*Nasutitermitinae* HARE, 1937).

### a. Description du nid (termitière n° 12).

Termitière épigée, maçonnée, en forme de champignon, adossée à un tronc d'arbre. La structure interne présente un grand nombre de petites loges, maçonnées à partir de matériaux sablonneux grisâtres.

### b. Analyses.

Le tableau XIX (p. 104) donne les analyses des sols avoisinants et des sols de termitière de *Nasutitermes ueleensis* (termitière n° 12).



## TABLEAU XIX

*Analyses de sols de termitière de Nasutitermes ueleensis*  
(d'après MALDAGUE, 1959).

N° du groupe d'échan- tillons	Couleur du sol sec	Refus	Éléments fins (%)	Sable fin (%)	Sable gros (%)	C (%)	N (%)	C/N
I	7,5 YR 4/2	0	55,0	29,5	15,5	3,94	0,325	12,12
II	7,5 YR 3/2	0	40,4	24,7	34,9	4,98	0,322	15,46
III	7,5 YR 5/2	0	23,5	32,7	43,8	2,07	0,138	15,00

- I. Sols de la termitière : parois des alvéoles, matériaux grisâtres, friables.  
 II. Sols extérieurs de surface, à proximité du tronc d'arbre.  
 III. Sol du pâturage avoisinant : sol noir humifère, renfermant racines et débris organiques.

### c. Conclusions.

1° Le pourcentage d'argile (0 à 2  $\mu$ ) est plus élevé pour les sols de termitière (44 à 50) que pour les sols III (20). Il y a donc concentration d'éléments fins dans la termitière.

2° Taux de carbone et d'azote. Nous ne tenons pas compte ici des échantillons II dont la composition est hétérogène (mélange de sol de termitière et de sol extérieur). On constate un net enrichissement en carbone et en azote pour la termitière. Il n'y a pas ici, comme dans le cas du nid de *Amitermes*, d'incorporation à l'argile de matière organique brute; l'augmentation du taux de carbone (1,90 fois plus pour le sol de termitière) et particulièrement du taux d'azote (2,36 fois plus) est une conséquence du malaxage de la terre avec de la salive, d'où résulte un matériel maçonné.

## 6. Sols de termitières de *Cubitermes fungifaber* (Mirocapritermitinae KEMNER, 1934).

### a. Termitières situées à proximité de la route Bambesa-Sassi.

#### (1) Description des nids (termitière n° 28).

Termitières en champignons, dans un site de savane, formées d'un matériau grisâtre, sablonneux. Sol environnant très pauvre, végétation clairsemée. Partant de la base du nid, de nombreuses galeries conduisent dans le sol et y constituent une périécie bien développée. La loge

royale est localisée aux environs du quart inférieur du fût. La structure interne est alvéolaire; les cellules, de section subcirculaire, ont généralement 1 à 2 cm de hauteur et 1 à 3 cm de longueur; leurs parois ont une épaisseur de 1 à 2 mm; certains alvéoles confluent pour former des chambres plus grandes; les communications d'une chambre à l'autre se font par de petits orifices circulaires de 2 mm de diamètre; il peut y avoir 5 à 7 orifices par chambre.

(2) Analyses.

Le tableau XX donne les analyses des sols avoisinants et des sols de termitières de *Cubitermes fungifaber* (termitière n° 28).

TABLEAU XX

*Analyses de sols de termitière de Cubitermes fungifaber  
(d'après MALDAGUE, 1959).*

N° du groupe d'échantillons		Couleur du sol sec	Refus	Éléments fins (%)	Sable fin (%)	Sable gros (%)	C (%)	N (%)	N/C
A	I a	10 YR 4/2-6/2	0	46,0	42,4	11,6	1,51	0,122	12,37
	I b	10 YR 4/2-5/2	0	46,0	39,2	14,7	1,30	0,103	12,62
	moyenne	—	0	46,0	40,8	13,1	1,40	0,112	12,50
B	II	10 YR 5/2	0	24,5	45,2	30,1	1,13	0,082	13,78
	III	10 YR 6/2	0	22,9	50,2	26,9	0,66	0,054	12,22
	IV	10 YR 6/2-7/2	0	23,4	49,7	26,8	0,51	0,039	13,07
	V	10 YR 7/2	0	27,5	49,3	23,2	0,32	0,034	9,41

A. Sols des termitières.

Ia et Ib : sols provenant de deux termitières voisines; substances grisâtres, friables.

B. Sols avoisinants.

II : sols de surface (0 à 5 cm), grisâtres, légèrement noirâtres (un peu plus que I).

III : échantillons prélevés à 25 cm de profondeur; terre grise, plus humide.

IV : échantillons prélevés à 50 cm; sol gris avec petites infiltrations rouge-ocre de fer oxydé (à partir de 35 à 40 cm) (gley réticulé).

V : échantillons prélevés à 60 cm; sol gris, humide, infiltré de digitations rouge-ocre plus abondantes.

(3) Conclusions.

1° Le pourcentage d'éléments fins est plus élevé pour les sols de termitières que pour les sols extérieurs, même à une profondeur de 50

à 60 cm. Nous trouvons en moyenne 33 % d'argile (0 à 2  $\mu$ ) pour les sols de termitières contre 15 à 18 % pour les sols environnants. Les Termites opèrent donc un choix de matériaux.

2° Il y a un net enrichissement en carbone et en azote. Les sols de termitières renferment en moyenne 1,40 % de C et 0,112 % de N, teneurs supérieures à celles des échantillons de surface (1,13 % C; 0,082 % N). Les termitières sont maçonnées à partir de matériaux fins, malaxés avec des sucres salivaires. Dans les sols environnants, il y a diminution progressive des taux de C et de N avec la profondeur.

#### b. *Termitières à Sassi.*

##### (1) Description du nid (termitière n° 26).

Termitière en champignon, sur dalle latéritique, dans un site de savane anthropique. Sur la plus grande partie de la savane, la cuirasse latéritique est presque affleurante, la végétation est rabougrie, formée de touffes de graminées n'atteignant pas 30 cm de hauteur; le sol est jonché de gros blocs de latérites; dans cette partie il n'y a pratiquement pas de termitières. Au contraire, en bordure de cette zone principale, s'étend une bande de terrain où la dalle latéritique est plus profonde; les termitières y sont nombreuses; on distingue les petits nids des *Cubitermes* ainsi que les constructions de *Bellicositermes natalensis*, spécialement aux endroits où le sol est plus profond; à l'emplacement de la termitière n° 23 (tabl. XVII), le banc latéritique se situe à une profondeur légèrement supérieure à 1 m.

##### (2) Analyses.

Le tableau XXI donne les résultats des analyses des sols avoisinants et des sols de termitières de *Cubitermes fungifaber* (termitière n° 26).

##### (3) Conclusions.

1° Texture plus fine pour les sols de termitières que pour les sols extérieurs qui renferment de nombreux nodules latéritiques dont l'abondance augmente avec la profondeur (15 % de refus en surface; 67 % à 50 cm; 85 % à 1 m).

2° Les taux de carbone et d'azote sont supérieurs pour les sols de termitières et beaucoup plus élevés que pour les sols des termitières de la route Bambesa-Sassi (3,81 % de C et 0,358 % de N, contre 1,40 % C et 0,112 % N). La teneur en C et N des sols environnant est également supérieure à celle du site précédent (2,77 % C et 0,306 % N contre 1,13 % C et 0,082 % N). Ces caractères édaphiques sont en relation avec la végétation; très clairsemée le long de la route Bambesa-Sassi (site n° 28), elle est constituée ici (site n° 26) de grandes graminées formant sur le sol une litière assez abondante. Il ressort clairement de

## TABLEAU XXI

*Analyses de sols de termitières de Cubitermes fungifaber  
(d'après MALDAGUE, 1959).*

N° du groupe d'échantillons	Couleur du sol sec	Refus	Élé- ments fins (%)	Sable fin (%)	Sable gros- sier (%)	C (%)	N (%)	C/N
I	5,0 YR 4/2	0	73,8	20,0	6,1	3,81	0,358	10,64
II	5,0 YR 4/2	15	61,5	22,1	16,4	2,77	0,306	9,05
III	2,5 YR 3/2	67	52,5	20,0	27,5	2,06	0,216	9,53

I. Sol brun foncé de termitière.

II. Sol avoisinant, en surface, sol brun-rouge.

III. Sol avoisinant, à 50 cm de profondeur; nombreuses concrétions ferrugineuses nodulaires.

cette comparaison que les teneurs en carbone et en azote des termitières de *Cubitermes* sont fonction des teneurs en ces éléments dans le sol environnant; ces taux sont toujours plus élevés pour les sols des nids par suite du travail de malaxage des Insectes (enrichissement d'origine physiologique).

Le tableau XXII donne les taux de carbone et d'azote des sols des termitières des sites 26 et 28 ainsi que des sols environnant.

## TABLEAU XXII

*Taux de carbone et d'azote des sols de termitières de Cubitermes fungifaber  
(d'après MALDAGUE, 1959).*

	Site n° 28			Site n° 26		
	C (%)	N (%)	C/N	C (%)	N (%)	C/N
Sols de termitières . . . . .	1,40	0,112	12,50	3,81	0,358	10,64
Sols avoisinants, en surface. . . . .	1,13	0,082	13,78	2,77	0,306	9,05
Sols avoisinants, à 50 cm de profon- deur . . . . .	0,51	0,039	13,07	2,06	0,216	9,53

## D. Rôles agrologiques des Termites en région équatoriale.

Toutes les espèces de Termites mentionnées ci-dessus appartiennent à la famille des *Termitidae* LIGHT, 1921. Ces espèces n'hébergent pas de Flagellés symbiotiques dont le rôle est généralement de participer à la digestion de la cellulose. Étant donné l'absence de ces symbiotes, les matières végétales utilisées par ces espèces doivent subir au préalable une décomposition plus ou moins avancée; ce régime alimentaire humivore est celui de la grande majorité des Termites africains.

SJÖSTEDT [1926] cite 491 espèces de Termites qui peuvent se ranger comme suit :

— 16 espèces utilisent des végétaux vivants; on trouve parmi celles-ci les Termites des récoltes, fléau de l'Afrique du Sud et de différentes parties du Kenya;

— 43 espèces attaquent le bois humide partiellement décomposé et y vivent (*Calotermitidae* et *Rhinotermitidae*);

— 16 espèces consomment du bois humide mais vivent dans des nids souterrains;

— 416 espèces sont humivores, construisant des termitières épigées, hypogées ou arboricoles.

Il en résulte relativement peu de dégâts de Termites en Afrique, contrairement aux États-Unis où la majorité des espèces sont xylophages ou lignicoles; notons cependant les dégâts des *Coptotermes* de la côte africaine orientale et, dans les zones sèches, les attaques des herbagés pouvant entraîner des processus érosifs.

Les Termites humivores considérés (*Cubitermes*, *Amitermes*, *Pericapritermes*, *Nasutitermes*) influencent le cycle de la matière organique de trois façons différentes.

### 1. Influence sur la matière organique.

L'influence sur la matière organique peut être qualitative et quantitative; elle peut être très variable suivant l'espèce de Termites. La connaissance de la biologie des espèces est indispensable pour estimer leur rôle dans la biocénose.

Parmi les espèces considérées, il faut distinguer :

— des espèces très prolifiques (*Bellicositermes*, *Amitermes*);

— des espèces moyennement prolifiques (*Cubitermes*);

— des espèces peu prolifiques (*Ancistrotermes*).

L'influence sur la matière organique s'exerce par : (a) l'alimentation, (b) la construction des termitières s.l., (c) l'emmagasinage de provisions.

a. *Alimentation et besoins du métabolisme.*

Les espèces humivores utilisent une matière végétale ayant subi une décomposition préalable provoquée par des Champignons, des Bactéries, des organismes de la pédofaune, etc. De plus, leur tube digestif héberge des microorganismes dont le rôle doit s'apparenter à celui des Flagellés symbiotiques. Une grande quantité de débris végétaux disparaît ainsi par suite de l'intervention des Isoptères (voir p. 115).

A l'instar des *Lumbricidae*, les Termites peuvent également consommer la matière organique, mêlée à la terre; les Termites extraient l'humus du complexe sol-humus et laissent un résidu qui sert dans certains cas de matériau de construction (cas du carton stercoral des *Amitermes*).

b. *Construction des termitières s.l.*

De nombreuses espèces utilisent des matériaux organiques plus ou moins décomposés, voire non décomposés pour leurs constructions. En ce qui concerne les termitières étudiées, nous avons rencontré comme matériaux :

- le sol, prélevé à des profondeurs variables, parfois considérables (cas des *Macrotermitinae*);
- le bois et d'autres substances ligneuses ou cellulosiques;
- la salive, servant de liant et contribuant à l'accroissement du taux d'azote des matériaux malaxés;
- les substances stercorales, riches en matière organique.

Les meules à Champignons et les sciures des espèces champignonnistes (*Bellicositermes*, *Ancistrotermes*) constituent des concentrations de matière végétale brute agglomérée par la salive.

HOLDAWAY [1933] a analysé les matériaux de construction d'une espèce australienne *Eutermes* (*Nasutitermes*) *exitiosus* HILL et donne les chiffres suivants :

Partie du nid	Cellulose (%)	Lignine (%)	Lignine/cellulose
Partie externe . . . . .	5	24	4,8
Partie moyenne. . . . .	7	30	4,3
Partie interne . . . . .	9	31	4,4

Le rapport lignine/cellulose varie aux environs de 4,5, alors que dans le bois il vaut 0,5; il en résulte que la lignine n'est pas digérée alors que la cellulose l'est en grande partie.

c. *Emmagasinage de provisions.*

Diverses espèces utilisent des quantités assez considérables de matière organique pour les emmagasiner dans les nids.

## 2. Influence sur le sol.

Cette influence est sous la dépendance de plusieurs facteurs.

a. *Espèce de Terme.*

Nous avons vu le contraste entre les grands édifices des *Bellicositermes*, les termitières de *Amitermes*, celles plus petites des *Cubitermes*, *Nasutitermes* et *Pericapritermes* et les nids encore moins étendus des *Ancistrotermes*. Il est évident que par leur volume considérable les grandes constructions des *Macrotermitinae* ont une influence nettement plus marquée sur le sol que les autres de dimensions plus réduites.

Suivant l'espèce aussi, les matériaux diffèrent :

— les *Bellicositermes* vont puiser en profondeur l'argile nécessaire; ils transportent de ce fait des tonnes de matériel argileux de la profondeur en surface;

— les autres espèces rencontrées se contentent du sol plus ou moins superficiel.

b. *Ensemble d'autres facteurs.*

Climat, type de sol, végétation. Les *Bellicositermes* recherchent des sols lourds et sont principalement des espèces de savanes humides; les *Amitermes*, par leur éthologie, préfèrent les lieux arides, tandis que les *Cubitermes*, *Nasutitermes* et *Pericapritermes* sont des espèces forestières.

c. *Abondance de la faune.*

Il y a des régions où le paysage est totalement transformé et où la succession des termitières est telle que tout le sol a pratiquement été remanié (Ubangui, Moyen-Congo, Est du Cameroun, Rhodésie, larges secteurs du Congo Kinshasa). Nous avons vu également que les forêts équatoriales sont caractérisées par un grand nombre de petites constructions, enrichies en matière organique. L'influence des Termites sur le sol ne se limite pas aux parties visibles des nids, mais à tous les ouvrages, aussi bien souterrains qu'épigés ou arboricoles.

Les galeries sillonnent le sol à des profondeurs qui peuvent être considérables pour les grandes espèces, alors qu'en forêt la majorité se situent dans les vingt premiers centimètres; ADAMSON [1943], pour la Trinité, donne une profondeur de 15 cm. De ce travail mécanique résulte, pour le sol, une série de conséquences et notamment l'apport en

surface de masses considérables de terre (voir le schéma des interrelations entre Termites, microflore et pédofaune, p. 118). Dans certains cas même, nous pouvons avoir une véritable reconstitution de sols.

GRASSÉ [1950] cite le cas de savanes à latérite de l'Ouest africain où dominent les *Trinervitermes* et les *Cubitermes*. Ces derniers peuvent vivre dans des savanes arides où les affleurements de latérites occupent de grandes surfaces. Ils prennent la terre dans les fissures, entre les bancs de latérites, et contribuent à former sur la dalle même une mince couche de terre permettant l'installation de quelques végétaux; nous avons de cette façon construction d'un sol au-dessus de la latérite. Dans le Sud du Sahara et au Niger, où les *Odontotermes* foisonnent, la remontée en surface de l'argile atteint une importance insoupçonnable [GRASSÉ, 1950]. Les galeries souterraines constituent un réseau d'importance plus ou moins considérable dont l'influence porte sur : l'aération du sol (activation des processus oxydants, phénomènes d'aérobiose, respiration de la faune), l'augmentation de la perméabilité (accélération du drainage), l'ameublissement, etc.

Nous avons également décrit plus haut des constructions de tumuli et de nids au dessus de dalles latéritiques et de concrétions ferrugineuses dans une savane anthropique de l'Uele.

Dans une étude sur la genèse des nappes de gravats dans les sols tropicaux, DE HEINZELIN [1955] met en évidence le rôle que les Termites constructeurs peuvent avoir joué et joueraient encore dans la formation des recouvrements observés au-dessus de ces nappes. Nous reprenons ici les principales conclusions de cette étude. Dans le cas de savanes, les nappes de gravats intercalés dans les sols observés sont d'origine variée, mais toutes résultent de l'érosion superficielle et ont subi un triage mécanique et une abrasion sous l'effet du ruissellement ou d'une sédimentation plus régulière. Toutes ont séjourné en surface à quelque moment et aucune n'est le résultat d'une transformation purement pédobiologique du substratum. L'activité biologique, particulièrement celle des Termites supérieurs, est un moteur puissant dans la formation des recouvrements meubles. Suivant DE HEINZELIN, ce moteur est le premier qui entre en ligne de compte dans le secteur étudié de la savane.

La grande forêt ombrophile paraît, au contraire, favoriser l'homogénéisation des sols, la dispersion de gravats non classés et sans recouvrement. Cette disposition est attribuée à la protection du couvert végétal contre le ruissellement, à la raréfaction de certaines associations animales et à l'effet mécanique des racines et des souches.

La position des industries mésolithiques dans les sols s'accorde avec la vitesse de recouvrement estimée à  $1 \text{ m/n} \times 1\,000 \text{ ans}$  ( $m$  : mètre;  $n$  : nombre de termitières/are). Des reprises successives de ruissellement et de colluvionnement contribuent à étaler largement sur tout un paysage le recouvrement meuble et le gravat superposés, tous deux



étant dérivés du voisinage. Ceci correspond au cycle du sol et de la matière organique directement lié à l'activité des Termites que nous avons illustré à la figure 7.

### 3. Influence sur la fertilité du sol. Valeur des terres de termitières.

Synthèses des analyses de sols de termitières de Bambesa.

(a) Sols des grandes constructions des *Macrotermitinae* :

- texture plus fine dans les termitières qu'en dehors;
- taux de C et de N moindres dans les termitières;
- meules : accumulation de matière organique brute;
- pH plus acide pour les sols de termitières.

(b) Sols de termitières de *Amitermes* :

- pas de différence de texture;
- matière organique plus abondante que dans le sol avoisinant;
- accumulation de matériaux organiques.

(c) Sols de petites termitières de *Cubitermes* et *Nasutitermes* :

- texture plus fine dans les sols de termitières;
- net enrichissement en C et en N, mais sous la dépendance des teneurs du sol environnant.

Il résulte des analyses effectuées que dans le cas des grandes termitières, le sol est simplement prélevé en profondeur; les grains d'argile et de terre fine sont déposés sans avoir subi de malaxage, la salive servant de liant.

Dans les autres cas, nous avons affaire à des nids maçonnés; les matériaux proviennent d'un sol moins profond, voire superficiel et sont soit malaxés avec des sécrétions salivaires qui les enrichissent en C mais surtout en N, soit imprégnés, au cours du passage à travers le tube digestif, de façon à constituer un mortier stercoral riche en matière organique.

VAGELER [1933] estime que les monticules de terre rouge des termitières sont plus riches en éléments minéraux que les terres grises avoisinantes; il ajoute que dans les Indes, ces terres de termitières ont été exploitées sur une grande échelle avec parfois de remarquables succès. GRIFFITH [1938] distingue, en Uganda, deux types de termitières : (a) des monticules coniques à pentes raides atteignant 2-3 m de hauteur, rouges et de texture argileuse; (b) des monticules plus larges et plus bas, dans les zones arides où le sol est plus léger. Dans le premier cas, les termitières sont stériles; dans le second cas, la croissance du coton-

nier y est meilleure. Le pourcentage de matière organique des sols de termitières, quelle que soit leur nature, est moindre que celui du sol avoisinant; quant à la teneur en éléments minéraux, elle est, dans le premier cas, moindre que dans les sols avoisinants, dans le second, plus élevée. JOACHIM et KANDIAH [1940], à Ceylan, distinguent deux types de termitières; leurs conclusions sont fort semblables aux nôtres :

— pour les termitières de *Cyclotermes redemanni*, de 4 à 6 pieds de hauteur, répandues principalement dans les zones sèches, la texture est plus lourde, mais il y a moins de matière organique et d'azote que pour les sols avoisinants (ceci correspond à nos termitières de *Bellicositermes*);

— pour les petits tumuli de *Hypoterme obscuriceps*, il n'y a pas de différence de texture, tandis que les teneurs en C, N et  $P_2O_5$  sont supérieures à celles des sols avoisinants.

A propos des meules à Champignons, ces auteurs précisent qu'elles ont une teneur en matière organique de plus de 70 %, une teneur en azote de 1,2 à 1,4 %, de faibles teneurs en  $K_2O$  et  $P_2O_5$  mais une teneur élevée en  $CaCO_3$  (3,5 %). Ces meules, une fois incorporées aux sols de la termitière peuvent contribuer de façon appréciable à en augmenter la fertilité. KALSHOVEN [1941] cite des cas contradictoires de fertilité accrue ou diminuée. WILD [1952], en Rhodésie du Sud, trouve que les sols de termitières sont particulièrement fertiles et que cela est dû à une proportion plus élevée d'argile, une réaction plus alcaline et des teneurs en N, Ca, Mg,  $P_2O_5$ , K plus élevées. PENDLETON [1942] estime que la fertilité accrue des sols de termitières de Thaïlande résulte d'une teneur en éléments minéraux plus élevée ainsi qu'à de meilleures conditions d'hydratation. HESSE [1955] et BOYER [1956] trouvent une accumulation de bases ainsi qu'une capacité d'échanges de bases plus élevée pour les terres de termitières. BOYER note principalement une accumulation de Mg et Ca.

La présence d'accumulation de  $CaCO_3$  a été rapportée par MILNE [1938] au Tanganyika, GRIFFITH [1938] en Uganda, PENDLETON [1942] en Thaïlande, WILD [1952] en Rhodésie du Sud, HESSE [1955] dans l'Est africain.

La raison de cette accumulation est à présent inconnue. HESSE [1955] fait des constatations intéressantes à propos de l'accumulation de  $CaCO_3$  dans les termitières du Kenya :

— Dans le district de Magadi, certaines termitières contiennent du  $CaCO_3$  à l'état très divisé mais pas plus que les sols avoisinants, très calcareux. La présence dans les termitières de  $CaCO_3$  est donc inévitable à moins que les Termites le rejettent délibérément.

— Dans les autres districts, les termitières sont calcareuses si elles sont édifiées dans des conditions particulières notamment à partir de

sol déjà calcaireux. Les carbonates sont très divisés au sommet; la teneur augmente avec la profondeur; vers 1 m apparaissent des nodules, à la base il s'agit d'une véritable masse concrétionnée. HESSE a constaté une corrélation entre la nature calcaireuse des termitières et un mauvais drainage du sol environnant. De l'examen de vingt sept termitières non calcaireuses construites par la même espèce, à des stades variés de construction ou de destruction, cet auteur conclut que ces concrétions de carbonates ne proviennent pas de l'activité directe des Termites. L'accumulation de  $\text{CaCO}_3$  serait provoquée, dans ces sols calcaires et mal drainés, par une augmentation de l'évaporation du substrat de la termitière, d'autant plus grande que la végétation qui s'y développe est souvent importante; cette évaporation locale provoquerait un dépôt de carbonates dans la termitière.

#### 4. Influence sur l'érosion du sol.

ADAMSON [1943] estime peu probable que les Termites soient responsables d'un déficit du sol en matière organique, dans les régions où la végétation est luxuriante. Ceci est confirmé par le fait que les espèces de forêt contribuent à enrichir leurs matériaux de construction en carbone et azote. Suivant cet auteur, un tel déficit pourrait cependant se produire dans certaines zones arides d'Afrique où la végétation est clairsemée et les Termites abondants. C'est ainsi que des Termites du genre *Hodotermes* ou *Trinervitermes* peuvent dénuder les zones entourant les termitières et devenir de ce fait un facteur d'érosion [NAUDE, 1934; COATON, 1937].

HARRIS [1949], en Afrique orientale, envisage l'érosion du sol par les Termites, de la façon suivante :

- apport en surface de sol privé de matière organique et manquant de résistance au vent et à l'eau;
- disparition d'humus par digestion ou transport;
- suppression du couvert végétal, exposant le sol à de violentes chutes de pluies succédant à une saison sèche prolongée.

MORISON, HOYLE, HOPE-SIMPSON [1948] estiment que dans le Sud-Ouest du Soudan, l'activité des Termites joue, avec les feux de brousse annuels, les cultures et l'érosion, un rôle important dans l'évolution des sols.

Notons encore que les termitières habitées sont en général dépourvues de végétation; une fois abandonnées, la végétation s'y installe. La flore des termitières est souvent différente de celle du milieu avoisinant; ceci est dû aux changements pédobiotiques locaux ainsi qu'aux modifications du pédoclimat qui en résultent notamment en ce qui concerne la répartition des précipitations [MORISON et *al.*, 1948; WILD, 1952].

## E. Estimation de la dérivation d'énergie par les populations de Termites en forêt équatoriale.

### 1. Utilisation de matière organique et de sols pour l'édification des nids.

Comme nous l'avons indiqué plus haut (p. 93), les sols des termitières de *Cubitermes* représentent, pour la forêt à *Brachystegia laurentii*, un poids sec d'environ 17,6 t/ha. Nous disposons d'autre part, pour calculer les quantités d'éléments immobilisés, des analyses des sols de termitières d'espèces humivores de la région de Bambesa. Pour des sols de termitières de *Cubitermes* (tabl. XXI, p. 107), nous trouvons un taux de carbone de 3,81 % et d'azote de 0,358 %; pour *Nasutitermes ueleensis* (tabl. XIX, p. 104), nous avons un taux de carbone de 3,94 % et d'azote de 0,325 %. En se basant sur ces chiffres, on peut calculer que les termitières de la forêt à *Brachystegia laurentii* immobilisent environ 2,6 t/ha de matière organique, 0,7 t/ha de carbone et 61 kg/ha d'azote.

Nous ne considérons ici que l'immobilisation dans les termitières proprement dites, ne tenant pas compte de l'immobilisation de matière organique résultant des matériaux incorporés dans la péricie des nids et dans le réseau de galeries qui sillonnent le sol forestier ou qui longent les troncs d'arbres, les branches, etc. Ce chiffre de 2,6 t/ha de matière organique immobilisée dans les constructions de *Cubitermes* doit donc être considéré comme une sous-estimation. Des analyses effectuées dans la forêt secondaire à *Scorodophloeus zenkeri* montrent que les horizons supérieurs du sol (litière et horizon de fragmentation) contiennent 3,13 t/ha de carbone, 280 kg/ha d'azote et 20,7 t/ha de matière organique (voir p. 189). Comparant ces chiffres à ceux de l'immobilisation par les termitières, on constate que le carbone, l'azote et la matière organique immobilisés dans les nids représentent respectivement 22,3 %, 21,8 % et 12,5 % de l'immobilisation de ces éléments dans les horizons holorganiques du sol forestier.

Les constructions de Termites immobilisent donc une grande quantité d'éléments qui sont soustraits, momentanément, au cycle des éléments biogènes. Il faut cependant considérer que ces termitières se dégradent, leurs matériaux finissent par s'incorporer à nouveau au sol. On peut en fait considérer que les sols forestiers équatoriaux subissent un cycle qui les incorpore périodiquement dans des constructions de termites (voir p. 118).

### 2. Consommation de matière organique pour les besoins du métabolisme.

Nous considérons le cas de la forêt climax à *Brachystegia laurentii* où les populations de Termites s'élèvent à 10 millions d'individus par

hectare, représentant une biomasse de 10 à 12 g/m<sup>2</sup>. Nous estimons la consommation de matière organique indispensable à assurer les besoins du métabolisme de cette population en suivant deux voies distinctes.

Nous référant au travail de ZEUTHEN [1953], on peut faire l'hypothèse que le métabolisme respiratoire d'un Terme correspond à 8 µl O<sub>2</sub>/h. Comme nous le verrons plus loin (p. 180), des déterminations respirométriques effectuées, à 25 °C, chez *Camponotus noveboracensis* (*Formicidae*), nous ont donné une consommation de 10,7 µl O<sub>2</sub>/individu/h. Une consommation de 8 µl O<sub>2</sub>/h/individu correspond, pour la population de Termites dénombrée, à 8 ml/m<sup>2</sup>/h ou 70 l/m<sup>2</sup>/an. Considérant que l'équivalent calorique du litre d'oxygène vaut 4,7 kcal, cette consommation d'oxygène correspond à 329 kcal/m<sup>2</sup>/an ou à la combustion de 170 g de cellulose /m<sup>2</sup>/an. En supposant que la matière organique du sol renferme 30 % de cellulose, ce dégagement de calories correspondrait à la consommation de 561 g de matière organique /m<sup>2</sup>/an; le métabolisme respiratoire d'une telle population de Termites nécessiterait donc la consommation de 5 à 6 t de matière organique/ha/an.

COOKS [1932, in HUNGATE, 1938] mentionne pour *Zootermopsis* (famille des *Termopsidae*), pourvu de sa faune symbiotique, une consommation moyenne d'oxygène de 224 µl/g/h.

On obtient un chiffre du même ordre de grandeur par une autre voie. Nous référant à DUDICH, BALOGH et LOKSA [1952, in NEF, 1957], on trouve que ces auteurs admettent qu'une macrofaune de 5,84 g/m<sup>2</sup> utilise 240 g/m<sup>2</sup> de matière organique. Si nous extrapolons pour une macrofaune de 10 g/m<sup>2</sup>, ce qui est le cas pour les Isoptères considérés, on obtient 411 g/m<sup>2</sup>; tenant compte d'une activité ininterrompue de cette faune au cours de l'année (1/3 en plus, soit 137 g/m<sup>2</sup>) et d'une température moyenne de 23 °C (1/5<sup>e</sup> en plus, soit 110 g/m<sup>2</sup>) stimulant l'activité des organismes, on obtient une consommation de 658 g/m<sup>2</sup>, soit 6,5 t/ha.

Il semble légitime de conclure de l'ensemble de ces données qu'en conditions équatoriales, les Termites consomment, pour les besoins de leur métabolisme, une quantité de matière organique de l'ordre de 6 t/ha. Nous estimons même qu'il doit s'agir là d'un minimum.

### **3. Fragmentation et incorporation de matière organique au sol et stimulation de la faune et de la microflore du sol.**

En ce qui concerne la stimulation de la microflore, rappelons que ces Termitidae, dépourvus de Flagellés symbiotiques, ont un mycétome constitué de Bactéries et de Bactéroïdes capable d'effectuer l'hydrolyse de la cellulose. Bien que les données fassent ici défaut, on peut considérer qu'une partie importante de la microflore saprophyte des sols forestiers équatoriaux vit en symbiose avec les Termites et effectue ses dégradations dans le tube digestif même de ces Insectes. Outre l'enrichisse-

ment de l'horizon supérieur en matériaux fins, les Isoptères contribuent à l'homogénéisation des horizons supérieurs des sols forestiers (fig. 7). Ce rôle est très marqué dans les forêts, beaucoup moindre dans les jachères à parasoliers (*Musanga cecropioides*), pauvres en termitières.

On constate qu'en forêt la litière est très réduite, tandis que l'horizon F est beaucoup plus important que dans les jachères. D'autre part, les horizons F et H de la forêt contiennent 21 t/ha de matière organique contre 16-18 t/ha pour les jachères malgré un apport annuel de matière végétale supérieur dans les vieilles parasoleraies (14,9 contre 12,4 t/ha) (voir tabl. XXX, p. 145). L'incorporation de la matière organique du sol est donc différente dans les jachères et en forêt.

### F. Conclusions sur le rôle des Termites en forêts équatoriales.

Nous proposons à la figure 7 un schéma des interrelations entre Termites, microflore et faune du sol; la dégradation de la matière organique, dans le cas des jachères, suivrait principalement les voies (2) et (3), tandis qu'en forêt ce sont les voies (1) et (2) qui domineraient. La voie (3) (microbienne) a un effet plutôt minéralisant tandis que les voies (1) et (2), où intervient la faune (Termites et mésofaune du sol), ont une action humifiante. A la suite des données obtenues, on peut considérer que la différence d'incorporation de la matière organique au sol, de même que la vitesse de disparition de la litière en forêt sont une conséquence de l'activité des Termites. A la lumière de ce qui précède, on doit admettre que les populations de Termites sont un facteur primordial de l'équilibre des sols forestiers équatoriaux; en l'absence de ce facteur, le sol ne se reconstitue que lentement; comme nous l'avons vu à la page 71, dans les jachères âgées (15 ans), le sol n'a pas retrouvé son état initial, tel qu'il était sous le couvert forestier.

Les Termites humivores de la forêt équatoriale, contrairement aux *Macrotermitinae* des savanes, ne prélèvent pas leurs matériaux à grande profondeur (plusieurs mètres), mais se contentent de sol plus ou moins superficiel; un choix est cependant effectué, puisque le pour cent d'éléments fins est supérieur dans les matériaux du nid qu'en dehors. Il faut remarquer qu'à la suite de ce processus (triage), les horizons supérieurs du sol s'enrichissent progressivement en éléments fins; ceci est illustré par les chiffres suivants :

	Refus (%)	Éléments fins (%)	Sable fin (%)	Sable grossier (%)
Sol de termitières . . . . .	0	73,8	20,0	6,1
Sol avoisinant (surface) . .	15	61,5	22,1	16,4
Sol avoisinant (50 cm de profondeur) . . . . .	67	52,5	20,0	27,5

Les Termites jouent donc à cet égard un rôle pédogénétique important, ramenant en surface des éléments fins.

On peut conclure, avec GRASSÉ [1950], que les Termites sont les premiers responsables de la disparition rapide de la matière organique tombée au sol; une part importante de celle-ci est utilisée pour le métabolisme respiratoire des populations d'Isoptères; une autre partie est immobilisée dans les constructions; une certaine proportion de cette matière organique se retrouve dans les déjections des Insectes.

On peut réellement considérer, dans ces conditions, un cycle du sol et de la matière organique (fig. 7, voie 1) directement lié à l'activité des Termites.

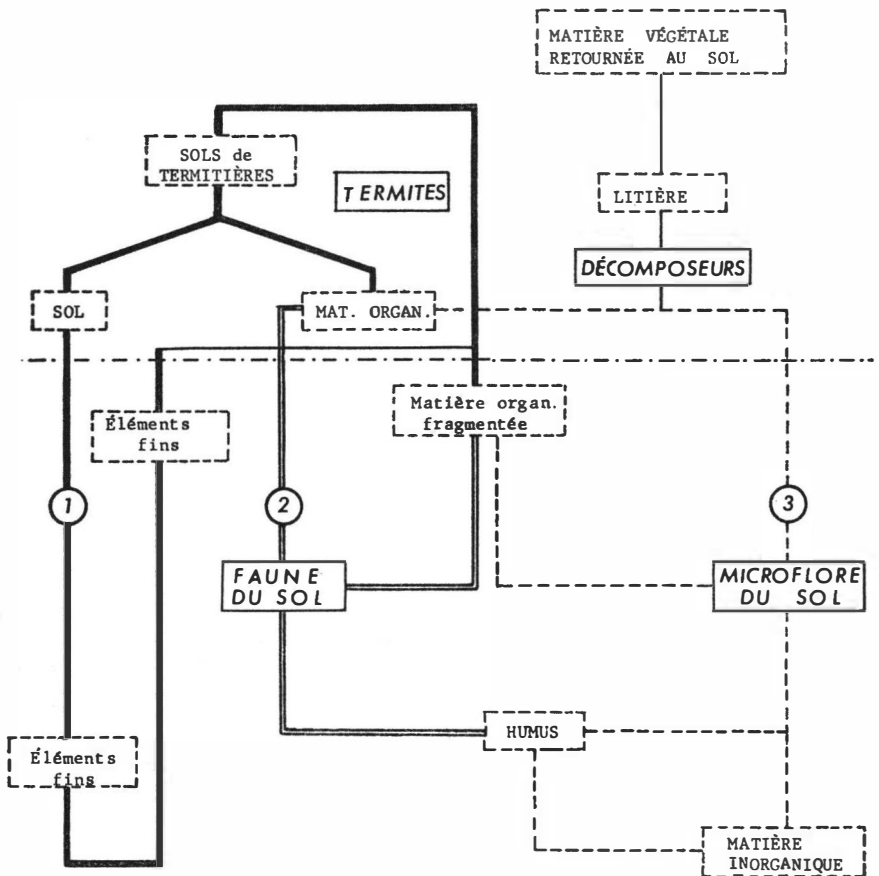


Fig. 7. — Interrelations entre Termites, faune du sol et microflore. — Voie (1) : Action dominante des Termites (———). Voie (2) : Action dominante de la pédofaune (====). Voie (3) : Action dominante de la microflore (- - - - -). L'axe horizontal (- - - - -) indique la limite entre la litière et l'horizon de fragmentation [d'après MALDAGUE, 1964].

Si l'on estime, nous référant à LAUDELOUT et MEYER [1954], la matière végétale retournée au sol à 12 t/ha, on peut conclure sans grand risque d'erreur que quelque 8 t de matière organique sont utilisées annuellement, par hectare, en forêt équatoriale, soit pour les besoins du métabolisme respiratoire des Isoptères, soit par l'immobilisation dans les constructions de ces Insectes.

## CHAPITRE VI

### Rôle de la pédofaune dans l'humification en forêt tempérée froide.

Nous avons suivi, pendant trois années consécutives (1964, 1965, 1966), l'apport de matière organique au sol ainsi que la dégradation de la matière organique, dans trois biotopes situés dans la zone décidue des forêts tempérées froides de la région de Québec. Cette étude nous permet de confirmer, dans un cadre bioclimatique différent, ce que nous avons observé en régions équatoriales, à savoir l'importance fondamentale de la pédofaune et spécialement de la macrofaune dans la dégradation et l'accumulation de la matière organique. Nous disposons de biotopes qui contrastent par le type d'humus, la faune terricole et le dynamisme biologique. Une comparaison s'avère intéressante avec les processus qui se déroulent en forêt équatoriale.

#### A. *Choix des biotopes.*

Les trois biotopes sont situés dans un rayon de 40 km de Québec (46° 48' N; 71° 12' O). Ils se trouvent dans la zone de la forêt décidue et appartiennent à l'association de l'érablière laurentienne, *Aceretum sacchari* GRANDTNER, 1966. Cette association consiste en une forêt feuillue caducifoliée dominée par l'érable à sucre (*Acer saccharum*). L'érablière laurentienne représente le climax d'une bonne partie du territoire québécois [DANSEREAU, 1946, in GRANDTNER, 1966] et s'établit spontanément partout où les conditions climatiques et édaphiques le permettent.

Les biotopes étudiés contrastent en fait beaucoup plus par les conditions physiographiques, climatiques et édaphiques, que par la diver-



sité du couvert végétal. La résultante de ces facteurs a conduit à la formation, dans ces milieux, d'un horizon humique très contrasté. C'est ainsi que nous pouvons distinguer les trois biotopes suivants :

— une érablière laurentienne typique (*Aceretum sacchari* s.s. GRANDTNER, 1966), à sol brun forestier caractérisé par un humus de type mull, située à Saint-Joachim (Comté de Montmorency), à 40 km au Nord-Est de Québec;

— une érablière laurentienne typique, à sol brun podzolique, caractérisé par un humus de type moder, située à Saint-Henri (Comté de Lévis), à 20 km au Sud-Ouest de Québec;

— une érablière à bouleau jaune (*Acereto-Betuletum* GRANDTNER, 1966), sous-association à hêtre (*Fagus grandifolia*), caractérisée par un sol podzolisé avec humus de type mor, située à Château-Richer (Comté de Montmorency), à 25 km au Nord-Nord-Est de Québec.

Tandis que les deux premières de ces érablières se situent, au point de vue physiographique, dans la zone des basses-terres du Saint-Laurent ou de la plate-forme de Québec, suivant BLANCHARD [1960], la dernière occupe les premiers contreforts des Laurentides (Basses Laurentides); le climat y est plus rigoureux et l'érablière se dégrade. Suivant GRANDTNER [1966], l'isotherme de 4,5 °C constitue la limite entre l'*Aceretum sacchari* et l'*Acereto-Betuletum*.

Notons encore que ces érablières sont modifiées par l'acériculture. Comme le remarque FRANCŒUR [1966], à l'occasion d'une étude sur la faune myrmécologique de l'érablière à sucre, il fut impossible de trouver une érablière exempte d'influences anthropiques. Le résultat global des modifications de l'Homme est d'influencer l'évolution du peuplement vers des formes dégradées; en effet, dans le but d'accroître le rendement de son peuplement, l'exploitant procède à des coupes d'éclaircie entraînant l'élimination des espèces compagnes de l'érable; ceci a pour effet de modifier le microclimat et la composition de la litière. Ce danger de dégradation est moins grand, suivant GRANDTNER [1966], dans le cas de l'érablière laurentienne que dans celui de l'érablière à bouleau jaune (*Betula lutea*) où, un traitement d'éclaircie semblable peut aboutir à la suppression de l'érable à sucre et à son remplacement par le hêtre (*Fagus grandifolia*). Le biotope à mor que nous considérons constitue ainsi une forme dégradée de l'érablière, mais dans ce cas-ci, la cause première est d'ordre climatique et non anthropique.

MANIL [1959] considère l'humus forestier comme base de la classification des sols forestiers. Il s'agit de l'humus défini par le type d'humification dont les caractéristiques imprègnent le profil tout entier et pas seulement tel horizon particulier. « L'humus forestier, ajoute MANIL, se manifeste comme la caractéristique la plus expressive de l'ensemble des propriétés du milieu tout entier, de l'écosystème tout entier, y compris le sol. »

D'autre part, une classification valable des humus n'a pas de sens si elle ne tient pas compte des facteurs biologiques et notamment de l'activité animale dont l'importance est considérable, car elle conditionne en grande partie la division mécanique des débris végétaux et leur incorporation à la matière minérale; elle stimule en outre, à des degrés divers, l'action des microorganismes; on retrouve les actions mécaniques et catalytiques de la faune terricole (voir chapitre IV).

## B. *Méthodes et techniques.*

### 1. **Dégradation de la matière organique.**

Nous inspirant de la méthode décrite par EDWARDS et HEATH [1963], nous avons installé sur le terrain, à l'automne 1963, des disques de feuilles d'érable (*Acer saccharum*) de poids connu et nous en avons suivi la dégradation durant trois années.

Les disques, de 2,5 cm de diamètre, sont découpés à l'emporte-pièce, dans des feuilles d'érable, mortes de l'année. Ils sont pesés et placés, par groupe de 25, dans des filets en matière plastique, de deux types différents :

— des filets de nylon à mailles de 1 cm d'ouverture; une pièce de treillis métallique à larges mailles (2,5 cm) est enfermée dans le filet afin de lui donner une certaine rigidité et de faciliter son installation dans la litière;

— des sachets en treillis de plastique (genre toile moustiquaire) à très petites mailles (2 mm), mesurant 12 × 18 cm.

Chaque contenant, muni d'une étiquette en aluminium portant, gravé, le numéro de la série de disques, est placé sur le terrain dans l'horizon A<sub>00</sub>, en prenant soin de le recouvrir d'une couche de litière afin de reproduire aussi fidèlement que possible les conditions écologiques. Un système de piquets numérotés (photo 1) permet de retrouver sur le terrain, les stations (piquets rouges de 1 m de hauteur) et les emplacements des contenants (petits piquets blancs, situés dans un rayon de 2 m des grands piquets).

Dix stations ont été installées à l'automne 1963, dans chacun des trois biotopes; deux contenants, un de chaque type, ont été placés dans chaque station. Nous disposons ainsi, au total, de 30 stations, de 60 contenants de 25 disques, soit de 1 500 disques.

Des contenants ont été retirés, au début de l'automne, en 1964, 1965 et 1966 et ramenés au laboratoire. Les disques de feuilles ou les débris qui en restaient ont été pesés individuellement, à l'état humide d'une part, après dessiccation à 105 °C, d'autre part. Les pesées sont

effectuées à l'aide d'une électrobalance CAHN donnant le poids en microgrammes.

C'est surtout dans l'étude des disques que notre méthode diffère de celle de EDWARDS et HEATH [1963]; ces auteurs ont suivi la décomposition de disques de feuilles en se servant uniquement de critères visuels pour apprécier le degré de décomposition des disques. Le seul aspect des disques ne suffit pas cependant à tirer des conclusions valables; comme le faisait remarquer BURGES [*in* EDWARDS et HEATH, 1963], un disque peut perdre jusqu'à 60 % de son poids sec sans qu'il y ait de changement appréciable de surface.

## **2. Mesure de la matière organique retournée au sol (photo 2).**

Pour déterminer la quantité de matière végétale (feuilles) retournée au sol, nous avons utilisé des cadres de bois de 1 m<sup>2</sup>. Le fond du cadre est en tissu tandis que les planches latérales sont prolongées vers le haut par une bande de treillis métallique de 50 cm de hauteur. Les cadres reposent sur de petits piquets, à environ 30 cm du sol, afin de permettre l'aération et la dessiccation des feuilles. On dispose de huit cadres par biotope. Les feuilles sont recueillies, à plusieurs reprises au cours de l'automne, dans des sacs en plastique, séchées et pesées.

## **3. Détermination de la quantité de matière organique au sol.**

Ces déterminations ont été effectuées à l'aide d'un cercle métallique (photo 3) qui délimite sur le sol une superficie d'un quart de mètre carré. Chaque horizon est prélevé séparément et ensaché.

Le poids sec ainsi que le taux de matière organique, par perte à la calcination, sont déterminés de façon à obtenir la quantité de matière organique au sol par unité de surface et par horizon. Ces chiffres ont une valeur approximative, car il n'est pas toujours facile de délimiter avec une très grande sûreté la limite entre les différents horizons.

## **4. Échantillonnage et manipulation des Lumbricidae.**

L'échantillonnage des Vers a été effectué sur le terrain dans des places-échantillons de 1/4 m<sup>2</sup>, délimitées à l'aide du cercle métallique dont il a été question ci-dessus. Dix répétitions ont été faites dans le biotope à humus mull. Les Vers sont prélevés à la main en s'aidant de pelles, spatules, couteaux pour ameublir le sol. Les Vers prélevés sont placés, pour le transport au laboratoire, dans des boîtes en matière plastique où l'on place également une certaine quantité de sol. Au laboratoire, les boîtes sont vidées dans un bassin. Chaque Ver est ensuite



Photo 1 — Érablière de Saint-Joachim. Localisation des stations; à l'avant-plan, à gauche, petit piquet à proximité immédiate duquel se trouve un filet contenant des disques de feuilles.



Photo 2 — Cadre de 1 m<sup>2</sup> servant à recueillir la matière organique retournée au sol en automne. Érablière de Saint-Joachim.



Photo 3. — Cercle métallique de 1/4 m<sup>2</sup> servant aux échantillonnages quantitatifs des différents horizons. Érablière de Saint-Joachim.



plongé dans un cristallisateur contenant une solution légèrement saline; cette manipulation a pour but de débarasser le Ver des débris organiques ou des particules minérales qui peuvent y adhérer; après lavage, le Ver est déposé sur une feuille de papier filtre à laquelle il abandonne son excès d'eau; il est ensuite placé dans un pèse-matière et pesé. Si l'on désire garder les Vers, on les dépose dans des boîtes en matière plastique, dont le fond perforé est recouvert d'une couche de plâtre de 1 à 2 cm d'épaisseur et muni d'un tube permettant l'humidification. On remplit la boîte au 2/3 d'humus (type mull) tamisé à 5 mm; les boîtes sont fermées par une toile moustiquaire en plastique et placées dans une chambre maintenue entre 12 et 15 °C.

## 5. Déterminations calorimétriques.

Les déterminations des chaleurs de combustion ont été effectuées dans une bombe calorimétrique disposée dans un calorimètre isothermique (Parr). Il est possible d'estimer sans difficulté, grâce à l'aide d'une lentille grossissante, les centièmes de °F.

Les échantillons séchés sont broyés dans un broyeur à marteaux muni d'une grille dont les mailles ont 0,3 mm d'ouverture; on obtient de cette façon un matériel finement divisé et se prêtant bien à la confection des pastilles. Celles-ci sont préparées à l'aide d'une presse; leur poids est de l'ordre de 1 g; elles sont toujours manipulées à l'aide de pinces. On admet dans la bombe calorimétrique une pression d'oxygène de 25 atmosphères.

Nous donnons à titre d'illustration une représentation graphique de l'élévation de température au cours de la détermination de la chaleur de combustion d'un échantillon de sol et d'acétate de cellulose (fig. 8).

Nous exprimons dans les tableaux les chaleurs de combustion en cal/g (calorie.gramme<sup>-1</sup>) et parfois, à titre d'information, en B.T.U./lb.<sup>1</sup>

## C. Résultats.

### 1. Apport de matière organique au sol.

Le tableau XXIII (p. 125) donne la quantité de matière organique (en poids sec) tombée au sol au cours des automnes 1964, 1965 et 1966, en g/m<sup>2</sup>, dans chacune des trois érablières. On remarque que l'apport de feuilles est sensiblement égal dans les érablières à mull et à moder alors que

---

1. Le B.T.U. est défini par la quantité de chaleur nécessaire à élever une livre d'eau (453,59 g) d'un degré F, de 60 à 61 °F; il vaut 251,996 cal ou 1055,07 joules; 1 cal/g = 1,8 B.T.U./lb; 1 B.T.U./lb = 0,5556 cal/g.

l'érablière à mor de Château-Richer se caractérise par une chute de feuilles plus considérable. Les moyennes des trois années sont les suivantes :

Érablière à mull . . . .	244 g/m <sup>2</sup> ; 2,44 t/ha
Érablière à moder . . . .	256 g/m <sup>2</sup> ; 2,56 t/ha
Érablière à mor . . . .	322 g/m <sup>2</sup> ; 3,22 t/ha

MANIL *et al.* [1963] donnent pour des hêtraies de l'Ardenne belge des chiffres allant de 3,49 à 6,33 t/ha, plus élevés que ceux obtenus pour les érablières échantillonnées. Il y a lieu de remarquer que la méthode

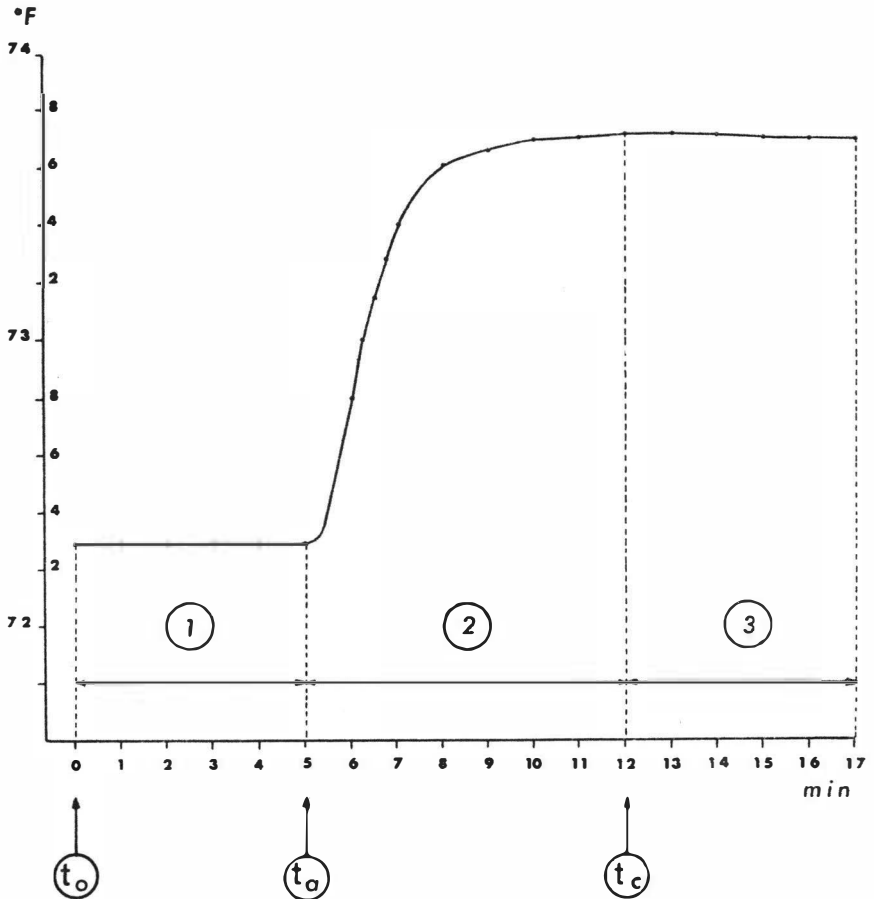


Fig. 8. — Représentation graphique de l'évolution de température au cours de la détermination de la chaleur de combustion d'un échantillon de sol et d'acétate de cellulose. (1) : période préliminaire; (2) : période initiale; (3) : période finale;  $t_0$  : température initiale;  $t_a$  : température de mise à feu;  $t_c$  : température du début de la période de stabilisation des températures.

TABLEAU XXIII

*Matière organique (poids sec)  
tombée au sol au cours des automnes 1964, 1965, 1966 (en g/m<sup>2</sup>).*

Biotope	1964	1965	1966	
Saint-Joachim (mull)	238	243	249	Moyenne générale : 244 ± 19
	271	260	220	
	285	251	311	
	156	190	223	
	136	319	268	
	195	295	255	
	239	259	273	
	—	—	242	
Moyenne	217 ± 42 <sup>1</sup>	260 ± 33	255 ± 22	
Saint-Henri (moder)	273	261	255	Moyenne générale : 256 ± 13
	244	306	289	
	236	233	214	
	266	260	234	
	285	236	211	
	261	263	219	
	249	335	204	
	270	—	273	
Moyenne	261 ± 12	271 ± 30	237 ± 23	
Château-Richer (mor)	228	434	318	Moyenne générale : 322 ± 30
	437	245	410	
	299	458	246	
	367	265	323	
	348	431	263	
	375	253	223	
	276	275	285	
	—	292	328	
Moyenne	333 ± 56	332 ± 68	300 ± 44	

1. L'erreur standard de la moyenne est calculée pour un niveau de probabilité de 95 %.



de prélèvement de la litière annuelle n'est pas la même dans les deux cas; tandis que nous avons recueilli la chute annuelle de feuilles dans des cadres reposant sur des piquets, ces auteurs ont recueilli la litière, à même le sol, le plus tôt possible après sa chute; cette manière de procéder a peut-être été responsable du prélèvement d'une certaine quantité de matières minérales. Les coefficients de variation sont respectivement de 22,9 % pour le mor, de 12,2 % pour le moder et de 18,5 % pour le mull, du même ordre de grandeur que ceux de MANIL *et al.*

LAUDELOUT et MEYER [1954] ont établi pour des forêts et parasole-raies de Yangambi la quantité (en t/ha de matière sèche) de matière végétale retournée annuellement au sol :

Forêt à <i>Scorodophloeus</i> . . . . .	12,4
Forêt à <i>Brachystegia</i> . . . . .	12,3
Forêt à <i>Gilbertiodendron</i> . . . . .	15,3
Parasoleraie à <i>Musanga cecropioides</i> . . .	14,9

Ces poids sont légèrement plus élevés que ceux cités par JENNY, GESSEL et BINGHAM [1949] pour des « broad leaved forests » en Colombie. Dans les régions tempérées, LUTZ et CHANDLER [1946] ont effectué des déterminations semblables sous les essences feuillues et sous les résineux; ils ont obtenu des quantités qui varient de 2 à 3 t/ha/an, du même ordre de grandeur que celles que nous avons obtenues. Mentionnons encore que VAN DER DRIFT [1963] mesure un apport de matière organique au sol qui atteint 332 g/m<sup>2</sup>, dans le mull, et 354 g/m<sup>2</sup>, dans le mor.

## 2. Vitesse de décomposition des disques de feuilles.

### a. Ensemble des résultats.

Nous donnons dans les tableaux XXIV, XXV et XXVI (pp. 128-129 et suivantes), les pertes de poids des disques dans chacun des trois milieux, obtenues au cours des trois années d'observation. Le tableau XXVII est un tableau de synthèse. Les nombres de contenants et de disques examinés sont mentionnés ci-après.

Année	Château-Richer (mor)		Saint-Henri (moder)		Saint-Joachim (mull)		Total	
	Conte- nants	Disques	Conte- nants	Disques	Conte- nants	Disques	Conte- nants	Disques
1964 . . . .	4	100	4	100	7	175	15	375
1965 . . . .	7	175	14	350	11	275	32	800
1966 . . . .	3	75	2	50	—	—	5	125
Total	14	350	20	500	18	450	52	1300
Maximum possible	20	500	20	500	20	500	60	1500

Au total, cinquante-deux contenants sur soixante ont été retrouvés; quatre contenants ont été perdus à la suite de la disparition des piquets servant de repères; quatre autres n'ont pas été retrouvés.

Dans l'identification des séries de disques, la première lettre est un M ou un F; il s'agit dans le premier cas, de disques enfermés dans un contenant à mailles serrées du type toile de moustiquaire, dans le second, d'un filet à larges mailles.

Le poids sec initial des disques est évalué à 9,97 mg/disque ( $9,97 \pm 0,28$ ); ce chiffre a été obtenu, après dessiccation à 105 °C, de quatre cent disques préparés de la même façon et au même moment que les disques placés dans les érablières.

b. *Humus de type mor.*

Nous reprenons ci-dessous les principaux résultats de la dégradation des disques de feuilles installés dans le biotope à humus mor. Les pertes de poids sont exprimées par rapport au poids frais et par rapport au poids sec (chiffres entre parenthèses).

- a) 1964, M : 74,58 % (50,00)  
F : 77,45 % (47,94)  
moy. : 76,02 % (48,97)
- b) 1965, M : 78,13 % (57,30)  
F : 80,04 % (46,52)  
moy. : 79,09 % (53,56)
- c) 1966, M : 81,86 % (61,59)  
F : 83,86 % (51,65)  
moy. : 82,86 % (56,62)

On observe, dans le cas du mor, une importante perte de poids, atteignant 76,02 % (48,97 %) au cours de la première année; après deux ans (en 1965), la perte n'est pas beaucoup plus élevée : elle atteint 79,09 % (53,56 %), soit seulement 3,07 % (4,59 %) de plus qu'après la première année (en 1964); après trois ans (en 1966), la perte atteint 82,86 % (56,62 %), soit une augmentation de 3,77 % (3,06 %) par rapport à 1965. Deux phases distinctes doivent être considérées dans la décomposition de la matière organique dans ce milieu, d'une part, une rapide perte de poids au cours de la première année, d'autre part, un important freinage de la décomposition à partir de la deuxième année; ce freinage a même tendance à s'accroître au cours de la troisième année. Dans ce biotope, la dégradation de la matière organique se poursuit très lentement, à tel point qu'on y observe une importante accumulation de matière organique.

TABLEAU

*Perte de poids des disques de feuille  
dans le biotope de Ch*

Année	N° série	Poids initial (mg)		
		Humide		Sec (105 °C)
		Série	Disque (a)	Disque (c)
1964	M-R 19 . . . . .	503,40	20,14	9,97
	M-K 2 . . . . .	630,60	25,22	9,97
	Moyenne M . . . . .	567,00	22,68	9,97
	F-Z 19 . . . . .	775,60	31,02	9,97
	F-D 11 . . . . .	912,10	36,51	9,97
	Moyenne F . . . . .	844,20	33,77	9,97
	Moyenne générale . . . . .	705,60	28,23	9,97
1965	M-R 26 . . . . .	619,50	24,78	9,97
	M-P 1 . . . . .	557,90	22,32	9,97
	M-R 15 . . . . .	490,70	19,63	9,97
	Moyenne M . . . . .	556,03	22,24	9,97
	F-X 23 . . . . .	756,40	30,26	9,97
	F-Z 20 . . . . .	807,70	32,31	9,97
	F-X 7 . . . . .	697,90	27,92	9,97
	F-D 13 . . . . .	774,90	31,00	9,97
Moyenne F . . . . .	759,23	30,37	9,97	
Moyenne générale . . . . .	657,60	26,31	9,97	
1966	M-R 24 . . . . .	602,00	24,08	9,97
	M-R 12 . . . . .	602,90	24,12	9,97
	Moyenne M . . . . .	602,45	24,10	9,97
	F-D 1 . . . . .	850,20	34,01	9,97
	Moyenne générale . . . . .	726,33	29,06	9,97

## XXIV

au cours des années 1964, 1965 et 1966,  
teau Richer (*humus mor*).

Poids final (mg)				Perte de poids			
Humide		Sec (105 °C)		Base humide		Base sèche	
Série	Disque (b)	Série	Disque (d)	mg (a-b)	%	mg (c-d)	%
130,11	5,20	107,52	4,30	14,94	74,18	5,67	56,87
151,51	6,31	136,10	5,67	18,91	74,98	4,30	43,13
140,81	5,76	121,80	4,99	16,93	74,58	4,99	50,00
113,50	4,73	101,41	4,23	26,29	84,75	5,74	57,57
273,96	10,90	228,77	6,15	25,61	70,14	3,82	38,31
193,73	7,82	165,09	5,19	25,95	77,45	4,78	47,94
167,27	6,79	143,45	5,09	21,44	76,02	4,89	48,97
146,37	5,86	123,87	4,95	18,92	76,35	5,02	50,35
88,25	3,53	79,78	3,19	18,79	84,18	6,78	68,00
128,15	5,13	115,68	4,63	14,50	73,86	5,34	53,56
120,92	4,84	106,44	4,26	17,40	78,13	5,71	57,30
115,54	4,62	103,85	4,15	25,64	84,73	5,82	58,38
206,38	8,25	186,06	7,44	24,06	74,70	2,53	25,38
119,97	4,80	108,18	4,33	23,12	82,80	5,64	56,57
170,94	6,84	135,21	5,41	24,16	77,94	4,56	45,74
153,21	6,13	133,33	5,33	24,25	80,04	4,64	46,52
137,07	5,49	119,89	4,80	20,83	79,09	5,18	53,56
118,24	4,73	103,75	4,15	19,35	80,75	5,82	58,38
100,13	4,01	87,75	3,51	20,11	83,37	6,46	64,79
109,19	4,37	95,75	3,83	19,73	81,86	6,14	61,59
137,27	5,49	120,50	4,82	28,52	83,86	5,15	51,65
123,23	4,93	108,13	4,33	24,13	82,86	5,65	56,62

TABLEAU

*Perte de poids des disques de feuilles,  
dans le biotope de Saint-*

Année	N° série	Poids initial (mg)		
		Humide		Sec (105 °C)
		Série	Disque (a)	Disque (c)
1964	M-K 6 . . . . .	505,50	20,22	9,97
	M-R 16 . . . . .	626,80	25,07	9,97
	Moyenne M . . . . .	566,20	22,65	9,97
	F-X 25 . . . . .	825,10	33,00	9,97
	F-Z 6 . . . . .	856,10	34,24	9,97
	Moyenne F . . . . .	840,60	33,62	9,97
	Moyenne générale . . . . .	703,90	28,24	9,97
1965	M-R 17 . . . . .	668,40	26,74	9,97
	M-PA . . . . .	600,60	24,02	9,97
	M-FE . . . . .	600,60	24,02	9,97
	M-R 13 . . . . .	596,70	23,87	9,97
	M-M 1 . . . . .	600,60	24,02	9,97
	M-X 20 . . . . .	708,20	28,33	9,97
	M-K 5 . . . . .	497,80	19,91	9,97
	Moyenne M . . . . .	610,41	24,42	9,97
	F-X 1 . . . . .	873,30	34,93	9,97
	F-Z 4 . . . . .	682,00	27,28	9,97
	F-D 4 . . . . .	713,10	28,52	9,97
	F-X 3 . . . . .	578,40	23,14	9,97
	F-Z 7 . . . . .	764,10	30,56	9,97
	F-Z 9 . . . . .	885,50	35,42	9,97
F-Z 8 . . . . .	748,10	29,92	9,97	
	Moyenne F . . . . .	749,21	29,97	9,97
	Moyenne générale . . . . .	679,80	27,20	9,97
1966	M-X 20 . . . . .	708,20	28,33	9,97
	F-7 . . . . .	816,80	32,67	9,97
	Moyenne générale . . . . .	726,50	30,55	9,97

au cours des années 1964, 1965 et 1966,  
*Henri (humus moder)*.

Poids final (mg)				Perte de poids			
Humide		Sec (105 °C)		Base humide		Base sèche	
Série	Disque (b)	Série	Disque (d)	mg (a-b)	%	mg (c-d)	%
124,08	5,17	124,78	4,99	15,05	74,43	4,98	49,95
153,74	6,15	136,31	5,45	18,92	75,46	4,52	45,34
138,91	5,66	130,55	5,22	16,99	74,95	4,75	47,65
226,57	9,06	211,26	8,80	23,94	72,54	1,17	11,74
280,88	11,24	256,43	8,26	23,00	67,17	1,71	17,15
253,73	10,15	233,85	8,53	23,47	69,86	1,44	14,45
196,32	7,91	182,20	6,88	20,23	72,41	3,10	31,05
62,87	2,51	62,68	2,51	24,23	90,61	7,46	74,82
67,65	2,71	68,42	2,74	21,31	88,71	7,23	72,52
49,51	1,98	49,54	1,98	22,04	91,75	7,99	80,14
68,55	2,74	66,14	2,65	21,13	88,52	7,32	73,42
59,78	2,39	55,85	2,23	21,63	90,04	7,74	77,63
87,22	3,49	76,78	3,07	24,84	87,68	6,90	69,21
93,22	3,73	83,29	3,33	16,18	81,26	6,64	66,60
69,83	2,79	66,10	2,64	21,62	88,37	7,33	73,48
196,17	7,84	171,81	6,87	27,09	77,55	3,10	31,09
33,56	1,34	29,88	1,20	25,94	95,09	8,77	87,96
105,47	4,22	84,08	3,36	24,30	85,20	6,61	66,30
77,14	3,09	66,22	2,65	20,05	86,64	7,32	73,42
26,66	1,07	19,04	0,76	29,49	96,49	9,21	92,38
138,59	5,54	130,21	5,21	29,88	84,36	4,76	47,74
105,71	4,07	93,47	3,59	25,85	86,40	6,38	63,99
97,61	3,88	84,96	3,38	26,09	87,39	6,59	66,13
83,72	3,34	75,53	3,01	23,86	87,88	6,96	69,81
48,74	1,94	41,25	1,65	26,39	93,15	8,32	83,45
13,79	0,55	11,50	0,46	32,12	98,32	9,51	95,42
31,27	1,25	26,38	1,06	29,26	95,74	8,42	89,44

TABLEAU

*Perte de poids des disques de feuilles  
dans le biotope de Saint*

Année	N° série	Poids initial (mg)		
		Humide		Sec (105 °C)
		Série	Disque (a)	Disque (c)
1964	M-R 1 . . . . .	597,50	23,18	9,97
	M-K 7 . . . . .	505,20	20,21	9,97
	M-K 10. . . . .	573,10	22,92	9,97
	M-R 27. . . . .	483,80	19,35	9,97
	Moyenne M . . . . .	535,40	21,42	9,97
	F-Z 2. . . . .	934,70	37,39	9,97
	F-Z 13 . . . . .	792,00	31,68	9,97
	F-R 20 . . . . .	649,20	25,97	9,97
	Moyenne F . . . . .	791,97	31,68	9,97
Moyenne générale . . . . .	663,65	26,55	9,97	
1965	M-R 4 . . . . .	630,70	25,23	9,97
	M-R 6 . . . . .	639,20	25,57	9,97
	M-K 23. . . . .	580,93	23,24	9,97
	M-R 14. . . . .	620,20	24,81	9,97
	M-K 13. . . . .	648,20	25,93	9,97
	Moyenne M . . . . .	623,85	24,96	9,97
	F-Z 14 . . . . .	896,00	35,84	9,97
	F-Z 1. . . . .	631,20	25,25	9,97
	F-R 9. . . . .	636,10	25,44	9,97
	F-Z 10 . . . . .	795,20	31,81	9,97
	F-R 22 . . . . .	585,10	23,40	9,97
F-Z 3. . . . .	808,40	32,34	9,97	
Moyenne F . . . . .	725,33	29,01	9,97	
Moyenne générale . . . . .	674,59	26,99	9,97	

cours des années 1964 et 1965,  
 Joachim (humus mull).

Poids final (mg)				Perte de poids			
Humide		Sec (105 °C)		Base humide		Base sèche	
Série	Disque (b)	Série	Disque (d)	mg (a-b)	%	mg (c-d)	%
165,77	6,63	144,41	5,78	16,55	71,40	4,19	42,03
200,53	8,02	180,51	7,22	12,19	60,32	2,75	27,58
171,57	6,86	151,01	6,04	16,06	70,07	3,93	39,41
210,65	8,43	198,55	7,94	10,92	56,43	2,03	20,36
187,13	7,49	168,62	6,75	13,93	64,56	3,23	32,35
382,10	15,28	355,60	7,60	22,11	59,13	2,37	23,77
255,41	10,22	213,97	8,56	21,46	67,73	1,41	14,14
196,25	7,55	168,27	6,47	18,42	70,93	3,50	35,11
277,92	11,02	245,95	7,54	20,66	65,93	2,43	24,34
232,53	9,26	207,29	7,15	17,30	65,25	2,83	28,35
65,43	2,62	57,50	2,30	22,61	89,62	7,67	76,93
102,31	4,09	89,75	3,59	21,48	84,00	6,38	63,99
98,47	4,10	86,25	3,45	19,00	81,76	6,52	65,40
56,70	2,36	51,75	2,07	22,45	90,49	7,90	79,24
62,68	2,51	55,00	2,20	23,42	90,32	7,77	77,93
77,12	3,14	68,05	2,72	21,79	87,24	7,25	72,70
23,27	0,93	20,50	0,82	34,91	97,41	9,15	91,78
88,93	3,56	78,00	3,12	21,69	85,90	6,85	68,71
30,36	1,26	27,75	1,11	24,18	95,05	8,86	88,87
14,69	0,59	13,00	0,52	31,22	98,15	9,45	94,78
11,82	0,47	10,25	0,41	22,93	97,99	9,56	95,89
87,13	3,49	76,50	3,06	28,85	89,21	6,91	69,31
42,70	1,72	37,67	1,51	27,30	93,95	8,46	84,89
59,91	2,43	52,86	2,12	24,55	90,60	7,86	78,80



TABLEAU XXVII

*Pertes de matière organique calculées pour les années (n) 1964, 1965 et 1966 par rapport à l'année initiale (n<sub>0</sub>, 1963) et par rapport à chaque année précédente (n-1).*

Biotope	Année	b.h. ou b.s.	Séries M		Séries F		Moyenne	
			perte/n <sub>0</sub>	perte/n-1	perte/n <sub>0</sub>	perte/n-1	perte/n <sub>0</sub>	perte/n-1
Saint-Joachim (Mull)	1964	b.h.	64,56	—	65,93	—	65,25	—
		b.s.	32,25	—	24,34	—	28,35	—
	1965	b.h.	87,24	22,68	93,95	28,02	90,60	25,35
		b.s.	72,70	40,35	84,89	60,55	78,80	50,45
Saint-Henri (Moder)	1964	b.h.	74,95	—	69,86	—	72,41	—
		b.s.	47,65	—	14,45	—	31,05	—
	1965	b.h.	88,37	13,42	87,39	17,53	87,88	15,47
		b.s.	73,48	25,83	66,13	51,68	69,81	38,86
	1966	b.h.	93,15	4,78	98,32	10,93	95,74	7,86
		b.s.	83,45	9,97	95,42	29,29	89,44	19,63
Château-Richer (Mor)	1964	b.h.	74,58	—	77,45	—	76,02	—
		b.s.	50,00	—	47,94	—	48,97	—
	1965	b.h.	78,13	3,55	80,04	2,59	79,09	3,07
		b.s.	57,30	7,30	46,52	1,42	53,56	4,59
	1966	b.h.	81,86	3,73	83,86	3,82	82,86	3,77
		b.s.	61,59	4,29	51,65	5,13	56,62	3,06

n<sub>0</sub> : année initiale 1963.

n-1 : année précédente.

b. h. : base humide : calculs par rapport au poids humide.

b. s. : base sèche : calculs par rapport au poids sec à 105 °C.

**FACTEURS EN CAUSE :**

Microclimat. — Parmi les facteurs qui influencent la réduction de poids, au cours de la première phase de dégradation, se détachent tout spécialement les conditions microclimatiques des horizons superficiels. Celles-ci varient très fort d'un milieu à l'autre. Ce microclimat est sous la dépendance du climat de la station, mais dépend également de la nature des horizons superficiels et en particulier de l'accumulation de la matière organique au sol. Celle-ci, comme on le verra plus loin

(p. 145) est maximale dans le biotope à humus mor, intermédiaire dans le moder et minimale dans le mull. C'est également dans le mor que l'apport annuel de matière organique est le plus élevé (322 g/m<sup>2</sup>). C'est dans le mor encore que la température au sol est la plus basse. Nous donnons dans le tableau I, les températures journalières (min., max., moy.) au sol, enregistrées, entre le 17 juillet et le 11 août 1964, dans les biotopes de Château-Richer (mor) et de Saint-Henri (moder). La forte accumulation de litière dans ce biotope a pour effet de maintenir un taux d'humidité plus élevé dans les horizons superficiels du sol.

**Microflore.** — Interviennent en second lieu des processus microbiologiques. Les premiers organismes contribuant à la dégradation de la matière organique du sol sont les populations microbiennes; comme conditions essentielles de développement, celles-ci requièrent, comme nous l'avons vu antérieurement, un substrat riche en matière organique et un taux d'humidité élevé; en ce qui concerne ces deux facteurs, les biotopes se rangent dans l'ordre décroissant suivant : mor, moder, mull. On doit donc s'attendre à trouver des populations microbiennes plus élevées dans l'humus mor et c'est en effet ce que l'on observe.

Pour l'humus mor, c'est dans la litière fraîchement tombée que l'on trouve les populations bactériennes les plus élevées; les horizons sous-jacents sont très pauvres. L'activité des microorganismes dans la litière récente résulte à la fois de conditions microclimatiques favorables et de la disponibilité, temporaire, de glucides facilement décomposables présents dans les feuilles fraîchement tombées.

De même que pour les Bactéries, les Moisissures sont également plus abondantes dans la litière de ce milieu que dans les horizons sous-jacents. C'est dans la litière fraîchement tombée, de l'humus mor, que l'on a obtenu les densités fongiques les plus élevées : mor, 51 000/g; mull, 28 700/g; moder, 5 500 à 8 000/g.

**Pédofaune.** — L'intervention de la mésofaune dans le mor est relativement réduite. On trouve dans la litière âgée une moyenne de 90 000 Microarthropodes par mètre carré, dont 88 % sont constitués d'Acariens et 11 % de Collemboles. Cette densité, compte tenu de l'épaisseur des horizons organiques, est très faible; elle est du même ordre de grandeur que celle obtenue pour les biotopes forestiers équatoriaux où il n'y a aucune accumulation de matière organique peu décomposée.

Cette mésofaune relativement faible, jointe à l'absence de macrofaune expliquent le freinage brutal des processus de transformation, après une première phase dominée par les processus microbiens. La microflore, concentrant son activité dans la litière fraîchement tombée, la dégradation dans le mor, après la première année, devient très faible (perte de 1965 par rapport à 1964 : 3,07 % (b.h.) et 4,59 % (b.s.); ceci

résulte de la pauvreté de la microflore qui n'a plus à sa disposition de sources énergétiques facilement utilisables et du manque d'intervention directe et indirecte (stimulation de la microflore; rupture de stases microbiennes) de la mésafaune.

Le dynamisme biologique, dans les horizons âgés de la litière et, à fortiori, dans les couches sous-jacentes, étant réduit, il en résulte un turn-over très faible et une accumulation de matière organique peu décomposée; celle-ci a aussi pour effet de réduire l'aération du milieu, jouant par là un rôle défavorable vis-à-vis de la pédofaune. La mésafaune est en outre défavorisée par le climat plus rigoureux sévissant dans le biotope à humus mor. Le rôle de la macrofaune est négligeable dans ce type d'humus.

**Conclusion.** — Dans ce milieu, le climat a un effet freinant; alors qu'il favorise par son humidité la microflore au cours de la première année, son effet sur la pédofaune est limitant. La mésafaune n'intervenant que peu, permet l'installation de stases microbiennes dans les horizons situés sous la litière fraîchement tombée; quant à la macrofaune, son rôle est négligeable. Au total, le dynamisme biologique de ce milieu est très réduit et la matière organique s'accumule.

*c. Humus de type moder.*

L'allure des processus de transformation est très différente dans le cas de l'humus de type moder.

Nous donnons ci-dessous les résultats d'ensemble pour ce milieu; les chiffres entre parenthèses expriment la perte de poids par rapport au poids sec :

- a) 1964, M : 74,95 % (47,65)  
F : 69,86 % (14,45)  
moy. : 72,41 % (31,05)
- b) 1965, M : 88,37 % (73,48)  
F : 87,39 % (66,13)  
moy. : 87,88 % (69,81)
- c) 1966, M : 93,15 % (83,45)  
F : 98,32 % (95,42)  
moy. : 95,74 % (89,44)

On observe, au cours de la première année, une perte de poids moins forte que dans le mor typique; cette perte atteint, pour le moder 72,41 % (31,05), contre 76,02 % (48,97) pour le mor.

En revanche, si l'on examine la dégradation après une période de deux ans (en 1965), on observe une perte de 87,88 % (69,81) pour le moder contre 79,09 % (53,56) pour le mor; après une période de trois ans (en 1966), on obtient une perte de 95,74 % (89,44) pour le moder et 82,86 % (56,62) pour le mor.

Autrement dit, au cours de la deuxième année (en 1965), la perte dans le moder atteint 15,47 % (38,76), tandis qu'elle ne s'élève qu'à 3,07 % (4,59) dans le mor; au cours de la troisième année (en 1966), la perte dans le moder atteint 7,86 % (19,63) et dans le mor 3,77 % (3,06); les pertes cumulées au cours des deuxième et troisième années (en 1965 et 1966) atteignent, dans le moder, 23,23 % (58,39 %) et, dans le mor, 6,84 % (7,65).

Il n'y a donc pas, dans le cas du moder, un freinage aussi brutal que celui observé dans le mor. Ceci traduit un dynamisme biologique plus intense dans le cas du moder; il en résulte une accumulation de matière organique beaucoup moins importante que dans le cas du mor (voir p. 145).

**FACTEURS EN CAUSE :**

**Microclimat.** — Les conditions microclimatiques sont moins rigoureuses dans ce milieu que dans le mor : durée d'enneigement moins longue, premières neiges plus tardives, fonte plus précoce et plus rapide. Les horizons superficiels du sol ont une température moyenne plus élevée et un taux d'humidité plus faible; la température moyenne, au sol (tableau I), pour juillet et août, est plus élevée de 2 °C que dans le biotope à humus mor. Ces facteurs sont d'autant plus marqués que le taux de matière organique au sol est beaucoup moins élevé que dans le mor, par suite du manque relatif d'accumulation de matière organique dans le moder, résultant d'une dégradation plus rapide, et d'un apport annuel plus faible ( $256 \pm 13 \text{ g/m}^2$  dans le moder;  $322 \pm 30 \text{ g/m}^2$  dans le mor; voir tabl. XXIII).

**Microflore.** — Les conditions microclimatiques régnant dans la litière et influençant la phase de décomposition microbienne sont moins favorables que dans le cas du mor; les populations microbiennes, dans le mor et le moder, au niveau de la litière, sont les suivantes :

	Mor	Moder
Bactéries . . . .	1 655 000	96 000
Moisissures . . .	30 000	6 700

Les conditions microclimatiques sont encore moins favorables aux processus microbiens dans le cas du mull, où l'horizon horloganique est très réduit, restreint en fait à la litière de l'année, elle-même en voie de décomposition rapide.

Il en résulte que la perte de poids des disques de feuilles, au cours de la première année (1964) est plus faible dans le moder [72,41 % (31,05 %)] que dans le mor [76,02 % (48,97 %)].

**Mésofaune.** — Dès la deuxième année (1965), la litière de l'année précédente se trouve recouverte par les feuilles de la nouvelle chute;



contenants a constitué un obstacle à la dégradation des disques de feuilles. Les principaux responsables de la dégradation de la matière organique dans ce milieu sont en effet, comme nous le verrons plus loin, les *Lumbricidae*. La présence des contenants a mis en grande partie les disques à l'abri de l'intervention des Vers.

Contrairement aux chiffres, les observations effectuées sur le terrain montrent une disparition quasi totale de la litière au cours de l'année, à tel point qu'il ne subsiste plus de feuilles sur le sol, au moment où débute la nouvelle chute automnale.

Si l'on s'en tient strictement aux chiffres, on observe que les pertes de matière organique, après un an [65,25 % (28,35 %)]<sup>1</sup>, sont moindres que dans le cas du moder [72,41 % (31,05 %)] et du mor [76,02 % (48,97 %)]; il n'en est plus de même au cours de la deuxième année (1965) où la dégradation s'avère plus grande dans le mull [90,60 % (78,80 %)] que dans le mor [79,09 % (53,56 %)] et le moder [87,88 % (69,81 %)]. Il est intéressant de noter que l'influence du type de contenant se marque assez nettement dans le cas du mull; c'est ainsi qu'en 1965, la décomposition dans les séries M atteignait [87,24 % (72,70)], tandis qu'elle était de [93,95 % (84,89)] pour les séries F. Cette différence de [6,71 % (12,19)] s'explique par l'obstacle plus grand constitué par les contenants à mailles serrées (séries M), vis-à-vis d'un groupe animal abondamment représenté dans ce milieu, celui des Diplopodes.

#### FACTEURS EN CAUSE :

Les résultats doivent cette fois être interprétés d'une manière indirecte.

Microclimat. — Les influences microclimatiques interviennent moins ici que dans les autres milieux, par suite du manque d'accumulation de matière organique; l'épaisse litière qui caractérise le mor et qui joue un rôle tampon dans l'équilibre hydrique de ce milieu, fait défaut dans le mull. Les débris organiques de surface sont exposés à des fluctuations importantes du taux d'humidité : des périodes de sécheresse peuvent même survenir pendant lesquelles la décomposition est freinée, voire arrêtée. Il en résulte que la perte de poids, au cours de la 1<sup>e</sup> année, si l'on fait abstraction de l'intervention des Vers de terre, est plus faible dans le mull [65,25 % (28,35)] que dans le moder [72,41 % (31,05)] ou le mor [76,02 % (48,97)]. Le milieu à humus moder se situe à ce point de vue entre le mull et le mor.

Microflore. — Pour les mêmes raisons, l'activité microbienne est assez faible dans la litière de l'humus mull et très dépendante des conditions microclimatiques.

---

1. Le premier chiffre correspond aux calculs par rapport au poids humide, le second, entre parenthèses, aux calculs par rapport au poids sec.

Pédofaune. — Pour les raisons à la fois de microclimat, de compacité et de concurrence pour les sources énergétiques, la densité de la mésofaune est réduite dans l'humus de type mull (22 000 Microarthropodes/m<sup>2</sup>).

Dans l'érablière à humus mull, la dégradation de la matière organique est due principalement à l'activité des Vers.

e. *Activité des Oligochètes dans l'érablière à humus mull.*

Généralités. — Le rôle des Vers dans l'établissement et le maintien d'un humus mull est généralement accepté, notamment, depuis les études de MÜLLER [1887].

Les principales activités des Vers peuvent se classer comme suit :

- ingestion de sol et de matières organiques et mélange subséquent;
- rejet de matériaux ingérés, soit dans le sol, soit en surface, avec formation de turricules;
- travail du sol avec formation d'un réseau de galeries qui se ramifient et s'anastomosent dans le sol.

Les effets sur le sol du travail des Lombrics peuvent se résumer par les points suivants : stratification, amélioration de la structure, augmentation de la porosité, amélioration du drainage, augmentation de la capacité de rétention en eau, augmentation du taux de colloïdes du sol, augmentation de la capacité d'échange, influence sur la pédogenèse (formation des humus de type mull).

JEANSON-LUUSINANG [1961] montre qu'en milieu artificiel la stabilité structurale de la terre augmente de 40 % par la construction de turricules de *Lumbricus herculeus*. Ce fait est dû à la transformation des débris végétaux leur servant de nourriture et leur incorporation à la terre. Dans les turricules de Vers, la matière organique a une structure colloïdale, visible au microscope électronique, caractérisée par des granules en chaîne associés à l'argile, à l'état de complexe argilohumique [JEANSON-LUUSINANG, 1960].

Nous référant à NYE [1955], on constate que *Hippopera nigeriae* de la Côte d'Or, se débarrasse de rejets où il ne se trouve pas de particules dépassant 0,5 mm et où la proportion de particules de 0,2 à 0,5 mm est faible, alors que le sol environnant est constitué de sable grossier.

Nombre et biomasse. — Le facteur qui prédomine dans le mull et dont dépend le dynamisme du milieu, est constitué par la macrofaune et, plus précisément, par les *Lumbricidae*.

Le tableau XXVIII donne le nombre et la biomasse des Oligochètes dans dix stations du biotope à humus mull.

La population d'Oligochètes atteint 406 individus/m<sup>2</sup> (4 millions/ha), représentant une biomasse de 60 g (600 kg/ha).

Ces chiffres sont élevés. BORNEBUSCH [1930] a trouvé de 5 à 100 Vers/m<sup>2</sup>; PONOMAREVA [1950] en dénombre 294, dans une chênaie, et 61 par mètre carré dans une pineraie; pour un bon pâturage de basses terres en Angleterre, SATCHELL [1960] obtient une densité de 740 Vers/m<sup>2</sup>, représentant une biomasse de 122 g, soit 1 225 kg/ha.

TABLEAU XXVIII

*Nombre et biomasse des Oligochètes prélevés en juillet 1966, dans l'érablière à humus mull de Saint-Joachim.*

Station	Poids (g)		Nombre de Vers		Poids moyen des Vers (g)	Litière au sol <sup>1</sup>	
	1/4 m <sup>2</sup>	1 m <sup>2</sup>	1/4 m <sup>2</sup>	1 m <sup>2</sup>		1/4 m <sup>2</sup> (g)	1 m <sup>2</sup> (g)
2 - 1	18,13	72,50	163	652	0,111	45	180
2 - 2	12,46	49,84	104	416	0,120	42	168
8 - 1	9,62	38,48	51	240	0,189	77	308
8 - 2	15,82	63,28	79	316	0,200	133	532
10 - 1	18,01	72,02	121	484	0,149	75	300
10 - 2	27,14	108,57	195	780	0,139	62	248
23 - 1	10,36	41,42	87	348	0,119	99	396
23 - 2	15,60	62,42	93	372	0,168	107	428
24 - 1	10,43	41,72	63	252	0,166	85	340
24 - 2	12,33	48,90	60	240	0,204	89	356
Moyenne	14,97	59,92	101,60	406,4	0,147	81,4	325,6

1. Litière prélevée au sol au moment de l'échantillonnage des Vers.

Taux d'humidité et matière organique totale des Lumbricidae. — Le taux d'humidité des Vers a été déterminé par dessiccation à 105 °C et la matière organique totale, par perte à la calcination. Les résultats sont donnés dans le tableau XXIX (p. 142).

La composition moyenne des *Lumbricidae* de l'humus mull est la suivante :

— contenu liquide : 85,69 %;

— contenu solide : 14,31 %.

La matière solide de son côté renferme 93,28 % de matière organique, soit 13,35 % par rapport au total, et 6,72 % d'éléments minéraux, soit 0,96 % du poids total. Appliquant ces données à la biomasse obtenue :



TABLEAU XXIX

*Taux d'humidité et matière organique totale des Lumbricidae  
de l'humus mull (Saint-Joachim).*

Poids net humide <i>a</i>	Poids net sec <i>b</i>	<i>a - b</i>	% humidité / poids humide	Poids net calciné <i>c</i>	<i>b - c</i>	Perte calcination (%)
1,48848	0,19330	1,29498	87,01	0,00113	0,19217	99,42
1,39716	0,21052	1,18664	84,93	0,00940	0,20112	95,53
1,47260	0,19690	1,27570	86,63	0,00220	0,19470	98,88
0,78065	0,16598	0,61467	78,74	0,01046	0,15552	93,70
1,00165	0,15007	0,85158	85,02	0,00233	0,14774	98,45
1,14630	0,14767	0,99863	87,12	0,01881	0,12886	87,26
1,44840	0,12171	1,32669	91,60	0,01379	0,10792	88,67
1,01997	0,15753	0,86244	84,56	0,01596	0,14157	89,87
1,23135	0,15547	1,07588	87,37	0,01324	0,14223	91,48
1,06473	0,17113	0,89927	83,93	0,01797	0,15316	89,50
		Moyenne	85,69		Moyenne	93,28

nue, on constate que la population de Vers représente 79,97 kg (en poids sec) de matière organique/ha et 5,75 kg (en poids sec) de matière minérale.

**Métabolisme respiratoire des Lumbricidae.** — Dans le biotope à humus mull, la matière organique retournée au sol annuellement, s'élève, d'après les mesures effectuées pendant trois ans (p. 125), à  $244 \pm 19$  g/m<sup>2</sup>. Cette quantité disparaît à peu près entièrement en un an; les débris qui demeurent sur le sol, au moment de la nouvelle chute de feuilles, sont constitués de pétioles de feuilles, de nervures, de brindilles souvent amoncelés de façon à former de petits tumuli édifiés à l'endroit des orifices des galeries et construits avec de la terre provenant du creusement.

Nous avons déterminé la consommation d'oxygène des *Lumbricidae* forestiers à 15 °C, en utilisant la technique de Warburg. Nous obtenons, pour la moyenne de sept essais, une consommation de 58,32 µl O<sub>2</sub>/g/h,

soit, pour une biomasse de 59,9 g/m<sup>2</sup>, une consommation de 3 493  $\mu$ l O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/h ou 30,60 l/m<sup>2</sup>/an, représentant un flux d'énergie de 144 kcal/m<sup>2</sup>/an, correspondant à la combustion de 77 g de cellulose ou de 257 g de matière organique.

MACFADYEN [1963] considère que dans un grand nombre d'écosystèmes, le métabolisme total des animaux du sol est relativement constant et se situe entre 200 kcal/m<sup>2</sup>/an et cinq fois cette quantité.

La valeur que nous obtenons (58  $\mu$ l O<sub>2</sub>/g/h, à 15 °C) correspond très bien à la consommation d'oxygène de *Eisenia fætida*, déterminée par BYZOVA [1965]; cet auteur obtient 95  $\mu$ l O<sub>2</sub>/g/h à 19 °C. Si, admettant un Q<sub>10</sub> de 2,0, nous calculons la consommation d'oxygène, dans le cas de nos essais, à 19 °C, on obtient 82  $\mu$ l O<sub>2</sub>/g/h. Certaines remarques doivent être faites : d'une part, la consommation d'oxygène des Vers, au cours des essais, ne traduit pas la consommation des Vers en état d'activité, mais correspond plutôt à leur consommation à l'état de repos, d'autre part, la température dans le sol ne se maintient aux environs de 15 °C, que pendant une fraction relativement courte (environ trois mois) de l'année; enfin, les déterminations de la densité et de la biomasse ont été effectuées en juillet, or, on sait, par d'autres déterminations, que la biomasse est plus élevée en automne qu'au printemps ou en été : poids moyen de 117 Vers, prélevés le 26 mai 1966 : 0,164 ± 0,044 g; poids moyen des Vers, prélevés au début de juillet 1966 : 0,147 g; poids moyen de 363 Vers, prélevés en novembre 1966 : 0,240 ± 0,038 g.

Tenant compte de ces remarques, on peut estimer que la quantité de matière organique utilisée par les Vers annuellement pour assurer les besoins de leur métabolisme doit s'élever à environ 210 g/m<sup>2</sup>.

Partant d'une consommation uniforme, annuelle, de 257 g de matière organique, correspondant au métabolisme de repos, à 15 °C, on peut faire les corrections suivantes : 1/4 de l'année à la température de 15 °C (257 : 4 = 64); 1/4 de l'année à la moitié de cette consommation (64 : 2 = 32); 1/4 de l'année au quart (64 : 4 = 16); 1/4 de l'année, consommation nulle; soit au total 64 + 32 + 16 = 112 g; 50 % en plus pour augmentation due à l'activité (112 + 56 = 168); 1/4 en plus pour accroissement de biomasse (168 + 42 = 210), soit 210 g de matière organique/m<sup>2</sup>.

Ce chiffre est une approximation. Il peut être rapproché de la chute annuelle de matière organique qui atteint, pour le mull, 244 g/m<sup>2</sup>.

A titre d'information, citons les résultats obtenus par BORNEBUSCH (cité par NEF, 1957) pour l'activité respiratoire des Vers à 13 °C : pour un sol de Pineraie, 18 Vers/m<sup>2</sup>, pesant 0,90 g, consomment 0,24 ml O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/h; 31 Vers/m<sup>2</sup>, pesant 1,55 g, consomment 0,41 ml O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/h; pour un sol de Chênaie, 122 Vers/m<sup>2</sup>, pesant 61 g, consomment 7,53 ml O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/h, valeur plus de deux fois supérieure à celle que nous avons obtenue (3,49 ml O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/h) pour une biomasse (59,9 g/m<sup>2</sup>) comparable.

A titre de comparaison, mentionnons que HEALEY [1967] donne 2,49 l O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup> comme respiration totale annuelle d'une population de Collemboles.

Pour les sols soumis à d'importantes fluctuations climatiques, comme c'est le cas des régions à climats tempérés froids de Québec, il faudrait enregistrer, tout au long de l'année, les variations de température du sol, afin de tirer le meilleur parti des données de la consommation d'oxygène. ZACHARIAE [1962] décrit un appareil enregistreur adapté aux recherches écologiques et pouvant fonctionner une année entière sans être surveillé.

Afin de mettre en évidence l'influence des variations de température sur l'activité des Vers, nous avons effectué une étude de la consommation d'oxygène de *Lumbricidae* dont nous donnons les résultats dans le chapitre VII.

Comparaison avec les populations de Termites :

	Termites (forêt équatoriale)	Oligochètes (forêt tempérée froide)
Biomasse . . . . .	10...12 g/m <sup>2</sup>	60 g/m <sup>2</sup>
Consommation O <sub>2</sub> . . . .	70 l/m <sup>2</sup> /an	30 l/m <sup>2</sup> /an
Matière organique décom- posée . . . . .	560...650 g/m <sup>2</sup> /an	210 g/m <sup>2</sup> /an
Matière végétale retour- née au sol . . . . .	1 200...1 500 g/m <sup>2</sup>	244 g/m <sup>2</sup> /an

Une population d'Isoptères ayant une biomasse six fois moins importante que celle des Vers utilise ainsi une quantité de matière organique deux et demi à trois fois supérieure.

### 3. Accumulation de matière organique au sol.

Nous donnons dans le tableau XXX les quantités de matière organique au sol, en g/m<sup>2</sup> (poids sec), dans différents biotopes des deux grandes zones climatiques considérées : forêts équatoriales et forêts tempérées froides. Les chiffres donnés dans le tableau XXX expriment la quantité de matière organique, après correction pour la matière minérale, par perte à la calcination.

Ces chiffres doivent être analysés en regard des vitesses de dégradation de la matière organique.

La figure 10 illustre les apports et les accumulations de matière organique dans les érablières et dans la forêt secondaire à *Scorodophlæus*.

#### a. *Humus mor* (Château-Richer)

La décomposition est très lente dans les conditions de ce milieu (fig. 9) ; il en résulte une importante accumulation au sol de matière

TABLEAU XXX

Comparaison de l'accumulation de matière organique au sol  
et de l'apport de matière organique dans les biotopes tempérés froids  
et dans les biotopes équatoriaux.

Biotopes	Accumulation de matière organique au sol					Apport de matière organique	
	L (g/m <sup>2</sup> )	F (g/m <sup>2</sup> )	H (g/m <sup>2</sup> )	Total		g/m <sup>2</sup>	t/ha
				(g/m <sup>2</sup> )	(t/ha)		
Mull	301 93,7 %	159 42,4 %	741 15,8 %	1 201	12,0	244 <sup>1</sup> ± 19	2,4
Moder-mulloïde*	242 89,7 %	440 30,5 %	1 222 19,7 %	1 904	19,0	220	2,2
Moder	317 89,8 %	1 142 29,7 %	1 468 14,7 %	2 927	29,3	256 <sup>1</sup> ± 13	2,6
Mor	— 92,5 %	— 78,3 %	— 31,9 %	6 135 (1964)	62,3	322 <sup>1</sup> ± 30	3,2
	832 92,7 %	1 180 83,5 %	4 304 34,2 %	6 316 (1966)			
Parasoleraie jeune	—	—	—	1 804 63,8 %	18,0	—	—
Parasoleraie âgée	—	—	—	1 589 67,2 %	15,9	1 490 <sup>2</sup>	14,9
Forêt à <i>Scorodophloeus</i>	—	—	—	2 070 64,7 %	20,7	1 240 <sup>2</sup>	12,4

1. Moyenne des chutes de feuilles pour 1964, 1965 et 1966 (voir tableau XXIII).

2. D'après LAUDELOUT et MEYER [1954].

\* Ce biotope, comme le biotope à humus moder, est situé à Saint-Henri.

– Les % représentent le taux de matière organique des horizons.

– Se référer également à la figure 10 (p. 164).

organique peu décomposée atteignant 62,3 t/ha (tabl. XXX), sur une épaisseur de 15 à 20 cm.

Le prélèvement des horizons a été fait, comme on l'a décrit plus haut (p. 122), en s'aidant du cercle métallique de 1/4 m<sup>2</sup> afin de délimiter adéquatement l'aire d'échantillonnage. En réalité, la quantité de

TABLEAU XXXI

*Carbone total, azote total et matière organique  
en g/m<sup>2</sup> dans l'horizon holorganique d'une jachère forestière  
à Musanga cecropioides de 4 ans.*

	I1	I2	III1	II2	III1	III2	Moyenne
Poids échantillon humide (g) . .	4 586	4 558	5 322	5 552	5 055	4 410	4 914
Poids échantillon sec (g) . . . .	2 532	2 473	2 727	3 451	3 055	2 670	2 818
% humidité (b.s.)	81,12	84,31	95,15	60,88	65,46	65,16	74,37
% C . . . . .	11,17	9,67	12,03	7,95	8,53	7,43	9,46
Poids C (b.s.) (g)	282,82	239,14	328,06	274,35	260,59	198,38	263,89 ± 38,21
% N . . . . .	0,903	0,611	0,861	0,629	0,668	0,735	0,735
Poids N (b.s.) (g)	22,86	15,11	23,48	21,71	20,41	19,62	20,53 ± 2,65
C/N . . . . .	12,36	15,83	13,97	12,63	12,77	10,11	12,95
Perte calcination (%) . . . . .	56,30	69,75	49,53	66,83	69,95	70,30	63,77
Poids matière organique (g) .	1 425,51	1 724,91	1 350,68	2 306,30	2 136,97	1 877,01	1 803,56 ± 333,44
pH . . . . .	4,8	4,5	4,6	5,5	4,5	4,2	4,7

I, II, III : parcelles de prélèvement; 1, 2 : répétitions.

b. s. : calcul sur base sèche.

Les quantités exprimées par hectare sont les suivantes :

Carbone total : 2 639 kg.

Azote total : 205 kg.

Matière organique : 18,04 t.

TABLEAU XXXII

*Carbone total, azote total et matière organique  
en g/m<sup>2</sup> dans l'horizon holorganique d'une jachère forestière  
à Musanga cecropioides de 15 ans.*

	I1	I2	III1	II2	III1	III2	Moyenne
Poids échantillon humide (g) . .	3 305	3 105	4 567	3 608	4 222	3 059	3 644
Poids échantillon sec (g) . . . .	2 193	2 044	3 243	2 534	2 181	1 804	2 333
% humidité (b.s.)	50,70	51,91	40,82	42,38	93,58	69,56	56,19
% C . . . . .	12,60	12,40	9,24	8,90	11,30	9,87	10,72
Poids C (b.s.) (g)	276,32	253,46	299,65	225,65	246,45	178,05	246,58 ± 36,96
% N . . . . .	0,882	0,974	0,520	0,595	0,772	0,783	0,754
Poids N (b.s.) (g)	19,34	19,91	16,86	15,08	16,84	14,13	17,03 ± 2,00
C/N . . . . .	14,28	12,73	17,76	14,96	14,64	12,61	14,50
Perte calcination (%) . . . . .	64,30	57,95	74,75	78,45	59,50	68,45	67,23
Poids matière organique (g)	1 410,09	1 184,49	2 424,14	1 987,92	1 297,69	1 234,83	1 589,86 ± 440,47
pH . . . . .	4,4	4,5	4,5	4,4	5,1	4,4	4,5

I, II, III : parcelles de prélèvement; 1, 2 : répétitions.

b. s. : calcul sur base sèche.

Les quantités exprimées par hectare sont les suivantes :

Carbone total : 2 466 kg.

Azote total : 170 kg.

Matière organique : 15,90 t.

matière organique accumulée doit être supérieure au chiffre donné, vu que l'échantillonnage s'est arrêté avant que ne soit atteint l'horizon A<sub>1</sub>; la dernière couche prélevée possède encore un taux de matière organique de 64,4 % (déterminé par perte à la calcination). Il n'est pas exagéré d'admettre que la quantité de matière organique accumulée au sol jusqu'à l'horizon A<sub>1</sub>, atteigne 100 t/ha (matière sèche).

b. *Humus moder* (Saint-Henri).

L'activité biologique dominante dans ce milieu est celle de la méso-faune. L'accumulation de matière organique au sol atteint, dans le moder typique, 29,3 t/ha.

TABLEAU XXXIII

*Carbone total, azote total et matière organique en g/m<sup>2</sup>  
dans l'horizon holorganique de la forêt à Scorodophloeus zenkeri,  
forêt de référence.*

	I1	I2	III1	III2	III1	III2	Moyenne
Poids échantillon humide (g). .	4 231	4 830	4 090	4 579	5 547	3 534	4 690
Poids échantillon sec (g). . . .	2 615	3 255	3 490	3 217	3 836	2 760	3 196
% humidité (b.s.)	61,79	48,38	40,65	42,33	44,60	46,55	46,75
% C . . . . .	10,50	9,35	9,90	8,88	10,46	9,60	9,78
Poids C (b.s.) (g)	274,58	304,34	345,51	285,67	401,25	264,96	312,72 ± 45,46
% N . . . . .	0,819	0,918	0,755	0,682	0,965	1,162	0,883
Poids N (b.s.) (g)	21,42	29,88	26,35	21,94	37,02	32,07	28,11 ± 5,32
C/N . . . . .	12,82	10,19	13,11	13,02	10,84	8,26	11,37
Perte calcination (%) . . . . .	59,90	62,80	64,10	71,55	63,95	65,75	64,67
Poids matière organique (g).	1 566,38	2 044,14	2 237,09	2 301,76	2 453,12	1 814,70	2 069,53 ± 290,17
pH . . . . .	4,6	4,0	4,3	4,2	4,1	4,3	4,2

I, II, III : parcelles de prélèvement; 1, 2 : répétitions.

b. s. : calcul sur base sèche.

Les quantités exprimées par hectare sont les suivantes :

Carbone total : 3 127 kg.

Azote total : 281 kg.

Matière organique : 20,70 t.

Dans un biotope voisin, où l'humus présente un type intermédiaire (moder-mulloïde), caractérisé par des populations assez faibles de Lumbricides (nombre : 51/m<sup>2</sup>; biomasse : 12 g/m<sup>2</sup>), la quantité de matière organique accumulée au sol atteint 19,0 t/ha. Ce contraste, alors que les deux biotopes se trouvent dans des conditions de végétation et de climat analogues, illustre l'influence de l'activité des Oligochètes dans la dégradation de la matière organique : l'accumulation de matière organique est supérieure de 10 t/ha dans le biotope dépourvu de Vers.

c. *Humus mull* (Saint-Joachim).

La litière est dégradée en un an; une partie de la matière organique est incorporée dans le sol, par suite de l'activité des Vers, constituant dans ce milieu des complexes argilo-humiques. Il reste, avant la nouvelle chute, quelques débris végétaux au sol (brindilles, pétioles) dont le poids ne dépasse pas 12 t/ha.

d. *Humus équatoriaux*.

L'accumulation de matière organique au sol, dans les horizons holorganiques, a été mesurée dans deux jachères forestières à *Musanga cecropioides*, l'une de quatre, l'autre de quinze ans, ainsi que dans la forêt à *Scorodophlæus zenkeri*, considérée comme écosystème de référence.

Le matériel prélevé est formé par la litière (A<sub>00</sub>) et par la couche de fermentation (F), constituant un horizon humifère supérieur à feutrage composé de débris à demi décomposés.

L'échantillonnage a porté sur six parcelles de 1 m<sup>2</sup> par biotope, à raison de trois stations par biotope et de deux répétitions par station.

Afin de rendre le prélèvement du matériel plus rigoureux, on s'est servi d'un cercle métallique de 1 m<sup>2</sup>.

Les résultats sont donnés dans les tableaux XXXI, XXXII et XXXIII.

Nous comparons les poids de carbone et d'azote obtenus dans les biotopes équatoriaux avec ceux de MANIL *et al.* [1963], relatifs aux horizons holorganiques A<sub>0</sub>, dans le tableau XXXIV. Les observations de ces auteurs ont porté sur des hêtraies acidophiles de l'Ardenne belge, (49° 45' à 50° 40' N; 4° 8' à 6° 24' E).

On observe que les teneurs en azote sont du même ordre de grandeur, tandis que le poids de carbone est nettement plus élevé dans les hêtraies ardennaises. Il faut toutefois être très prudent dans les comparaisons, car elles supposent des prélèvements tout-à-fait comparables et un traitement similaire des échantillons.

L'accumulation de matière organique au sol atteint 20,7 t/ha en forêt à *Scorodophlæus zenkeri*. La comparaison avec les autres biotopes



ne peut se faire que si l'on tient compte de la quantité de matière végétale retournée annuellement au sol; c'est ce que nous faisons ci-dessous, comparant l'apport et l'accumulation de matière organique dans le cas de la forêt à *Scorodophloeus zenkeri* de Yangambi et l'érablière de Saint-Henri.

TABLEAU XXXIV

*Comparaison des teneurs en carbone total et azote total (en kg/are)  
dans les horizons holorganiques de hêtraies ardennaises  
et de biotopes équatoriaux.*

Biotopes		C	N	C/N
<i>Belgique</i>				
Secteur Siegenien de St-Hubert*	Station 1	41,4	1,6	15,1
	Station 4	50,2	2,2	18,3
Secteur Gedinnien d'Arville*	Station 6	42,1	1,8	17,0
	Station 9	52,2	2,3	20,2
<i>Congo</i>				
Jachère forestière de 4 ans . . . . .		26,4	2,1	13,0
Jachère forestière de 15 ans . . . . .		24,7	1,7	14,5
Forêt à <i>Scorodophloeus zenkeri</i> . . . . .		31,27	2,8	11,4

\* MANIL, DELECOUR, FORGET et EL ATTAR [1963].

	Matière organique au sol (t/ha)	Apport annuel (t/ha)
Érablière (St-Henri) (type mulloïde) . . . . .	19,0	2,2
Forêt secondaire (Yangambi) . .	20,7	13,5

L'apport annuel de matière végétale est cinq à six fois plus élevé en forêt équatoriale, tandis que l'accumulation n'y est pas plus élevée que dans les biotopes à humus moder-mulloïde ou mull des forêts tempérées froides et nettement moins élevée que dans les biotopes à humus moder ou, à fortiori, à humus mor (voir tabl. XXX).

Comme nous l'avons vu plus haut, l'activité faunique est très intense dans la mince pellicule superficielle riche en matière organique qui caractérise les sols forestiers équatoriaux. Comme on l'a vu aux chapitres III et V, le rôle dominant revient dans ces biotopes aux Arthropodes et spécialement aux Isoptères.

e. *Comparaisons.*

En ce qui concerne l'accumulation de matière organique au sol, on trouve chez MANIL *et al.* [1963] des chiffres que nous comparons ci-dessous avec ceux des érablières québécoises et d'écosystèmes équatoriaux.

*Hêtraies acidophiles des Ardennes belges* [MANIL *et al.*, 1963].

Prélèvement des horizons holorganiques (A<sub>0</sub>)

- Secteur Siegenien de St-Hubert : de 9,69 à 14,97 t/ha;
- Secteur Gedinnien d'Arville : de 12,36 à 17,0 t/ha.

Les types d'humus oscillent autour du groupe des moder, depuis les mull acides jusqu'aux dysmoder ou même mor.

*Érablières de la région de Québec*<sup>1</sup>

- Érablière à mull : L + F : 4,60 t/ha; avec H : 12,0 t/ha;
- Érablière à humus mullloïde: L + F : 6,82 t/ha; avec H : 19,0 t/ha;
- Érablière à moder : L + F : 14,59; avec H : 29,3 t/ha;
- Érablière à mor : L + F + H : 62,3 t/ha.

*Écosystèmes équatoriaux*<sup>1</sup>

- Parasoleraie jeune, horizons holorganiques : 18,0 t/ha;
- Parasoleraie âgée, horizons holorganiques : 15,9 t/ha;
- Forêt à *Scorodophlœus zenkeri*, horizons holorganiques : 20,7 t/ha.

**4. Déterminations calorimétriques.**

a. *Nombre d'échantillons.*

La chaleur de combustion des différents horizons a été analysée sur 51 échantillons, à raison de quatre répétitions, en général, par échantillon, ce qui représente quelque 200 déterminations calorimétriques.

Les échantillons se répartissent comme suit :

	Feuilles (cadres)	Litière L	Litière F	Litière H	Total
Château-Richer (mor) . . .	7	4	4	6	21
Saint-Joachim (mull) . . .	8	5	5	4	22
Saint-Henri (moder) . . .	8	—	—	—	8
Total . . . . .	23	9	9	10	51

1. Les chiffres expriment uniquement le poids de matière organique, après correction pour la matière minérale, par perte à la calcination.

Afin de permettre de juger de la validité des déterminations, nous donnons dans les tableaux les valeurs de l'erreur standard de la moyenne (Sm);

$$Sm = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}; \text{ où}$$

Sm = erreur standard de la moyenne;  $\sigma$  = écart type;  $n$  = nombre d'échantillons.

TABLEAU XXXV

*Chaleur de combustion des feuilles recueillies  
au cours de l'automne 1966 (cadres de 1 m<sup>2</sup>), à Château-Richer (mor);  
énergie potentielle au sol en kcal/m<sup>2</sup>.*

Échan- tillon n°	Nombre des répéti- tions	Échantillon total		Matière organique			kcal/m <sup>2</sup>
		cal/g	B T U/lb	cal/g	%	g/m <sup>2</sup>	
5	4	4 297 ± 42,7	7 735 ± 77,0	4 468	96,19	318	1 367
11	4	4 396 ± 24,6	7 912 ± 44,3	4 628	94,98	410	1 802
12	4	4 257 ± 7,6	7 663 ± 13,6	4 483	94,97	246	1 047
13	4	4 222 ± 18,5	7 600 ± 33,3	4 437	95,14	323	1 364
17	4	4 364 ± 68,6	7 856 ± 123,5	4 557	95,78	263	1 148
18	4	4 343 ± 17,1	7 818 ± 30,8	4 564	95,18	223	969
22	4	4 513 ± 18,0	8 123 ± 32,3	4 669	96,64	285	1 286
	28	4 342 ± 19,8	7 815	4 544 ± 18,6	95,55 ± 0,14	295	1 283 ± 104

Pour obtenir Sm à 95 % de probabilité, il suffit de multiplier sa valeur par 1,96; pour l'obtenir à 99 %, par 2,56.

Figurent dans chaque tableau le nombre de répétitions, la chaleur de combustion de l'échantillon total en cal/g et en B.T.U./lb, la chaleur de combustion ramenée à la matière organique, en cal/g, le pour cent de matière organique déterminée par combustion complète dans la bombe calorimétrique, la quantité de la source d'énergie considérée (feuilles, litière, horizon F ou H) en g/m<sup>2</sup> ainsi que la quantité de calories par unité de surface en kcal/m<sup>2</sup>.

b. *Humus mor* (Château-Richer).

Les résultats des déterminations calorimétriques effectuées sur les échantillons de Château-Richer sont donnés dans les tableaux XXXV (feuilles recueillies dans les cadres de 1 m<sup>2</sup>), XXXVI (litière récente), XXXVII (litière âgée ou horizon F) et XXXVIII (horizon H).

TABLEAU XXXVI

*Chaleur de combustion de la litière (L) de Château-Richer (mor);  
énergie potentielle au sol en kcal/m<sup>2</sup>.*

Échan- tillon n°	Nombre des répéti- tions	Échantillon total		Matière organique			kcal/m <sup>2</sup>
		cal/g	B T U/lb	cal/g	%	g/m <sup>2</sup>	
1	4	4 512 ± 38,7	8 121 ± 69,6	4 811	93,79	892	4 024
7	4	4 378 ± 12,6	7 881 ± 22,7	4 735	92,46	900	3 940
14	4	4 178 ± 10,2	7 521 ± 18,4	4 605	90,75	832	3 476
19	4	4 268 ± 8,3	7 682 ± 14,9	4 533	94,43	964	4 114
	16	4 338 ± 35,2	7 809	4 680 ± 31,1	92,70 ± 0,38	897	3 889 ± 142

TABLEAU XXXVII

*Chaleur de combustion de l'horizon (F) de Château-Richer (mor);  
énergie potentielle au sol en kcal/m<sup>2</sup>.*

Échantillon n°	Nombre des répétitions	Échantillon total		Matière organique			kcal/m <sup>2</sup>
		cal/g	B T U/lb	cal/g	%	g/m <sup>2</sup>	
2	3	4 123 ± 7,9	7 422 ± 14,1	5 022	82,10	1 896	7 817
8	3	3 359 ± 40,3	6 047 ± 72,0	4 879	68,79	1 680	5 644
15	4	4 307 ± 22,1	7 752 ± 39,7	4 771	90,44	924	3 979
20	4	4 365 ± 12,4	7 856 ± 22,3	4 938	88,39	1 156	5 045
	14	4 081 ± 107,6	7 346	4 896 ± 42,2	83,45 ± 2,36	1 414	5 621 ± 809

La chaleur de combustion est très semblable pour les feuilles recueillies dans les cadres ( $4\,342 \pm 19,8$  cal/g) et pour la litière récente (L :  $4\,338 \pm 35,2$  cal/g); comme on pouvait s'y attendre Sm est faible pour ces deux catégories d'échantillons, très homogènes.

La chaleur de combustion pour la litière âgée (F) est plus faible ( $4\,081 \pm 107,6$ ), soit 94,1 % de celle de L; Sm est plus élevé. Pour l'horizon H, on trouve  $2\,085 \pm 190,2$ , soit 48,1 % de la valeur obtenue pour L; Sm est encore plus élevé ici que dans le cas précédent; il s'agit d'un horizon relativement hétérogène, assez difficile en outre à échantillonner. L'horizon appelé H - tr (tabl. XXXVIII) est une zone de transition entre l'horizon humique proprement dit et l'horizon minéral (B) sous-jacent; son contenu énergétique ( $975 \pm 78$  cal/g) représente 22,5 % de celui de L.

Étant donné la grande accumulation au sol de résidus organiques peu décomposés (voir tabl. XXX et XLIV), l'énergie potentielle accu-

TABLEAU XXXVIII

*Chaleur de combustion de l'horizon H de Château-Richer (mor);  
énergie potentielle au sol en kcal/m<sup>2</sup>.*

Échantillon n°	Nombre des répétitions	Échantillon total		Matière organique			kcal/m <sup>2</sup>
		cal/g	B T U/lb	cal/g	%	g/m <sup>2</sup>	
3	4	2 050 ± 14,0	3 689 ± 25,2	4 885	41,97	4 068	8 337
9	4	1 653 ± 27,7	2 976 ± 49,8	4 387	37,70	2 792	4 616
16	4	1 353 ± 34,8	2 436 ± 62,6	4 197	32,32	18 704	25 312
21	4	3 286 ± 18,7	5 914 ± 33,6	4 978	66,01	5 028	16 521
H	16	2 085 ± 190,2	3 754	4 612 ± 90,2	44,50 ± 3,34	7 648	13 697 ± 3 254
4	4	1 180 ± 8,0	2 124 ± 14,5	4 393	26,91	3 636	4 290
10	4	769 ± 18,0	1 385 ± 32,4	3 660	21,03	3 884	2 989
H - tr	8	975 ± 78,0	1 754	4 027 ± 155,3	23,97 ± 1,15	3 760	3 639

mulée par mètre carré atteint dans ce milieu des chiffres considérables, surtout au niveau de (F) et de H; on obtient au total pour L, (F) et H, 26 846 kcal/g, correspondant à 6 316 g de matière organique par mètre carré. Il est intéressant de remarquer la similitude entre la quantité de matière organique/m<sup>2</sup>, mesurée en 1964 (6 135 g/m<sup>2</sup>) et 1966 (6 316 g/m<sup>2</sup>).

c. *Humus mull* (Saint-Joachim).

Les résultats des déterminations calorimétriques de l'humus mull de Saint-Joachim sont donnés aux tableaux XXXIX (feuilles recueillies dans les cadres de 1 m<sup>2</sup>), XL (litière), XLI (horizon F) et XLII (horizon H).

TABLEAU XXXIX

*Chaleur de combustion des feuilles recueillies  
au cours de l'automne 1966 (cadres de 1 m<sup>2</sup>), à Saint-Joachim (mull);  
énergie potentielle au sol en kcal/m<sup>2</sup>.*

Échan- tillon n°	Nombre des répéti- tions	Échantillon total		Matière organique			kcal/m <sup>2</sup>
		cal/g	B T U/lb	cal/g	%	g/m <sup>2</sup>	
23	3	4 482 ± 2,5	8 067 ± 4,5	4 629	96,83	249	1 116
24	3	4 504 ± 25,4	8 108 ± 45,7	4 670	96,44	220	991
28	3	4 388 ± 8,5	7 899 ± 15,2	4 531	96,85	223	979
29	4	4 486 ± 32,3	8 075 ± 58,1	4 645	96,60	311	1 395
36	4	4 275 ± 39,6	7 685 ± 71,3	4 495	95,12	268	1 146
37	4	4 311 ± 8,1	7 760 ± 14,6	4 543	94,90	255	1 099
41	4	4 328 ± 6,9	7 790 ± 12,3	4 569	94,71	273	1 181
44	4	4 364 ± 40,7	7 632 ± 73,2	4 648	93,90	242	1 026
	29	4 386 ± 20,5	7 895	4 587 ± 19,7	95,62 ± 0,24	255	1 117 ± 47

TABLEAU XL

*Chaleur de combustion de la litière (L) de Saint-Joachim (mull);  
énergie potentielle au sol en kcal/m<sup>2</sup>.*

Échantillon n°	Nombre des répétitions	Échantillon total		Matière organique			kcal/m <sup>2</sup>
		cal/g	B T U/lb	cal/g	%	g/m <sup>2</sup>	
30	3	4 353 ± 30,4	7 835 ± 54,7	4 642	93,78	240	1 045
33	4	4 255 ± 22,8	7 659 ± 41,1	4 476	95,13	308	1 311
38	4	4 281 ± 17,7	7 707 ± 31,9	4 533	94,46	328	1 404
42	4	4 129 ± 11,0	7 432 ± 19,8	4 515	91,45	408	1 685
	15	4 248 ± 22,5	7 647	4 535 ± 25,0	93,70 ± 0,51	321	1 361 ± 132

Comme pour le biotope précédent, la chaleur de combustion des feuilles recueillies dans les cadres ( $4\,386 \pm 20,5$  cal/g) et celle de la litière ( $4\,248 \pm 22,5$  cal/g) sont très voisines; Sm est faible également, par suite de l'homogénéité de ces échantillons.

Le contenu énergétique de F ( $1\,803 \pm 133,3$  cal/g) représente 42,4 % de celui de L et celui de H (490 cal/g), 11,5 %.

Ceci confirme ce que nous avons indiqué plus haut, à savoir le manque d'accumulation de matière organique dans le biotope à humus mull, comparativement à une accumulation considérable dans le cas de l'humus mor de Château-Richer. La matière organique du sol s'élève à  $6\,316$  g/m<sup>2</sup> pour le mor et à  $1\,201$  pour le mull; quant à l'énergie potentielle, elle atteint  $26\,846$  kcal/m<sup>2</sup> dans le mor (voir tabl. XLVI) et  $4\,893$  kcal/m<sup>2</sup> dans le mull (voir tabl. XLVII).

Étant donné la faible chaleur de combustion des échantillons provenant de l'horizon H de Saint-Joachim, il a fallu pour la déterminer mélanger ces échantillons avec une substance riche en énergie; nous



TABLEAU XLI

*Chaleur de combustion de l'horizon F de Saint-Joachim (mull);  
énergie potentielle au sol en kcal/m<sup>2</sup>.*

Échantillon n°	Nombre des répétitions	Échantillon total		Matière organique			kcal/m <sup>2</sup>
		cal/g	B T U/lb	cal/g	%	g/m <sup>2</sup>	
31	4	1 437 ± 32,9	2 586 ± 59,3	4 188	34,31	340	488
34	3	1 673 ± 30,4	3 011 ± 54,8	3 964	42,19	268	448
39	4	2 608 ± 78,9	4 695 ± 142,1	4 511	57,89	348	908
43	4	1 463 ± 43,4	2 634 ± 78,1	4 164	35,17	548	802
	15	1 803 ± 133,3	3 246	4 224 ± 61,7	42,40 ± 2,66	376	662 ± 114

TABLEAU XLII

*Chaleur de combustion de l'horizon H de Saint-Joachim (mull);  
énergie potentielle au sol en kcal/m<sup>2</sup>.*

Échantillon n°	Nombre des répétitions	Échantillon total		Matière organique		kcal/m <sup>2</sup>
		cal/g	B T U/lb	%	g/m <sup>2</sup>	
32	2	463	833	20,48	2 944	1 363
35	2	778	1 400	17,59	4 888	3 803
40	2	553	995	9,40	6 228	3 444
	6	490	1 076	15,82	4 687	2 870

avons utilisé pour cela de l'acétate de cellulose (4 454 cal/g) et nous avons déterminé la chaleur de combustion des échantillons H par différence (fig. 8).

d. *Humus moder* (Saint-Henri).

Nous n'avons déterminé que la chaleur de combustion des feuilles recueillies dans les cadres ( $4\ 383 \pm 6,6$ ) (voir tabl. XLIII, p. 160).

Pour les trois biotopes, nous obtenons, comme chaleur de combustion des feuilles recueillies dans les cadres, les valeurs suivantes :

	Échantillon total (cal/g)	Matière organique (cal/g)	Matière organique (%)
Mor . . . . .	4 342 $\pm$ 19,8	4 544 $\pm$ 18,6	95,55
Mull . . . . .	4 386 $\pm$ 20,5	4 587 $\pm$ 19,7	95,62
Moder . . . . .	4 383 $\pm$ 6,6	4 567 $\pm$ 9,4	96,02
Moyenne . . . . .	4 370	4 566	95,73

Pour estimer l'énergie potentielle au sol, dans le biotope de Saint-Henri, nous nous basons sur les accumulations de matière organique au sol dans ce milieu (voir tabl. XXX) et sur la valeur de la chaleur de combustion moyenne des feuilles, ramenée à la matière organique, soit 4,566 kcal/g.

On obtient dès lors, pour la litière (317 g mat. org./m<sup>2</sup>), 1 426 kcal/m<sup>2</sup>, pour F (1 142 g mat. org./m<sup>2</sup>), 5 214 kcal/m<sup>2</sup> et pour H (1 468 g mat. org./m<sup>2</sup>), 6 702 kcal/m<sup>2</sup>, soit au total 13 342 kcal/m<sup>2</sup>. On obtient au total, pour l'humus mor, une énergie potentielle de 26 846 kcal/m<sup>2</sup> et pour le mull, 4 893 kcal/m<sup>2</sup>.

e. *Chaleur de combustion ramenée à la matière organique.*

Ramenées à la matière organique, les chaleurs de combustion des horizons L, (F), H et H-tr, de Château-Richer sont les suivantes :

- L : 4 680  $\pm$  31,1 (moyenne de 16 essais) cal/g
- (F) : 4 896  $\pm$  42,2 (moyenne de 16 essais) cal/g
- H : 4 612  $\pm$  90,2 (moyenne de 16 essais) cal/g
- H-tr : 4 027  $\pm$  155,3 (moyenne de 8 essais) cal/g

Pour l'humus mull de Saint-Joachim, on obtient :

- L : 4 535  $\pm$  25,0 (moyenne de 20 essais)
- F : 4 224  $\pm$  61,7 (moyenne de 20 essais)
- H : 3 097 (moyenne de 6 essais)

TABLEAU XLIII

*Chaleur de combustion des feuilles recueillies  
au cours de l'automne 1966 (cadres de 1 m<sup>2</sup>), à Saint-Henri (moder);  
énergie potentielle au sol en kcal/m<sup>2</sup>.*

Échantillon n°	Nombre des répéti- tions	Échantillon total		Matière organique			kcal/m <sup>2</sup>
		cal/g	B T U/lb	cal/g	%	g/m <sup>2</sup>	
1	4	4 351 ± 11,8	7 832 ± 21,3	4 541	95,83	255	1 110
2	4	4 346 ± 17,4	7 823 ± 31,2	4 560	95,31	289	1 256
3	4	4 356 ± 17,7	7 841 ± 31,9	4 537	96,01	214	932
4	4	4 417 ± 7,7	7 951 ± 13,9	4 595	96,14	234	1 034
5	4	4 418 ± 15,2	7 953 ± 27,3	4 597	96,11	211	932
6	4	4 384 ± 20,2	7 891 ± 40,0	4 538	96,62	219	960
7	3	4 386 ± 12,6	7 895 ± 22,6	4 569	95,98	204	895
8	4	4 407 ± 17,9	7 932 ± 32,2	4 596	95,87	271	1 194
	31	4 383 ± 6,6	7 890	4 567 ± 9,4	96,02 ± 0,12	237	1 039 ± 47,0

On remarque que les horizons pauvres en matière organique (H-tr, Château-Richer : 23,97 % mat. org.; H, Saint-Joachim : 15,82 % mat. org.) ont une chaleur de combustion, ramenée à la matière organique, inférieure à celle des autres horizons où la teneur en matière organique dépasse 42 % et atteint 94 %; ceci peut être dû à une combustion incomplète de la matière organique.

Quant au chiffre obtenu pour l'horizon (F), ramené à la matière organique, de Château-Richer (4 896 cal/g), il est supérieur aux chiffres correspondants pour L (4 680 cal/g) et H (4 612 cal/g). Un test de comparaison des moyennes révèle que cette différence est très hautement significative, la valeur du paramètre  $t$  correspondant aux échantillons étudiés est de 3,21. Les valeurs de la table des seuils correspondant à 43 degrés de liberté et aux seuils 0,05 (2,018) et 0,01 (2,698) sont très inférieures à la valeur  $t = 3,21$  trouvée. La différence est donc très hautement significative.

#### D. Conclusions.

Nous avons tracé un graphique (fig. 9, p. 162) donnant les pertes de matière organique, mesurées par la perte de poids des disques de feuilles, pour chacun des biotopes.

La matière organique, retournée annuellement au sol dans l'humus moder, mettra trois ans pour perdre 90 % (95 %, dans le cas des séries F) de son poids sec. On peut supposer que la dégradation totale nécessiterait quatre années; il faut cependant s'attendre à une durée plus longue, la courbe ayant tendance à devenir asymptotique.

Dans le cas du mor, on observe que la courbe, dès la première année, ne s'élève plus que très lentement. Supposant une perte de 3 % par an, il faudrait encore quatorze à quinze ans pour obtenir une dégradation complète de la matière organique; la révolution totale serait donc de dix-sept à dix-huit ans. En fait, une telle hypothèse ne serait pas conforme à la réalité, car il y a tout lieu d'admettre que le taux de disparition de la matière organique n'est pas constant d'une année à l'autre, mais qu'il va au contraire, s'amenuisant. C'est ce que l'on observe en 1966 (3,06 % de perte entre 1965 et 1966) par rapport à 1965 (4,59 % de perte entre 1964 et 1965). On peut considérer, avec MINDERMAN et DANIELS [1966], qu'il existe un taux de décomposition décroissant à tel point qu'il reste, après quelques années, une fraction organique pratiquement indécomposée, subsistant quasi indéfiniment.

Dans le cas du mull, le graphique montre que, même dans les conditions de l'essai, la matière organique disparaît en trois ans; en réalité, les processus de dégradation sont, comme nous l'avons vu plus haut, beaucoup plus rapides, du fait de l'intervention des Lombricides.

Les phénomènes de dégradation de la matière organique dans les sols forestiers équatoriaux s'apparentent à ceux que l'on rencontre dans l'humus mull; dans les deux cas, la dégradation est telle qu'il n'y a pas persistance de litière au sol; la dégradation est cependant de beaucoup supérieure dans le cas des sols équatoriaux. Dans ces deux cas, le facteur déterminant est la macrofaune : Isoptères, en forêts équatoriales, Lombricides, en forêts tempérées froides à humus mull.

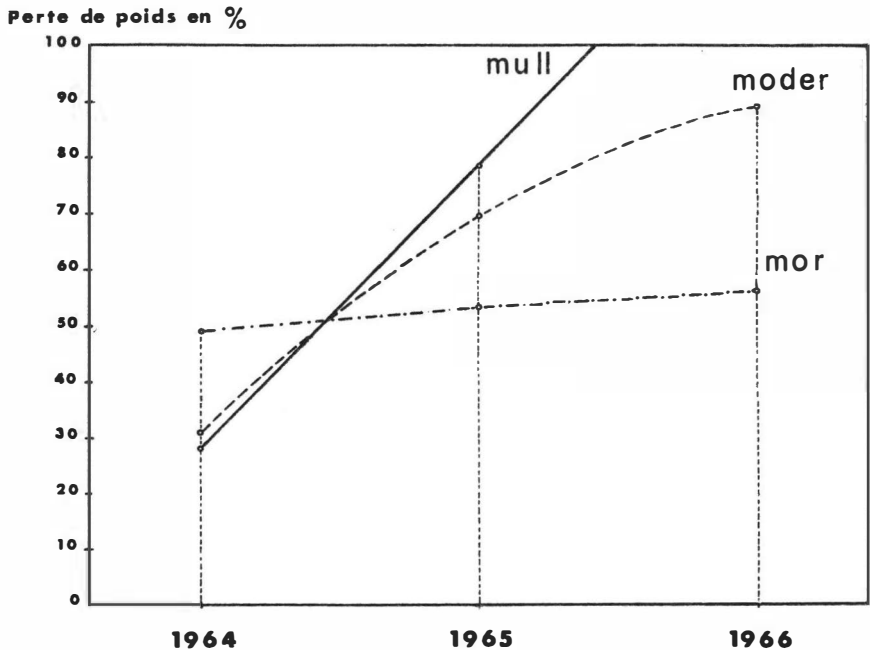


Fig. 9. — Dégradation de la matière organique, déterminée par la perte de poids de disques de feuilles, en 1964, 1965 et 1966, dans les trois érablières (humus mull, moder et mor).

Ces deux groupes d'animaux exercent donc, dans la pédobiocénose, un rôle homologue. Le degré d'intensité de leur action est cependant différent. On peut constater globalement que l'activité des Termites, ou plus précisément le flux d'énergie dérivé par suite de l'activité des Termites, est plus important que celui dérivé par les populations de Vers de terre (voir p. 144).

Nous avons calculé (voir tabl. XLIV et XLV) la quantité des résidus organiques accumulés dans les humus mor et moder. Après trois années (en 1966), les résidus accumulés dans le biotope à humus mor atteignent  $461 \text{ g/m}^2$ , alors qu'ils n'atteignent que  $293 \text{ g/m}^2$  dans le moder. La différence entre ces deux milieux ne peut que s'accroître au cours d'une période plus longue. Il faut attacher à ces chiffres une valeur relative plutôt qu'absolue.

Mesurant l'accumulation dans le mor, VAN DER DRIFT [1963] constate qu'en six ans, il y a eu une augmentation de litière d'environ  $250 \text{ g/m}^2$ .

Il est intéressant de rapprocher ces différentes modalités de décomposition des humus, mises en évidence par la dégradation de disques de

TABLEAU XLIV

*Résidus accumulés dans l'humus mor en trois ans.*

Année	Apport (g/m <sup>2</sup> )	Résidus de 1963	Résidus de 1964	Résidus de 1965	Total des résidus accumulés depuis 1963
1963	322	—	—	—	—
1964	333	322 (1-0,49) = 164,22	—	—	164,22
1965	332	322 (1-0,54) = 148,12	333 (1-0,49) = 169,83	—	317,95
1966	300	322 (1-0,57) = 138,46	333 (1-0,54) = 153,18	332 (1-0,49) = 169,32	460,96

TABLEAU XLV

*Résidus accumulés dans l'humus moder en trois ans.*

Année	Apport (g/m <sup>2</sup> )	Résidus de 1963	Résidus de 1964	Résidus de 1965	Total des résidus accumulés depuis 1963
1963	256	—	—	—	—
1964	261	256 (1-0,31) = 176,64	—	—	176,64
1965	271	256 (1-0,70) = 76,80	261 (1-0,31) = 180,09	—	256,89
1966	237	256 (1-0,89) = 28,16	261 (1-0,70) = 78,30	271 (1-0,31) = 186,99	293,45

feuilles, des résultats fournis par l'étude calorimétrique. Les données de synthèse de ces déterminations figurent dans les tableaux XLVI, XLVII et XLVIII (pp. 165-167).

Dans le cas du mor, où la décomposition est très lente, pouvant prendre, comme nous l'avons indiqué plus haut, de quinze à vingt ans, l'énergie potentielle totale accumulée dans les horizons hologaniques du sol atteint 26 846 kcal/m<sup>2</sup>.

Dans le cas du moder, où la décomposition de la litière peut prendre quatre ans, cette accumulation est de 13 342 kcal/m<sup>2</sup>, tandis que dans le mull, où la plus grande partie des débris organiques disparaît en un an, l'accumulation au sol n'atteint que 4 893 kcal/m<sup>2</sup>.

La concordance de l'ensemble de ces données permet de conclure que chacun de ces milieux se caractérise par un dynamisme biologique très différent dont le facteur déterminant apparaît clairement : le type et le degré d'activité de la pédofaune.

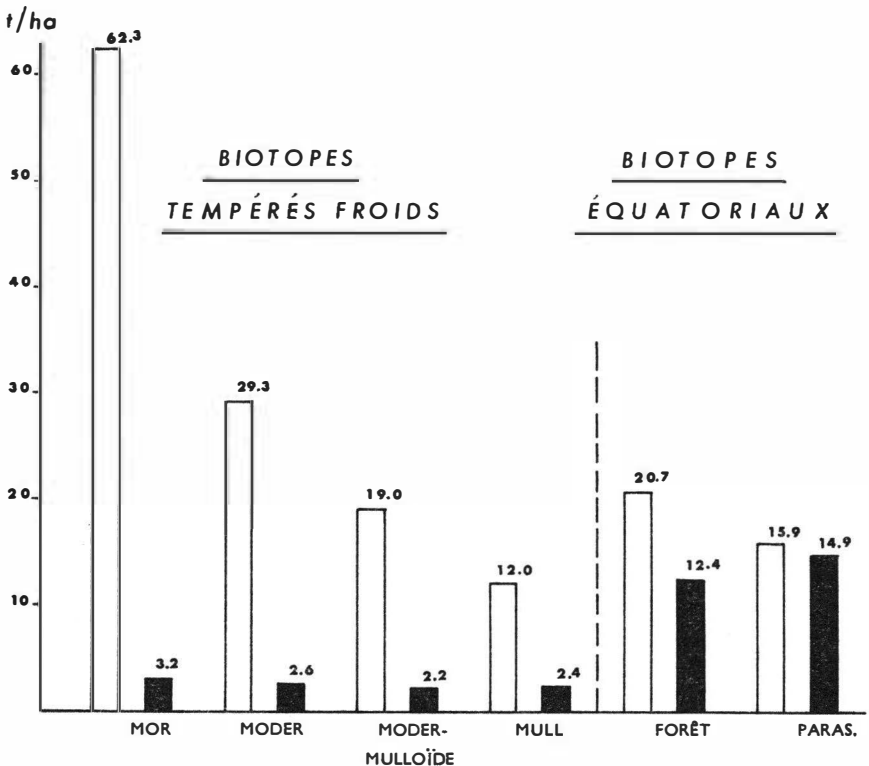


Fig. 10. — Apport annuel de résidus végétaux (colonnes noires) et de matière organique accumulée au sol (colonnes blanches) dans les érablières et les biotopes équatoriaux. — Forêt : Forêt à *Scorodophloeus zenkeri*. Paras. : Parasoleraie âgée à *Musanga cecropioides*.

TABLEAU XLVI

*Chaleur de combustion, accumulation de matière organique et énergie potentielle des différents horizons de l'érablière de Château-Richer (humus mor).*

Horizon	Nombre des répétitions	Chaleur de combustion			Source d'énergie			
		Échantillon total		Matière organique (cal/g)	Poids total g/m <sup>3</sup>	Matière organique		
		cal/g	B T U/lb			%	(g/m <sup>2</sup> )	
Feuilles	28	4 342 ± 19,8	7 815	4 544 ± 18,6	295	95,55 ± 0,14	282	1 283 ± 104
L	15	4 338 ± 35,2	7 809	4 680 ± 31,1	897	92,70 ± 0,38	832	3 889 ± 142
(F)	14	4 081 ± 107,6	7 346	4 896 ± 42,2	1 414	83,45 ± 2,36	1 180	5 621 ± 809
H	16	2 085 ± 190,2	3 754	4 612 ± 90,2	7 648	44,50 ± 3,34	3 403	13 697 ± 3 254
H - tr	8	975 ± 78,0	1 754	4 027 ± 155,3	3 760	23,97 ± 1,15	901	3 639
Total	—	—	—	—	—	—	6 316	26 846



TABLEAU XLVII

*Chaleur de combustion, accumulation de matière organique et énergie potentielle des différents horizons de l'érablière de Saint-Joachim (humus mill).*

Horizon	Nombre des répétitions	Chaleur de combustion			Source d'énergie			
		Échantillon total		Matière organique (cal/g)	Poids total g/m <sup>2</sup>	Matière organique		
		cal/g	B T U/lb			%	(g/m <sup>2</sup> )	kcal/m <sup>2</sup>
Feuilles	29	4 386 ± 20,5	7 895	4 587 ± 19,7	255	95,62 ± 0,24	244	1 117 ± 47
L	15	4 248 ± 22,5	7 647	4 535 ± 25,0	321	93,70 ± 0,51	301	1 361 ± 132
F	15	1 803 ± 133,3	3 246	4 224 ± 61,7	376	42,40 ± 2,66	159	662 ± 114
H	6	490	1 076	—	4 687	15,82	741	2 870
Total	—	—	—	—	—	—	1 201	4 893

TABLEAU XLVIII

*Chaleur de combustion, accumulation de matière organique et énergie potentielle des différents horizons de l'érablière de Saint-Henri (humus moder).*

Horizon	Nombre des répétitions	Chaleur de combustion			Source d'énergie			
		Échantillon total		Matière organique (cal/g)	Poids total g/m <sup>2</sup>	Matière organique		
		cal/g	B T U/lb			%	(g/m <sup>2</sup> )	kcal/m <sup>2</sup>
Feuilles	31	4 383 ± 6,6	7 890	4 567 ± 9,4	237	96,02 ± 0,12	—	1 039 ± 47
L	—	—	—	4 566	—	89,8	317	1 416
F	—	—	—	4 566	—	29,7	1 142	5 214
H	—	—	—	4 566	—	14,7	1 468	6 702
Total	—	—	—	—	—	—	2 927	13 342

Dans l'humus mor, la mésofaune, réduite, peu diversifiée, et freinée par les conditions climatiques, agit seule. Dans l'humus moder, la mésofaune est relativement beaucoup plus importante et plus diversifiée, le microclimat est en outre plus favorable. Dans le mull, le facteur dominant est la macrofaune.

Quant à la forêt équatoriale, elle possède un dynamisme beaucoup plus important encore que celui qui caractérise l'humus mull étudié; la mésofaune et la macrofaune y conjuguent leurs activités pour dégrader une quantité de matière organique beaucoup plus importante; rappelons en effet que l'apport annuel de résidus organiques, en forêt à *Scorodophlæus* est de 12,4 t/ha, soit cinq à six fois plus que pour l'érablière à humus mull, alors que l'accumulation au sol est du même ordre de grandeur dans ces deux biotopes (fig. 10).

Le facteur du milieu qui conditionne ces activités fauniques, le degré d'intensité des processus de dégradation et le niveau du dynamisme biologique est le climat général et le microclimat qui en résulte. La nature de la roche mère intervient également : sol brun forestier, pour le mull, sol brun podzolique, pour le moder et sol podzolique, pour le mor.

Il est intéressant de rapprocher les chaleurs de combustion obtenues pour la litière de l'érablière à humus mor (7 809 B.T.U./lb), à moder (7 890) et à mull (7 647) de celles données par AMIOT [1959] pour une litière d'érable à sucre de Sainte-Foy s'élevant à 7 903. Ce même auteur donne pour les litières mixtes de sapin (*Abies balsamea*) et d'érable rouge (*Acer rubrum*) 8 524 et 8 895 B.T.U./lb.

## CHAPITRE VII

### Consommation d'oxygène de la macrofaune du sol.

Comme le souligne MACFADYEN [1957], la plus grande part de l'énergie absorbée par les Invertébrés terricoles est utilisée dans les processus respiratoires, tandis que la quantité d'énergie mise en réserve dans leurs tissus est très restreinte.

Considérant l'équation  $I = R + Y$ , où I est l'énergie fournie par les aliments ingérés, R, l'énergie utilisée pour la respiration et Y, l'énergie mise à la disposition d'autres organismes, HEALEY [1967] estime que chez les petits Invertébrés, R équivaut à 75... 90 % de I. Il est donc d'un incontestable intérêt de déterminer le métabolisme respiratoire des Invertébrés terricoles, base des études de bioénergétique.

L'étude du métabolisme respiratoire des animaux est en effet susceptible de fournir une estimation quantitative du flux d'énergie passant à travers la population et de situer l'importance relative de la faune étudiée dans le métabolisme du sol [BERTHET, 1963].

La mesure de l'activité métabolique constitue un excellent critère de l'importance des organismes dans la biocénose et peut servir de base à l'établissement du bilan d'une biocénose, comme a tenté de le faire MACFADYEN [1961]; cet auteur analyse le transfert de l'énergie photosynthétique dans le cas de l'équilibre réalisé par une prairie.

La détermination du métabolisme permet en fait d'obtenir des précisions sur la niche écologique, au sens de ELTON [1927], ou sur la dominance [DEBAUCHE, 1958] d'un organisme dans la biocénose.

La détermination de l'activité métabolique des organismes constitue une mesure de l'importance *directe* de ces organismes dans la biocénose; afin de rendre compte de leur importance réelle, il faut également tenir compte des effets *indirects* dont ils sont responsables.

Le degré d'activité de tout organisme poïkilotherme étant fonction, pour une grande part, de la température du milieu où il vit, il est aussi utile d'examiner l'influence d'une augmentation de température sur la consommation d'oxygène.

Les recherches sur la respiration des animaux terricoles sont effectuées dans des conditions qui diffèrent des conditions normales d'existence de ces organismes. C'est là une situation à laquelle il est quasi impossible de remédier, et comme le dit OVERGAARD-NIELSEN [1949, *in* BERTHET, 1963] : « ...dans la plupart des cas, on a le choix entre des mesures effectuées dans des conditions qui s'écartent plus ou moins des conditions naturelles ou entre pas de mesure du tout ».

Enfin, des expériences de physiologie respiratoire permettent également de mieux comprendre, voire d'expliquer, des comportements observés par l'étude écologique; nous montrerons plus loin plusieurs exemples de cette application de la respirométrie.

Des études du métabolisme de populations de Nématodes et d'Enchytréides ont été effectuées par OVERGAARD-NIELSEN [1949 et 1961] et O'CONNOR [1963], d'Oribates par BERTHET [1964 *b*], de Collemboles par HEALEY [1967], de Fourmis par MALDAGUE, HARDY et DEMERS [1967]. Pour les Oligochètes, citons les travaux de MENDES et ALMEIDA [1962], LAVERACK [1963], BYZOVA [1965]. Signalons également les travaux de CRAGG [1961], MACFADYEN [1963] et GOLLEY et GENTRY [1964].

Nous donnons ci-dessous les résultats d'une étude sur la consommation d'oxygène d'Oligochètes, étude entreprise avec la collaboration de André LALONDE, ingénieur forestier. Nous reprendrons également à titre de comparaison certains résultats de consommation d'oxygène de différentes espèces de Fourmis.

Dans chaque cas, nous avons étudié l'effet des variations de température sur la consommation d'oxygène.

## A. Matériel expérimental et technique.

En ce qui concerne les Oligochètes, le matériel expérimental comprend d'une part *Lumbricus terrestris* et d'autre part des petits Vers forestiers inféodés à l'humus de type mull de Saint-Joachim.

*Lumbricus terrestris* provient de terres de jardin fumées des environs de Québec; il constitue par ailleurs un matériel de choix pour les expériences où nous suivons la dégradation de la matière organique à l'aide de traceurs radioactifs.

Quant aux Fourmis, les cinq espèces suivantes ont fait l'objet de mesure de consommation d'oxygène : *Camponotus noveboracensis* FITCH, *Lasius umbratus* NYLANDER, *Dolichoderus taschenbergi* MEYER, *Formica subnuda* EMERY et *Stenammas diecki* EMERY.

Les déterminations de la consommation d'oxygène ont été effectuées aux températures suivantes :

- pour les Oligochètes : 0,5, 10, 15, 20 et 25 °C;
- pour les Fourmis : 15, 20, 25, 30 et 35 °C.

La technique utilisée est celle du Warburg; elle consiste à placer un certain nombre de spécimens dans de petites fioles coniques de 17 à 18 ml environ, plongées dans un bain maintenu à température constante grâce à un thermorégulateur de grande précision ( $\pm 0,01$  °C) commandant un circuit de chauffage par l'intermédiaire d'un relai électronique.

Pour les expériences conduites à une température inférieure à la température ambiante, ce qui était généralement le cas, on fait circuler, à l'aide d'une pompe, de l'eau froide dans un serpentín placé dans le bain thermostatique; cette eau froide provient de l'installation de réfrigération; lorsque la température d'essai est à 0 °C, le liquide réfrigérant doit être porté à  $-4$  °C; on remplace dans ce cas l'eau par de l'éthylène glycol afin d'abaisser le point de congélation.

Suivant l'espèce de Fourmis, de trois à dix spécimens sont introduits dans la fiole; pour les Vers forestiers, ce nombre est de cinq, tandis que dans le cas de *L. terrestris*, la détermination porte sur un seul spécimen à la fois. Il y a de six à huit répétitions pour les Fourmis, de trois à six pour les Vers. Un thermobaromètre est toujours utilisé.

Quelques précautions sont prises afin d'empêcher les animaux d'entrer en contact avec la solution d'hydroxyde de sodium contenue dans la cupule centrale de la fiole. Les fioles sont reliées aux manomètres suivant la technique courante. Elles sont immobiles au cours de l'expérience, tandis que l'eau du bain est constamment agitée.

Compte tenu du volume des Vers, surtout dans le cas de *L. terrestris*, il faut, lors de chaque détermination, apporter une correction à la constante du couple fiole-manomètre par suite de la modification du volume gazeux; dans ce but le volume des Vers a été déterminé lors

de chaque essai, à l'aide d'un picnomètre. Cette correction n'a pas été apportée pour la respiration des Fourmis.

Les expériences durent généralement huit heures, pour les Fourmis, cinq heures pour les Vers; elles sont mises en route après une période de mise en équilibre allant de une heure à une heure et demie. Après chaque essai, les spécimens sont pesés sur une balance électromagnétique (électrobalance Cahn), après légère anesthésie à l'anhydride carbonique, dans le cas des Fourmis, sur une microbalance pour les Vers.

Au total 47 déterminations ont été effectuées portant sur 322 fioles (35 déterminations et 280 fioles pour les Fourmis; 12 déterminations et 42 fioles pour les Oligochètes).

Tant les Oligochètes que les Fourmis ont bien supporté les essais; on notera quelques cas de mortalité chez les Fourmis, lors des essais à 35 °C et un certain état de flaccidité chez les Vers, à 25 °C. Les Oligochètes n'ont jamais à supporter une telle température dans les conditions écologiques de la région.

## B. Résultats.

### 1. Influence de la température sur la consommation d'oxygène chez les Oligochètes.

Nous synthétisons les résultats pour chaque température et chaque groupe dans les tableaux XLIX (p. 172) et L (p. 173) ainsi que dans les figures 11 et 12.

#### a. Consommation d'oxygène par unité de poids.

L'augmentation de la consommation moyenne d'oxygène par unité de poids (g), en fonction du temps, se traduit par une droite.

A 20 °C, on obtient les chiffres suivants :

Durée (h)	<i>L. terrestris</i> ( $\mu\text{l O}_2/\text{g}$ )	Vers forestiers ( $\mu\text{l O}_2/\text{g}$ )
1	57,45	85,69
2	113,65	169,46
3	168,65	249,61
4	222,78	325,74
5	274,28	398,35

TABLEAU XLIX

Consommation horaire d'oxygène par individu, par unité de poids et de volume, à 0, 5, 10, 15, 20, 25 °C chez *Lumbricus terrestris*.

Température (°C)	Poids moyen (g)	Volume moyen (ml)	Consommation d'oxygène/h		
			/individu (µl/h)	/unité de poids (µl/g/h)	/unité de volume (µl/ml/h)
0	3,38	3,01	53,27	15,75	17,70
5	3,83	3,33	56,44	14,78	21,01
10	3,66	3,26	102,19	27,92	30,99
15	4,03	3,58	169,74	42,09	47,43
20	3,35	2,95	183,57	54,86	62,31
25	3,55	3,16	234,07	65,97	73,97

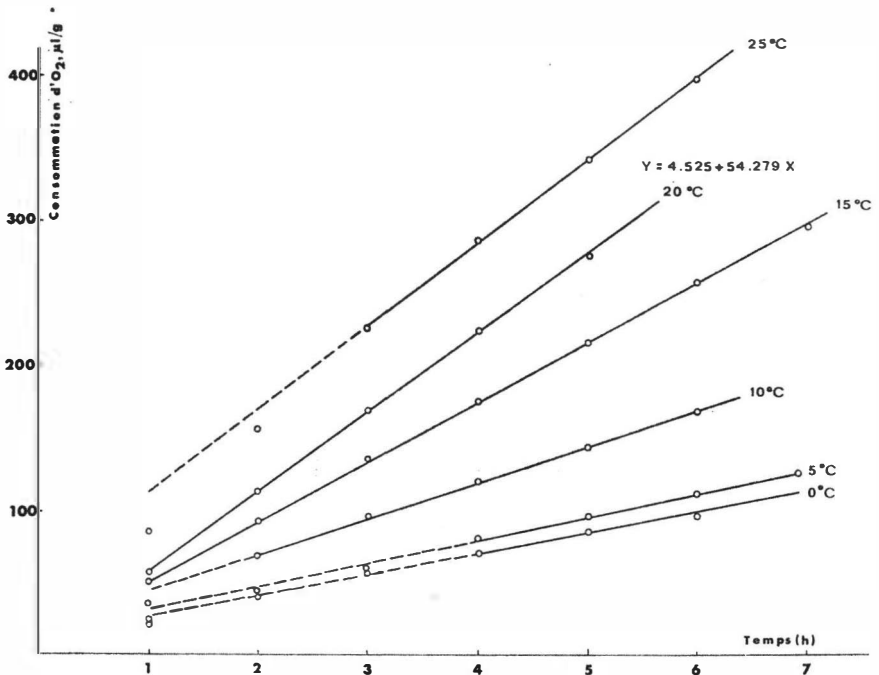


Fig. 11. — Consommation cumulative d'O<sub>2</sub> par unité de poids en fonction du temps chez *Lumbricus terrestris* à 0, 5, 10, 15, 20 et 25 °C.

TABLEAU L

Consommation horaire d'oxygène par individu, par unité de poids et de volume, à 0, 5, 10, 15, 20 et 25 °C chez les Vers forestiers.

Température (°C)	Poids moyen (g)	Volume moyen (ml)	Consommation d'O <sub>2</sub> /h		
			/individu (µl/h)	/unité de poids (µl/g/h)	/unité de volume (µl/ml/h)
0	0,403	0,366	8,33	20,67	29,79
5	0,370	0,332	8,44	27,84	31,06
10	0,315	0,287	12,77	40,54	47,55
15	0,376	0,338	19,70	52,37	58,35
20	0,274	0,245	21,83	79,67	89,20
25	0,299	0,298	37,26	114,27	125,07

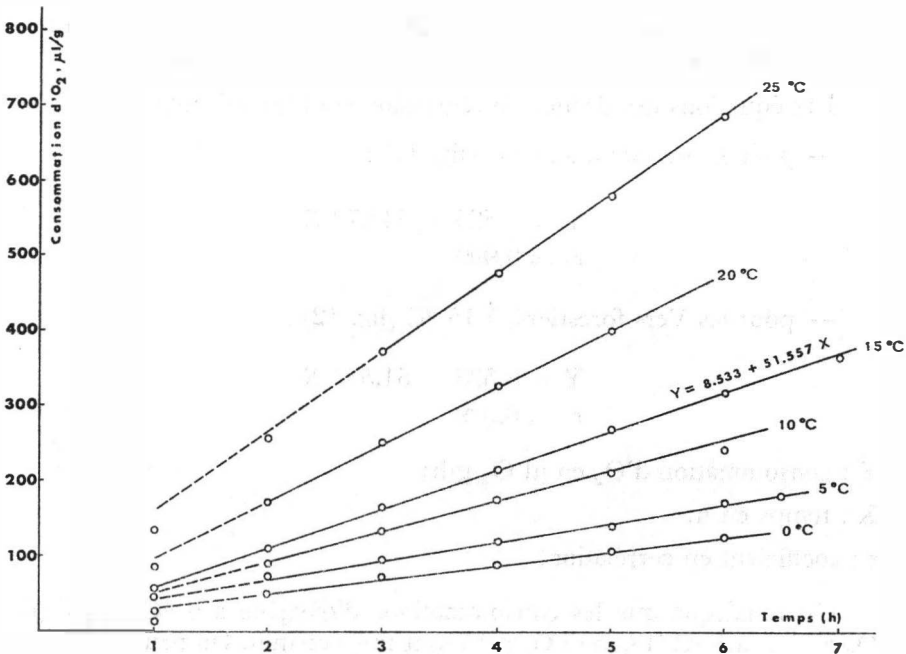


Fig. 12. — Consommation cumulative d'O<sub>2</sub> par unité de poids en fonction du temps chez les Vers forestiers à 0, 5, 10, 15, 20 et 25 °C.



On observe que, par unité de poids (g), les Vers forestiers, de plus petites dimensions, consomment nettement plus d'oxygène que *L. terrestris*. Mentionnons à ce titre que le poids moyen de *L. terrestris* est de  $3,593 \pm 0,175$  g (à 95 % de probabilité) et celui des Vers forestiers de  $0,354 \pm 0,007$  g (à 95 % de probabilité).

b. *Consommation d'oxygène par individu.*

Par individu, les consommations d'oxygène comparées pour *L. terrestris* et les Vers forestiers sont à 20 °C les suivantes :

Durée (h)	<i>L. terrestris</i> $\mu\text{l O}_2/\text{individu}$	Vers forestiers $\mu\text{l O}_2/\text{individu}$
1	192,24	23,48
2	380,31	46,43
3	564,36	68,38
4	745,51	89,24
5	917,83	109,13
Moyenne/h	183,57	21,82

La consommation d'oxygène horaire moyenne est de 8,41 fois plus élevée chez *L. terrestris* que chez les Vers forestiers considérés.

Les équations des droites de régression sont les suivantes :

— pour *L. terrestris*, à 20 °C (fig. 11) :

$$Y = 4,525 + 54,279 X$$

$$r = 0,999$$

— pour les Vers forestiers, à 15 °C (fig. 12) :

$$Y = 8,533 + 51,557 X$$

$$r = 0,999$$

Y : consommation d'O<sub>2</sub> en  $\mu\text{l O}_2/\text{g/h}$ ;

X : temps en h;

r : coefficient en corrélation.

On remarque que les consommations d'oxygène à 0 °C ( $15,75 \mu\text{l O}_2/\text{g/h}$ ) et à 5 °C ( $18,25 \mu\text{l O}_2/\text{g/h}$ ) sont très voisines. On peut supposer qu'on atteint à ces températures un seuil où l'activité se trouve très réduite (diapause au froid).

c. *Consommation d'oxygène de L. terrestris par unité de poids et de volume.*

Nous avons analysé la consommation d'oxygène de *Lumbricus terrestris*, à 20 °C, en fonction du poids et du volume.

Les données obtenues sont les suivantes :

Poids (g)	Volume (ml)	Consommation d'O <sub>2</sub> (µl/ind/h)	Si proportionnalité	
			/poids	/volume
1,646	1,482	146,76	146,76	146,76
2,512	2,246	158,63	223,96	222,49
3,537	3,066	179,21	315,39	303,65
3 575	3,112	181,13	318,76	308,20
3,955	3,460	194,72	352,66	342,68
4,853	4,309	240,94	432,65	426,78

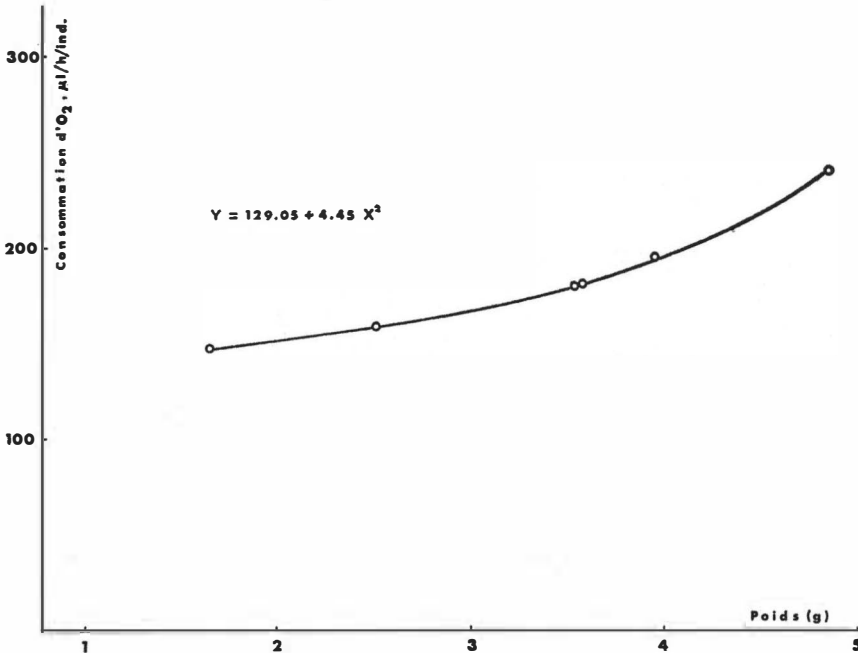


Fig. 13. — Relation entre la consommation d'oxygène et le poids, chez *Lumbricus terrestris*, à 20 °C.

Il n'y a pas de proportionalité entre le poids ou le volume et la consommation d'oxygène. Les relations ne sont pas linéaires mais présentent des formes hyperboliques.

A 20 °C, on obtient les équations suivantes :

— relation entre consommation d'oxygène et poids (fig. 13)

$$Y = 129,05 + 4,45 X^2$$

$$r = 0,986$$

— relation entre consommation d'oxygène et volume (fig. 14)

$$Y = 129,15 + 5,74 X^2$$

$$r = 0,992$$

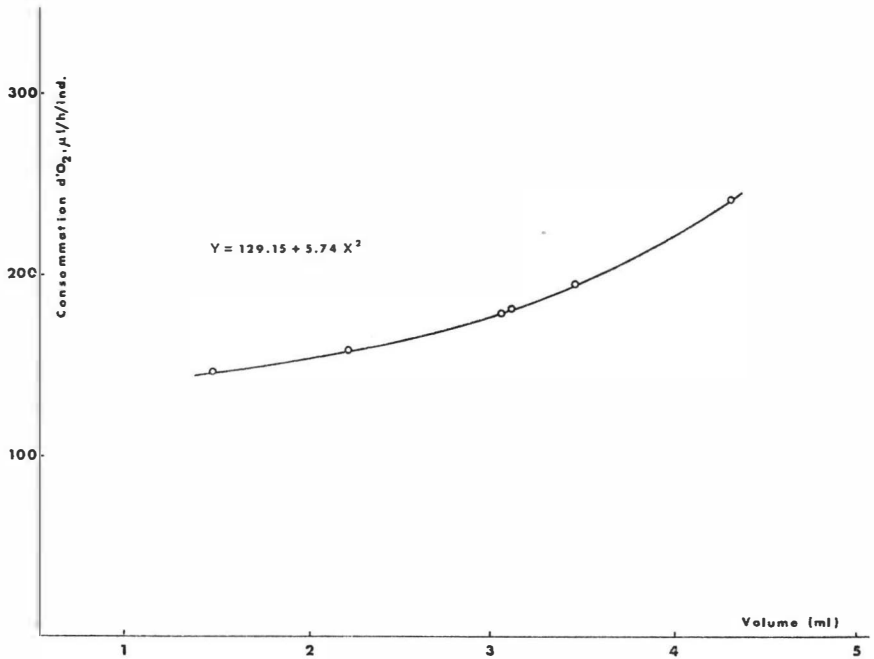


Fig. 14. — Relation entre la consommation d'oxygène et le volume, chez *Lumbricus terrestris*, à 20 °C.

d. *Consommation d'oxygène de L. terrestris en fonction du poids.*

On illustre dans la figure 15, la relation entre la consommation horaire d'O<sub>2</sub> à 20 °C par unité de poids (g) et le poids de *Lumbricus terrestris* exprimé en grammes. On obtient une courbe d'allure hyperbolique.

Les résultats obtenus sont les suivants :

Poids (g)	Consommation d'O <sub>2</sub> (μl/g/h)
1,646	89,18
2,512	63,15
3,537	50,67
3,575	50,39
3,955	49,24
4,853	49,65

Cette relation s'exprime par l'équation suivante :

$$Y = 22,82 + 106,27 \cdot \frac{1}{X} \quad (\text{fig. 15})$$

$$r = 0,983$$

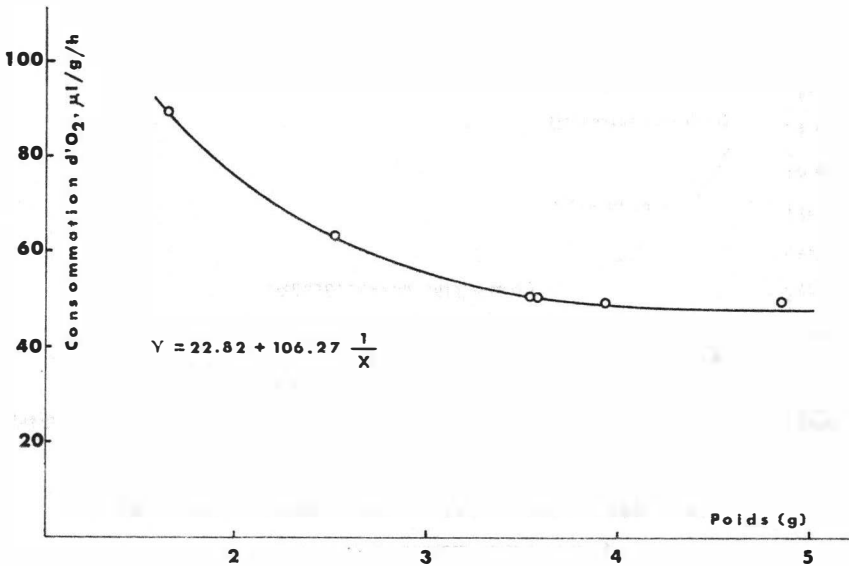


Fig. 15. — Consommation horaire d'oxygène par unité de poids en fonction du poids chez *Lumbricus terrestris*, à 20 °C.

L'allure de la relation entre le poids et la consommation d'oxygène confirme le fait qu'au plus un organisme est petit au plus l'intensité de son métabolisme, réduit à l'unité de poids, est élevé.

e. *Comparaison de la consommation d'oxygène d'Oligochètes et de Fourmis.*

Nous comparons ci-dessous la consommation horaire moyenne par unité de poids en fonction du poids moyen, à 25 °C, des deux groupes de Vers avec celle de deux espèces de Fourmis, *Camponotus noveboracensis* FITCH et *Stenamma diecki* EMERY.

Les résultats sont les suivants (fig. 16) :

	Poids moyen (g)	Consommation d'O <sub>2</sub> ( $\mu$ l/g/h)
<i>Lumbricus terrestris</i> . . . . .	3,593 $\pm$ 0,175	70
Vers forestiers . . . . .	0,354 $\pm$ 0,007	114
<i>Camponotus noveboracensis</i> . . . .	0,036 $\pm$ 0,002	293
<i>Stenamma diecki</i> . . . . .	0,0008 $\pm$ 0,00003	758

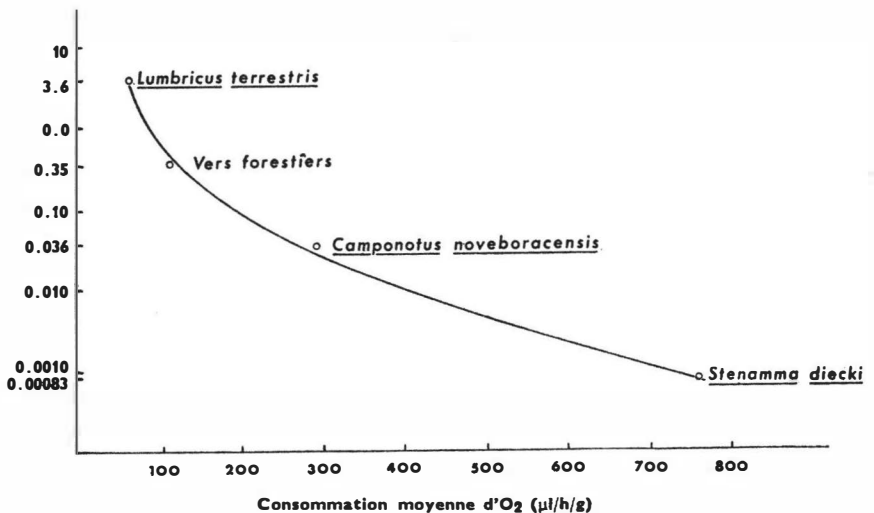


Fig. 16. — Consommation horaire d'oxygène par unité de poids en fonction du poids (log), à 25 °C, pour les Vers et deux espèces de Fourmis.

f. Coefficients  $Q_{10}$ .

On obtient les coefficients  $Q_{10}$  suivants :

Écart de température (°C)	<i>Lumbricus terrestris</i>	Vers forestiers
0-10	1,7658	1,9441
5-15	2,8345	2,2515
10-20	2,0940	1,9960
15-25	1,6706	2,1571

Pour *L. terrestris*, le  $Q_{10}$  maximal (2,83) s'obtient pour l'intervalle de 5 à 15 °C. Se référant aux résultats précédents, on observe qu'il existe un seuil d'activité situé vers 0 à 5 °C; on sait d'autre part que le *preferendum* thermique de cette espèce doit se situer dans les conditions locales entre 15 et 20 °C; le quotient  $Q_{10}$  maximal, obtenu pour l'intervalle 5-15 °C, confirme cette double observation; c'est en effet pour le passage de 5 à 15 °C que l'on obtient la plus haute valeur du quotient, ce qui s'explique par le fait que l'on passe du seuil d'activité à la température optimale d'activité rencontrée dans les conditions écologiques.

BERTHET [1964b] trouve pour les Oribatides une valeur de  $Q_{10}$  de l'ordre de 4; les valeurs obtenues pour les Oligochètes dans nos essais vont de 1,7 à 2,8 et pour les Fourmis, de 1,5 à 2,73. Tant pour les Oligochètes que pour les Fourmis, nous n'observons pas d'augmentation du  $Q_{10}$  lorsque la température s'abaisse, comme le rapportent RAO et BULLOCK [1954, in BERTHET, 1964b].

Les coefficients d'activation (facteur  $\mu$  de CROZIER [1924]) les plus élevés s'obtiennent dans les deux cas pour le passage de 5 à 10 °C :

$$\begin{aligned}\mu (L. terrestris) &= 20\ 218 \\ \mu (\text{Vers forestiers}) &= 17\ 317\end{aligned}$$

Le coefficient  $\mu$  le plus faible s'obtient pour l'intervalle entre 0 et 5 °C :

$$\mu (\text{Vers forestiers}) = 3\ 565$$

Les Vers forestiers ont un *preferendum* thermique moins élevé que celui de *Lumbricus terrestris*, comme on peut s'en rendre compte en observant les valeurs de  $\mu$ , lorsque l'on passe de 15 à 25 °C et de 20 à 25 °C.

	Passage de 15 à 25 °C	Passage de 20 à 25 °C
$\mu (L. terrestris)$ . .	8 839	6 170
$\mu (\text{Vers forestiers})$ .	13 258	12 090

Le passage de 15 à 25 °C stimule les Vers forestiers plus que *Lumbricus terrestris* habitué à subir de plus grandes fluctuations microclimatiques que les Vers forestiers, l'écoclimat forestier étant plus tamponné que celui de sols de jardin où le couvert est plus réduit et les oscillations thermiques plus considérables.

Le coefficient  $\mu$  fournit des informations d'autant plus intéressantes qu'il est calculé pour de faibles intervalles de température (5 °C, par exemple); plus l'intervalle augmente plus les valeurs obtenues sont amorties et peu différentes d'un groupe à l'autre. C'est ainsi que pour l'intervalle de 25 °C (entre 0 et 25 °C), on obtient :

$$\mu (L. terrestris) = 9\ 645$$

$$\mu (\text{Vers forestiers}) = 11\ 059$$

## 2. Influence de la température sur la consommation d'oxygène de différentes espèces de Fourmis.

Nous reprenons ci-dessous l'essentiel des résultats de la consommation d'oxygène des cinq espèces de Fourmis suivantes : *Camponotus noveboracensis* FITCH, *Lasius umbratus* NYLANDER, *Dolichoderus taschenbergi* MEYER, *Formica subnuda* EMERY, *Stenamamma diecki* EMERY [MALDAGUE, HARDY, DEMERS, 1967].

### a. *Camponotus noveboracensis* FITCH.

Le tableau LI donne les résultats de la consommation d'oxygène de *C. noveboracensis* aux températures de 15, 20, 25, 30 et 35 °C.

TABLEAU LI

Consommation d'oxygène de *Camponotus noveboracensis*  
à 15, 20, 25, 30 et 35 °C.

Température (°C)	$\mu\text{l O}_2/\text{ind}/\text{h}$	$\mu\text{l O}_2/\text{mg}/\text{h}$	$\mu\text{l O}_2/\text{g}/\text{h}$
15	5,265	0,144	144
20	5,907	0,162	162
25	10,704	0,293	293
30	12,683	0,347	347
35	17,750	0,486	486

Poids moyen : 36,552  $\pm$  2,3 mg (à 95 % de probabilité).

*C. noveboracensis* est la plus grande des espèces étudiées, c'est également celle qui a la plus forte consommation d'oxygène par individu, mais la plus faible par unité de poids. On remarque que le métabolisme respiratoire est peu différent à 15 et à 20 °C, ce qui se marque par une faible valeur de l'énergie d'activation (facteur  $\mu$ ) qui vaut, pour ces températures, 3 989; c'est pour le passage de 20 à 25 °C que l'on obtient la valeur la plus élevée pour  $\mu$ , soit 20 769.

b. *Formica subnuda* EMERY.

Le tableau LII donne les résultats de la consommation d'oxygène de *F. subnuda*, aux températures de 15, 20, 25, 30 et 35 °C.

TABLEAU LII  
Consommation d'oxygène de *Formica subnuda*  
à 15, 20, 25, 30 et 35 °C.

Température (°C)	$\mu\text{l O}_2/\text{ind}/\text{h}$	$\mu\text{l O}_2/\text{mg}/\text{h}$	$\mu\text{l O}_2/\text{g}/\text{h}$
15	1,840	0,283	283
20	2,148	0,331	331
25	3,585	0,552	552
30	5,815	0,895	895
35	7,892	1,211	1211

Poids moyen : 6,40  $\pm$  0,36 mg (à 95 % de probabilité).

*F. subnuda* montre la plus forte consommation d'oxygène, par individu, après *C. noveboracensis*, ce qui s'explique par sa taille et son poids, pour lesquels cette espèce arrive au deuxième rang des espèces étudiées. Il est plus surprenant d'observer que cette espèce dépasse, en ce qui concerne la consommation d'oxygène par unité de poids, toutes les autres espèces de taille et de poids inférieurs. *F. subnuda* a une consommation d'oxygène relativement peu accrue lorsque la température passe de 15 à 20 °C ( $\mu = 5\,305$ ); ce même phénomène a été observé chez *Camponotus noveboracensis* ( $\mu = 3\,989$ ).



c. *Lasius umbratus* NYLANDER.

Le tableau LIII donne les résultats de la consommation d'oxygène pour *Lasius umbratus* aux températures de 15, 20, 25, 30 et 35 °C.

TABLEAU LIII  
Consommation d'oxygène de *Lasius umbratus*  
à 15, 20, 25, 30 et 35 °C.

Température (°C)	µl O <sub>2</sub> /ind/h	µl O <sub>2</sub> /mg/h	µl O <sub>2</sub> /g/h
15	0,497	0,179	179
20	0,681	0,318	318
25	1,186	0,428	428
30	1,862	0,672	672
35	2,588	0,934	934

Poids moyen : 2,77 ± 0,08 mg (à 95 % de probabilité).

Passant de 15 à 35 °C, *L. umbratus* multiplie sa consommation d'oxygène par 4,57 (Q<sub>20</sub>); la réaction à l'augmentation de la température de *L. umbratus* est plus marquée que dans le cas de *Camponotus* dont le Q<sub>20</sub> atteint 3,69; cette différence entre les deux espèces tient à leur mode de vie et à la nature de leurs micromilieus [FRANCEUR et MALDAGUE, 1966].

Le facteur  $\mu$  a une valeur élevée (19 458) lorsqu'on passe de 15 à 20 °C, alors que, pour les deux espèces précédentes,  $\mu$  était, pour cette augmentation de température, faible (3 989, dans le cas de *C. noveboracensis*; 5 305, dans le cas de *F. subnuda*).

d. *Dolichoderus taschenbergi* MEYER.

Le tableau LIV donne les résultats de la consommation d'oxygène de *D. taschenbergi* aux températures de 15, 20, 25, 30 et 35 °C.

*D. taschenbergi* témoigne d'un métabolisme relativement faible à la température de 15 °C. Le facteur  $\mu$  calculé pour une augmentation de 15 à 20 °C est très élevé, atteignant 22 667; en revanche  $\mu$ , calculé entre

TABLEAU LIV

Consommation d'oxygène de *Dolichoderus taschenbergi*  
à 15, 20, 25, 30 et 35 °C.

Température (°C)	µl O <sub>2</sub> /ind/h	µl O <sub>2</sub> /mg/h	µl O <sub>2</sub> /g/h
15	0,531	0,192	192
20	1,041	0,375	375
25	1,147	0,414	414
30	1,559	0,563	563
35	2,140	0,773	773

Poids moyen :  $2,77 \pm 0,08$  (à 95 % de probabilité).

20 et 25 °C est faible, valant 3 468. Si l'on compare *C. noveboracensis* et *F. subnuda* qui ont de faibles valeurs de  $\mu$  pour la zone de 15 à 20 °C avec *D. taschenbergi* qui a une faible valeur de  $\mu$  pour la zone de 20 à 25 °C, on peut en conclure que *D. taschenbergi* est une espèce plus thermophile que les deux autres, recherchant les expositions plus chaudes et les endroits ouverts et ensoleillés; c'est de fait une telle éthologie qui caractérise cette espèce.

e. *Stenamma diecki* EMERY.

Nous n'avons pour cette espèce que des essais à 20 et à 25 °C (tableaux LV).

TABLEAU LV

Consommation d'oxygène de *Stenamma diecki* à 20 et 25 °C.

Température (°C)	µl O <sub>2</sub> /ind/h	µl O <sub>2</sub> /mg/h	µl O <sub>2</sub> /g/h
20	0,365	0,439	439
25	0,647	0,758	758

Poids moyen :  $0,832 \pm 0,03$  mg (à 95 % de probabilité).

C'est la plus petite espèce de la série; on constate que sa consommation par unité de poids est très largement supérieure à celle de n'importe quelle autre espèce.

Si l'on compare à ce propos *Camponotus noveboracensis* et *Stenamma diecki*, on constate que *C. noveboracensis* consomme à 25 °C, 16,5 fois plus d'oxygène que *S. diecki*, alors que, par unité de poids, *S. diecki*, consomme 2,66 fois plus d'oxygène que *C. noveboracensis*.

Pour *Formica* on a, de la même manière, à 25 °C, une consommation d'oxygène par individu 5,5 fois supérieure à celle de *S. diecki*, tandis que par unité de poids, cette dernière espèce consomme 1,37 fois plus d'oxygène que *Formica*.

Les valeurs de  $Q_{10}$  sont du même ordre de grandeur que celles qui ont été obtenues pour les Oligochètes.

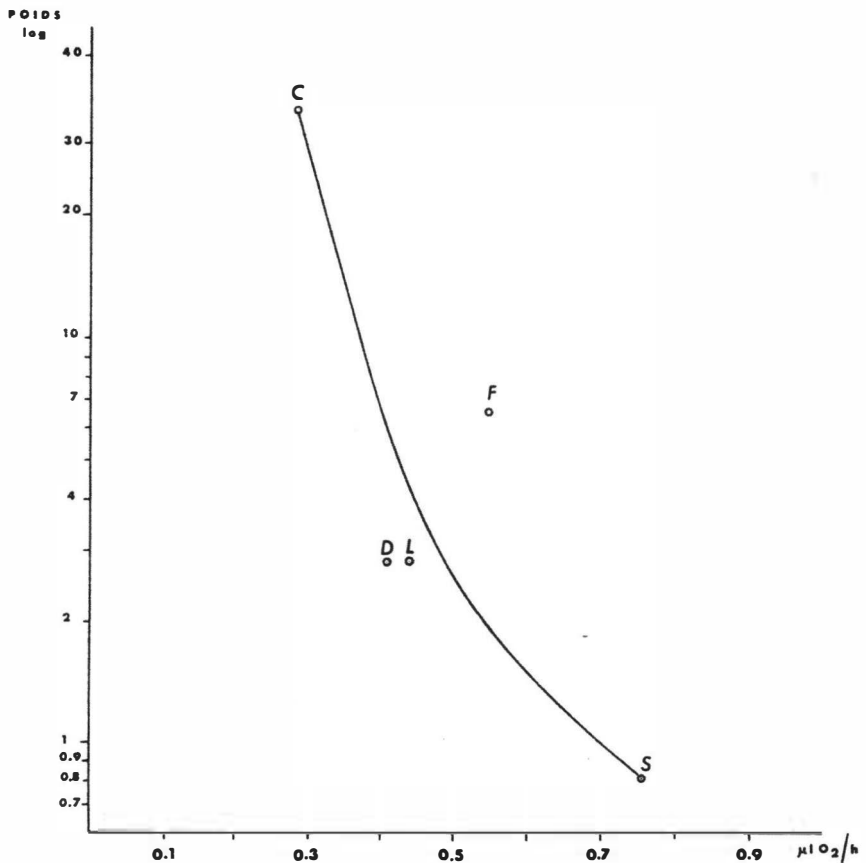


Fig. 17. — Graphique semi-logarithmique de la consommation d'oxygène, à 25 °C, en fonction du poids : *Camponotus noveboracensis* (C); *Formica subnuda* (F); *Dolichoderus taschenbergi* (D); *Lasius umbratus* (L); *Stenamma diecki* (S).

TABLEAU LVI

Consommation d'oxygène de divers animaux édaphiques ( $\mu\text{l/g/h}$  à 16 °C).

	Poids ( $\mu\text{g}$ )	$\text{O}_2\mu\text{l/g/h}$ à 16 °C	Auteurs
<b>Nématodes</b>			
<i>Monhystera vulgaris</i> . . . .	0,2	1 440	NIELSEN [1949]*
<i>Dorylaemus regius</i> . . . .	56	700	idem
<b>Enchytraeides</b>			
<i>Achaeta eiseni</i> . . . . .	114	326	O'CONNOR [1962]
<i>Cognettia cognetti</i> . . . .	190	474	idem *
<b>Annélides</b>			
<i>Lumbricus terrestris</i> . . . .	500 000	50	SPECTOR [1956]*
	1 200 000	86	idem
	5 000 000	41	idem
<i>Lumbricus terrestris</i> . . . .	3 593 000	45	MALDAGUE et LALONDE [1968]
<i>Petits Vers forestiers</i> . . . .	354 000	58	idem
<i>Dendrobaena octaedra</i> . . . .	100 000 à 360 000	163	BYZOVA [1965]
<i>Lumbricus castaneus</i> . . . .	60 000 à 420 000	129	idem
<i>Eisenia foetida</i> . . . . .	90 000 à 580 000	81	idem
<i>Eisenia rosea</i> . . . . .	80 000 à 590 000	75	idem
<i>Lumbricus rubellus</i> . . . . .	390 000 à 1 100 000	76	idem
<i>Lumbricus terrestris</i> . . . .	560 000 à 4 640 000	63	idem
<b>Acariens</b>			
<i>Oppia nova</i> . . . . .	1,7	505	BERTHET [1964b]
<i>Tectocephus velatus</i> . . . .	4,19	258	idem
<i>Nanhermannia elegantula</i> . . .	18,11	215	idem
<i>Hypochothonius rufulus</i> . . .	22,08	412	idem
<i>Carabodes marginatus</i> . . . .	42,6	102	idem
<i>Nothrus silvestris</i> . . . . .	47,15	245	idem
<i>Platynothrus peltifer</i> . . . .	62,8	187	idem
<i>Steganacarus magnus</i> . . . .	248,5	97	idem
<i>Euzetes globulus</i> . . . . .	329,9	129	idem
<b>Opilions</b>			
<i>Nemastoma</i> sp. . . . .	3 800	616	SPECTOR [1956]*
<b>Collemboles</b>			
<i>Orchesella flavescens</i> . . . .	1 800	849	idem
	3 500	596	idem
<i>Onychiurus procampatus</i> . . .	10	1 375	HEALEY [1967]
	100	440	idem

\* Cités par BERTHET [1964 b].

TABLEAU LVI (suite)

	Poids ( $\mu\text{g}$ )	O <sub>2</sub> $\mu\text{l/g/h}$ à 16 °C	Auteurs
<b>Coléoptères</b>			
<i>Epaphius secalis</i> . . . . .	1 700	1 478	SPECTOR [1956]*
<i>Staphylinus olens</i> . . . . .	245 000	295	idem
<i>Carabus nemoralis</i> . . . . .	645 000	308	idem
<b>Hyménoptères (Fourmis)</b>			
<i>Camponotus noveboracensis</i> .	36 552	148	MALDAGUE <i>et al.</i> [1967]
<i>Formica subnuda</i> . . . . .	6 400	293	idem
<i>Lasius umbratus</i> . . . . .	2 800	207	idem
<i>Dolichoderus taschenbergi</i> .	2 800	229	idem
<i>Stenamma diecki</i> . . . . .	832	292	idem

Comparaison des Q<sub>10</sub> pour l'intervalle de 15 à 25 °C.

<i>Camponotus</i> . . . . .	2,03
<i>Formica</i> . . . . .	1,95
<i>Lasius</i> . . . . .	2,39
<i>Dolichoderus</i> . . . . .	2,16
<i>Lumbricus</i> . . . . .	1,67
<i>Vers forestiers</i> . . . . .	2,16

Nous donnons dans la figure 17 un graphique de la consommation d'oxygène en fonction du poids chez les différentes espèces de Fourmis. Cette figure est à rapprocher de la figure 16.

#### D. Consommation d'oxygène de divers animaux édaphiques.

Nous inspirant des taux de consommation d'oxygène trouvés dans l'étude de BERTHET [1964 b], nous dressons le tableau LVI. Nous y plaçons nos résultats après les avoir ramenés à la température de 16 °C. Nous mentionnons également des chiffres de HEALEY [1967] pour une espèce de Collembole, *Onychiurus procampatus*, et de BYZOVA [1965] pour plusieurs espèces de *Lumbricidae*. Cet auteur a utilisé pour ses déterminations l'appareil de Warburg.

Pour ce qui est des Annélides, nous observons une grande analogie entre nos valeurs et celles mentionnées par BERTHET [1964 b] et tirées du « Handbook of biological Data » [SPECTOR, 1956].

## CHAPITRE VIII

### Conclusions.

#### Fondement biologique de la fertilité des sols forestiers.

##### *A. Aspects fonctionnels de la faune du sol.*

Dans l'ensemble du cycle de la matière, il y a lieu de distinguer certains chaînons qui sont quasi exclusivement le fait des animaux endogés, citons les rôles mécaniques et catalytiques de la pédofaune par lesquels celle-ci prépare et stimule l'intervention de la microflore dont l'action est surtout minéralisante. La macrofaune du sol, et dans une moindre mesure la mésofaune et la microfaune subaquatique, jouent un rôle essentiel dans la dégradation des débris organiques.

Il faut considérer la fertilité des sols forestiers comme le résultat d'un vaste processus dans lequel l'énergie, sous forme de lumière, est transformée en d'autres formes susceptibles de servir à la synthèse de matière vivante; cette énergie peut s'accumuler dans le sol sous forme de matière organique morte ou vivante et d'humus qui attendent leur dégradation, au terme de laquelle ces substances, minéralisées, se trouvent utilisables pour de nouvelles synthèses.

« Soil fertility is thus essentially a cycle of solar energy, in which the energy is absorbed by green plants in the form of light and used to build up complex organic compounds in the plant tissues, whence it is returned to the soil to be gradually dissipated as heat during decomposition, leaving a residue of mineral plant food which gives the next generation of plants an increased capacity of absorbing solar energy » [JACKS, 1954].

Les processus se poursuivent jusqu'à atteindre un stade de fertilité où l'absorption d'énergie solaire par les végétaux se trouve en équilibre avec sa dissipation par les autres organismes vivants de la biocénose. Cet état, ou le niveau de fertilité naturelle atteint, correspond approximativement au climax représenté par l'association végétale la plus complexe qui peut se développer dans les conditions climatiques et pédologiques présentes.

Comme nous le verrons plus loin, ces cycles peuvent se caractériser par une vitesse qui traduit l'état d'équilibre ou le « steady state » et que nous avons essayé de traduire par le flux d'énergie passant à travers l'écosystème.

A côté de l'intérêt de la mésofaune comme « réactif biologique » (chap. III), nous avons montré (chapitres V et VI) le rôle des animaux terricoles dans la dégradation de la matière organique. La macrofaune se détache ici tout spécialement. Il a été possible de se livrer à une comparaison fructueuse entre deux groupes d'animaux, caractérisés chacun par un haut degré de dominance et jouant, dans des zones climatiques très différentes, des rôles apparentés : les Isoptères en régions intertropicales et les Oligochètes en régions tempérées.

La même fonction de dégradation de la matière organique est effectuée par ces deux groupes ; il y a dans chaque cas réduction mécanique des résidus végétaux, absorption de matière minérale et organique et malaxage subséquent. Dans le cas des Termites humivores, la matière organique, mélangée aux particules minérales et malaxée avec la sécrétion des glandes salivaires est maçonnée à l'aide des pièces buccales pour constituer les matériaux de construction des nids. Chez les Oligochètes, le mélange s'effectue essentiellement dans le tube digestif et ce sont les déjections, souvent déposées en surface sous forme de turricules, qui correspondent aux matériaux de construction des Termites. Il y a dans les deux cas, incorporation de matière organique au sol (avec accroissement subséquent des taux de carbone et d'azote) et construction, grâce au fouissement, d'un réseau de galeries dont les parois sont cimentées. Les petits tumuli des Vers ne sont pas sans analogie, toutes proportions gardées, avec les constructions des humivores forestiers.

## 1. Isoptères.

Les Termites constituent comme on l'a vu (chapitre V) un élément dominant du dynamisme biologique des sols équatoriaux, qu'il s'agisse des petites termitières d'humivores forestiers ou des grandes constructions des *Macrotermitinae* de savanes.

Les rôles agrobiologiques de ces organismes sont multiples : influence sur la matière organique (p. 108) par l'alimentation, les constructions, l'emmagasinage de provisions, et sur le sol (p. 110).

Les teneurs en carbone et en azote sont très faibles pour les sols des termitières de *Macrotermitinae* (cas de *Bellicositermes bellicosus* et de *B. natalensis*) ; il s'agit avant tout dans ces cas du déplacement et du triage d'énormes quantités de sols (argile). Chez les humivores, il y a, au contraire, enrichissement des sols de termitières, en carbone et azote [cas de *Amitermes unidentatus (evuncifer)*, de *Nasutitermes ueleensis* et de *Cubitermes fungifaber*].

Les sols de termitières d'humivores forestiers représentent pour la forêt à *Brachystegia laurentii*, un poids sec d'environ 17,6 t/ha, représentant une immobilisation de 2,6 t/ha de matière organique, de 0,7 t/ha de carbone et 61 kg/ha d'azote (p. 115). Il est intéressant de rapprocher

ces chiffres de la quantité de carbone et d'azote (en t/ha) au sol, dans les jachères et les forêts (tableaux XXXI à XXXIII).

	C (t/ha)	N (t/ha)	Matière organique (t/ha)
Jachères jeunes . . . . .	2,64	0,21	—
Jachères âgées . . . . .	2,47	0,17	—
Forêt . . . . .	3,13	0,28	20,7
Sols de termitières . . . . .	0,70	0,061	2,6
%/forêt . . . . .	22,3 %	21,8 %	12,5 %

Les constructions des Termites immobilisent ainsi une grande quantité d'éléments qui sont soustraits, momentanément, au cycle des éléments biogènes. Ces termitières se dégradant, leurs matériaux finissent par s'incorporer à nouveau au sol. On peut considérer que les sols forestiers équatoriaux subissent un cycle (fig. 7, p. 118) qui les incorpore périodiquement dans des constructions de Termites, ce qui se traduit en fait, dans le cas des humivores forestiers, par un enrichissement en carbone et en azote et dans celui des *Macrotermitinae* de savanes par un enrichissement très considérable en éléments fins, ce qui est d'autant plus intéressant que cette remontée en surface peut dans certains cas amener le dépôt de sols au-dessus de dalles latéritiques.

Les Termites constituent un facteur primordial de l'équilibre des sols forestiers équatoriaux; on a pu estimer en effet que 8 t de matière organique sont utilisées annuellement, par hectare, en forêt équatoriale, soit pour satisfaire les besoins du métabolisme respiratoire, soit par suite de l'immobilisation dans les constructions; une part également, résultant de la fragmentation ou provenant des déjections, est mise à la disposition d'autres éléments de la chaîne trophique (microflore, mésofaune, microfaune subaquatique).

Tenant compte d'une biomasse de 10 à 12 g/m<sup>2</sup>, nous avons évalué à 6 t/ha la quantité de matière organique indispensable pour subvenir aux besoins du métabolisme respiratoire des populations d'Isoptères en forêt à *Brachystegia laurentii*.

La quantité d'oxygène consommé a été évaluée à 70 l/m<sup>2</sup>/an, représentant un flux d'énergie de 329 kcal/m<sup>2</sup>/an.

## 2. Oligochètes.

Les Oligochètes (voir p. 140) sont, à l'instar des Termites en forêts équatoriales, un élément fondamental de l'équilibre biologique dans les humus du type mull. Dans les deux cas, ces animaux sont responsables de la disparition rapide, quasi immédiate, des résidus végétaux. Nous comparons leur action sur ce plan, dans les conclusions concernant l'évolution de la matière organique dans les sols forestiers (p. 190).



Dans l'érablière à humus mull de Château-Richer, la population de Vers se caractérise de la façon suivante :

- nombre : 406/m<sup>2</sup>; 4 millions/ha;
- biomasse : 60 g/m<sup>2</sup>; 600 kg/ha;
- consommation O<sub>2</sub> : 58,32 µl/g/h; 30,6 l/m<sup>2</sup>/an;
- flux d'énergie dérivé : 144 kcal/m<sup>2</sup>/an.

Comparant le métabolisme des Oligochètes et des Termites (tabl. LVII), on observe qu'une population d'Isoptères (100 kg/ha) ayant une biomasse six fois moins importante que celle des Vers (600 kg/ha) utilise une quantité de matière organique deux et demi à trois fois supérieure (Isoptères : 5 à 6,5 t/ha; Oligochètes : 2,1 t/ha).

### 3. Comparaison du métabolisme respiratoire.

Nous comparons dans le tableau LVII le métabolisme respiratoire des *Termitidae*, des Oligochètes et des *Formicidae*; pour ces dernières, nous ne reprenons que les consommations d'oxygène à 15 °C, pour la comparaison avec les Vers, et à 25 °C, pour la comparaison avec les Isoptères.

Nous référant à BERTHET [1964], nous trouvons également que l'estimation de BORNEBUSCH [1930], à savoir une consommation moyenne d'oxygène de 0,098 ml/g/h pour 26 espèces édaphiques (depuis de gros *Lumbrics* jusqu'à de petits Oribates) est surestimée pour les animaux de grande taille; nous obtenons en effet pour *Lumbricus terrestris* (à 15 °C) des valeurs de 0,042 ml/g/h et pour les Vers forestiers de l'érablière à humus mull des consommations de 0,052 à 0,058 ml/g/h. En revanche, toujours en accord avec BERTHET [*op. cit.*], cette estimation est fort sous-estimée pour les animaux de faible dimension. Nous avons obtenu (à 15 °C), pour différentes espèces de Fourmis (tabl. LVII) des valeurs allant de 0,140 à 0,280 ml/g/h.

## B. Dynamique comparée de la matière organique en forêts équatoriale et tempérée froide.

### 1. Apport et accumulation de matière organique.

A la suite des observations effectuées tant dans les biotopes équatoriaux que tempérés froids, on peut faire les constatations suivantes :

— L'apport de matière organique au sol, en régions équatoriales est de l'ordre de 12 à 15 t/ha (voir p. 145), soit cinq à six fois plus élevé qu'en forêts tempérées.

TABLEAU LVII  
 Comparaison de la consommation d'oxygène des Isoptères, Lumbricidae et Formicidae.

	µl O <sub>2</sub> /ind/h		µl/mg/h		ml/m <sup>2</sup> /h	l/m <sup>2</sup> /an
Termites 25 °C	8		0,67		8 (10 g/m <sup>2</sup> )	70 (100 kg/ha) <sup>1</sup>
Lumbricidae 15 °C	—		0,058		3,5 (60 g/m <sup>2</sup> )	30,6 (600 kg/ha) <sup>2</sup>
Lumbricidae	à 15 °C	à 25 °C	à 15 °C	à 25 °C		
Vers forestiers Lumbricus	19,70 169,74	37,26 234,07	0,052 0,042	0,114 0,065		
Formicidae	à 15 °C	à 25 °C	à 15 °C	à 25 °C		
Camponotus Formica Lasius Dolichoderus	5,3 1,8 0,5 0,5	10,7 3,5 1,2 1,1	0,14 0,28 0,18 0,20	0,30 0,55 0,43 0,41		

1. Biomasse dans la forêt à *Brachystegia laurentii* (Yangambi).

2. Biomasse dans l'érablière à humus mull (Saint-Joachim).

— L'apport de matière végétale retournée au sol, en forêts tempérées, est de l'ordre de 2 à 3 t/ha (voir tabl. XXIII).

Synthèse des apports de matière organique :

- Érablière à mull : 2,44 t/ha;
- Érablière à moder : 2,56 t/ha;
- Érablière à mor : 3,22 t/ha.

Ces chiffres correspondent à ceux de LUTZ et CHANDLER [1946] et EHWALD [1957] (cités in LAUDELOUT, MEYER et PEETERS, 1960).

- Forêt à *Scorodophloeus zenkeri* : 12,4 t/ha;
- Forêt à *Brachystegia laurentii* : 12,3 t/ha;
- Forêt à *Gilbertiodendron dewevrei* : 15,3 t/ha;
- Parasoleraie à *Musanga cecropioides* : 14,9 t/ha.

Les chiffres relatifs aux biotopes équatoriaux sont empruntés à LAUDELOUT et MEYER [1954].

La quantité de matière organique accumulée au sol n'est pas systématiquement différente en régions équatoriale ou tempérée froide. Nous nous limitons ici aux conditions de la Cuvette centrale congolaise, à l'exclusion de cas particuliers d'accumulation sous l'influence de l'altitude.

Synthèse de l'accumulation de matière organique au sol (tabl. XXX; fig. 10) :

- Érablière à mull : 12,0 t/ha;
- Érablière à moder-mulloïde : 19,0 t/ha;
- Érablière à moder : 29,3 t/ha;
- Érablière à mor : 62,3 t/ha;
- Parasoleraie jeune : 18,0 t/ha;
- Parasoleraie âgée : 15,9 t/ha;
- Forêt à *Scorodophloeus* : 20,7 t/ha.

Il n'y a dans les érablières à mull, comme en forêt équatoriale, aucune persistance de litière au sol.

Le résultat est donc apparemment le même dans ces deux cas, le déroulement des processus est cependant différent :

— humus équatoriaux : apport et décomposition se poursuivent tout au long de l'année, assez régulièrement;

— humus de types mull et moder : l'apport, comme la décomposition, se font par à-coups, au rythme des saisons, particulièrement marquées dans le cas des érablières de la région de Québec, par suite de la rigueur du macroclimat.

Ces deux modalités ont été explicitées par JENNY, GESSEL et BINGHAM [1949].

## 2. Calcul du facteur de décomposition.

On peut considérer qu'il existe en forêt équatoriale, au stade climax, un équilibre entre l'apport continu de feuilles et la décomposition de la litière; il en résulte un poids pratiquement constant de litière à l'unité de surface, ce qui peut s'exprimer par la relation

$$A = k(L + A) \text{ [LAUDELOUT } et \text{ al., 1960], où}$$

A est l'apport annuel; L, le poids de litière; *k*, le facteur de décomposition.

Nous donnons dans le tableau LVIII, les valeurs de *k* pour quelques-uns des biotopes étudiés.

TABLEAU LVIII

*Apport annuel, matière organique et facteur de décomposition pour les érablières et certains biotopes équatoriaux.*

Biotope	Apport annuel A (t/ha) <sup>1</sup>	Matière organique au sol L (t/ha) <sup>2</sup>	Facteur de décom- position <i>k</i> (%)
Érablière à mull . . . .	2,44	12,0	34,62
Érablière à moder . . . .	2,56	29,3	8,03
Érablière à mor . . . .	3,22	62,3	4,91
Forêt à <i>Scorodophloeus</i> . .	12,40	20,7	37,46
Parasoleraie âgée . . . .	14,90	15,9	48,37

1. Données du tableau XXX, p. 145.

2. La matière organique au sol comprend non seulement la litière s.s. (L), mais encore l'horizon humique supérieur, à feutrage composé de débris à demi décomposés et stratifiés (F); pour les érablières à mor et à moder, elle comprend en outre l'horizon H.

Reprenant les résultats de différents auteurs, on peut dresser le tableau LIX.

## TABLEAU LIX

*Facteurs de décomposition de la matière organique calculés  
pour divers biotopes tempérés et tropicaux.*

Écosystème	Endroit	Facteur de décom- position <i>k</i>	Auteur
Forêts humides . . . . .	Colombie	40-60 %	JENNY <i>et al.</i> [1946]
Forêt à <i>Scorodophloeus</i> .	Congo (Kinshasa)	37 %	Tableau LVIII
Parasoleraie âgée . . . . .	Congo (Kinshasa)	48 %	idem
Forêt à <i>Scorodophloeus</i> .	Congo (Kinshasa)	76 %	LAUDELOUT <i>et al.</i> [1960]
Forêt à <i>Gilbertiodendron</i> .	Congo (Kinshasa)	63 %	idem
Parasoleraie . . . . .	Congo (Kinshasa)	68 %	idem
Chênaies . . . . .	Californie	6-12 %	JENNY <i>et al.</i> [1946]
Pineraies . . . . .	Californie	1-3 %	idem
Érablière à mull . . . . .	Québec	35 %	Tableau LVIII
Érablière à moder . . . . .	Québec	8 %	idem
Érablière à mor . . . . .	Québec	< 5 %	idem
Hêtraie à mull acide . . . . .	Belgique	27 %	MANIL et DELECOUR [1964]
Hêtraie à moder mulleux	Belgique	24 %	idem
Hêtraie à moder . . . . .	Belgique	28 %	idem

Les chiffres cités par LAUDELOUT, MEYER et PEETERS [1960], pour la forêt à *Scorodophloeus zenkeri* (76 %) et la parasoleraie (68 %) sont plus élevés que les nôtres qui sont respectivement, pour ces biotopes, de 37 et 48 % bien que nous utilisions, pour les calculer, les valeurs de A mentionnées par ces auteurs. L'explication de cette divergence nous paraît résider dans la manière dont a été déterminé L.

En déterminant la matière organique au sol, nous avons tenu compte non seulement de la litière proprement dite ( $A_{00}$ ), mais aussi de la matière organique présente dans l'horizon sous-jacent (niveau F), composé de débris organiques en voie de décomposition; ceci explique aisément les différences observées.

Les valeurs de  $k$ , obtenues dans les érablières de Québec sont, à l'exception de celle relative à l'érablière à mull, du même ordre de grandeur que les valeurs fournies par JENNY *et al.* [1949], pour des biotopes de Californie. Quant au facteur de décomposition obtenu pour l'érablière à mull (35 %), il se compare au chiffre obtenu pour la forêt secondaire congolaise (37 %); on observe de fait, dans l'érablière à mull, une disparition très rapide (en moins d'un an), sous l'effet des Oligochètes, des résidus retournés au sol.

Cette similitude traduit le résultat de la décomposition mais non l'allure à laquelle les processus se déroulent. Il est vrai que dans l'un comme dans l'autre cas, il n'y a pas d'accumulation de matière organique au sol, mais tandis qu'en forêt équatoriale il arrive au sol entre 12 et 15 t/ha (12,4 t/ha en forêt à *Scorodophloeus zenkeri*), ce chiffre n'atteint pour l'érablière à humus mull, que 2,44 t/ha. Le facteur  $k$  ne traduit donc pas le dynamisme biologique des milieux.

Nous comparons ci-dessous le coefficient de décomposition  $k$ , pour la forêt à *Scorodophloeus zenkeri* (Yangambi) et les érablières à humus mull ou mulloïde.

	Apport de matière organique (t/ha)	Accumulation au sol (t/ha)	Facteur de décomposition $k$
Forêt équatoriale à <i>Scorodophloeus zenkeri</i> . . . . .	12,40	20,7	37,46 %
Érablière à <i>Acer saccharum</i> à humus mull ou mulloïde . . . . .	2,44	12,0 . . . 19,0 t/ha	34,62 %

Bien que ne s'étant pas préoccupé de l'intervention de la pédofaune dans les processus d'humification, MANIL et DELECOUR [1964] écrivent dans leurs conclusions: « pour rendre compte des phénomènes naturels de l'humification, il nous paraît nécessaire de ne pas séparer l'action de la microflore de celle de la faune du sol ». Nous ajouterons que si l'on observe fréquemment des divergences entre l'humification en conditions naturelles, et celle obtenue dans les essais de laboratoire, cela résulte de ce que l'on se place souvent dans le dernier cas dans des conditions où un des facteurs essentiels, si pas le principal, l'intervention des animaux édaphiques, n'est pas en mesure de jouer.

C'est pour le biotope à humus mor que l'on obtient la valeur de  $k$  la plus faible, inférieure à 5 pour cent.

### 3. Accumulation de matière organique au sol.

Utilisant les données de l'expérience de décomposition des disques de feuilles, nous avons calculé la quantité de résidus qui s'accumulaient

pendant trois ans ( $t_1$ , 1964;  $t_2$ , 1965;  $t_3$ , 1966) dans les érablières à mor et à moder de la région de Québec, en nous basant sur deux groupes de données expérimentales, l'apport de matière organique (A) d'une part, et le facteur de décomposition ( $k$ ) d'autre part.

JENNY *et al.* [1949] ont procédé d'une manière analogue, mais en supposant l'équilibre établi. Grâce aux expériences de décomposition de disques de feuilles et aux mesures d'apport annuel de matière organique au sol, poursuivies durant trois ans, nous disposons pour A et  $k$  de données expérimentales.

C'est ainsi que nous utilisons, dans le cas des érablières, les facteurs de décomposition, mesurés chaque année, à partir des pertes de poids des disques de feuilles ayant séjourné une, deux ou trois années en forêt (voir chapitre VI).

Nous résumons ci-dessous ces données de départ (voir aussi le tableau XXVII) :

Humus	Année	Perte de matière organique (%)	$\Delta$ $t_n + 1/t_n$	Facteur de décomposition $k$	Apport de matière organique (A)
Mor	$t_1$ , 1964	48,97	—	$k_1 : 0,49$	$A_0 : 322$
	$t_2$ , 1965	53,56	4,59	$k_2 : 0,54$	$A_1 : 333$
	$t_3$ , 1966	56,62	3,06	$k_3 : 0,57$	$A_2 : 332$
Moder	$t_1$ , 1964	31,05	—	$k_1 : 0,31$	$A_0 : 256$
	$t_2$ , 1965	69,81	38,86	$k_2 : 0,70$	$A_1 : 261$
	$t_3$ , 1966	89,44	19,63	$k_3 : 0,89$	$A_2 : 271$

a. *Accumulation dans l'érablière à humus mor, en g/m<sup>2</sup> (tabl. XLIV, p. 163).*

- En 1964 ( $t_1$ ),  $F_1 = A_0(1-k_1) = 164,22$  (résidus de 1963 en 1964,  $r_1$ )

- En 1965 ( $t_2$ ),  $F_2 = A_0(1-k_2) [= 148,12$  (résidus de 1963 en 1965,  $r_2$ )] +  $A_1(1-k_1) [= 169,83$  (résidus de 1964 en 1965,  $r_1$ )] = 317,95 g/m<sup>2</sup>

- En 1966 ( $t_3$ ),  $F_3 = A_0(1-k_3) [= 138,46$  (résidus de 1963 en 1966,  $r_3$ )] +  $A_1(1-k_2) [= 153,18$  (résidus de 1964 en 1966,  $r_2$ )] +  $A_2(1-k_1) [= 169,32$  (résidus de 1965 en 1966,  $r_1$ )] = 460,96 g/m<sup>2</sup>.

- Poids moyen des résidus de un an ( $r_1$ ) = 167,79.
- Poids moyen des résidus de deux ans ( $r_2$ ) = 150,65.
- Poids moyen des résidus de trois ans ( $r_3$ ) = 138,46.

On constate que le taux de décomposition est faible et diminue en fonction du temps (exponentiellement) :

En supposant l'apport de matière organique constant ( $A = 322 \pm 30 \text{ g/m}^2$ ; voir tabl. XXX, p. 145), nous calculons ci-dessous les pertes annuelles de matière organique par mètre carré entre 1963 et 1964, 1964 et 1965, 1965 et 1966.

- Perte 1963-1964 =  $A - r_1 \text{ moy.} = 322 - 167,79 = 154,21 \text{ g/m}^2$ ;  
taux de décomposition : 47,8 %.
- Perte 1964-1965 =  $r_1 \text{ moy.} - r_2 \text{ moy.} = 167,79 - 150,65 = 17,14 \text{ g/m}^2$ ;  
taux de décomposition : 10,4 %.
- Perte 1965-1966 =  $r_2 \text{ moy.} - r_3 \text{ moy.} = 150,65 - 138,46 = 12,19 \text{ g/m}^2$ ;  
taux de décomposition : 7,6 %.

Si l'on considère pour les années qui suivent, un taux de décomposition de 4,91 (voir tabl. LVIII, p. 193), il faudrait encore un peu plus de vingt années avant la disparition totale des feuilles arrivées au sol en 1963 (année initiale); en s'en tenant donc aux données d'observation d'une part (pour les trois premières années) et au facteur  $k$ , supposé constant, pour les autres années, d'autre part, on en arrive à une durée de vingt-trois années; en réalité, rien n'autorise à supposer  $k$  constant à partir de la quatrième année. Il en résulte que le « steady state » ne doit pas être atteint dans l'érablière à mor après ce délai, et que la durée calculée à partir de l'égalité  $t = 3,0/k$  [JENNY *et al.*, 1949] (voir p. 198) doit être plus près de la réalité.

b. *Accumulation dans l'érablière à humus moder, en g/m<sup>2</sup>* (tabl. XLV, p. 163).

- En 1964 ( $t_1$ ),  $F_1 = A_0 (1 - k_1) = 176,64$  (résidus de 1963 en 1964,  $r_1$ ).
- En 1965 ( $t_2$ ),  $F_2 = A_0 (1 - k_2) [= 76,80$  (résidus de 1963 en 1965,  $r_2$ )] +  $A_1 (1 - k_1) [= 180,09$  (résidus de 1964 en 1965,  $r_1$ )] = 256,89 g/m<sup>2</sup>.
- En 1966 ( $t_3$ ),  $F_3 = A_0 (1 - k_3) [= 28,16$  (résidus de 1963 en 1966,  $r_3$ )] +  $A_1 (1 - k_2) [= 78,30$  (résidus de 1964 en 1966,  $r_2$ )] +  $A_2 (1 - k_1) [= 186,99$  (résidus de 1965 en 1966,  $r_1$ )] = 293,45 g/m<sup>2</sup>.
- Poids moyen des résidus de un an ( $r_1$ ) = 181,24.
- Poids moyen des résidus de deux ans ( $r_2$ ) = 77,55.
- Poids moyen des résidus de trois ans ( $r_3$ ) = 28,16.



Supposant à nouveau l'apport de matière organique constant ( $A = 256 \pm 13 \text{ g/m}^2$ ; voir tabl. XXX, p. 145), nous calculons ci-dessous les pertes annuelles de matière organique par mètre carré entre 1963 et 1964, 1964 et 1965, 1965 et 1966.

- Perte 1963-1964 =  $A - r_1 \text{ moy.} = 256 - 181,24 = 74,76 \text{ g/m}^2$ ;  
taux de décomposition : 29,2 %.
- Perte 1964-1965 =  $r_1 \text{ moy.} - r_2 \text{ moy.} = 181,24 - 77,55 = 103,69 \text{ g/m}^2$ ; taux de décomposition : 57,0 %.
- Perte 1965-1966 =  $r_2 \text{ moy.} - r_3 \text{ moy.} = 77,55 - 28,16 = 49,39 \text{ g/m}^2$ ; taux de décomposition : 63,6 %.

En se référant aux données d'observation, il y a toutes raisons de supposer que les 28,16 g de matière organique, persistant, par mètre carré (résidus de l'année  $t_0$ , 1963) disparaîtront dans le courant de l'année suivante (1966-1967).

Nous comparons dans la figure 18 l'évolution de l'accumulation des résidus et du taux de décomposition pour l'érablière à humus mor et à humus moder. On constate que l'équilibre de flux est atteint dès la quatrième année, dans l'humus moder, si l'on s'en tient strictement à la disparition des tissus végétaux des disques de feuilles; en réalité, le « steady state » ne sera pas atteint aussi rapidement, car une partie de la matière organique dégradée se retrouve dans les horizons supérieurs du profil, soit sous forme de particules de plus petites dimensions, soit sous forme de déjections ou de matériaux de construction. Ceci est d'autant plus vraisemblable que ce sont, dans l'humus moder, les Microarthropodes qui constituent l'élément dominant de la faune.

c. *Temps nécessaire pour atteindre l'équilibre de flux* (« steady state »).

Appliquant l'équation  $t = \frac{3,0}{k}$  [JENNY *et al.*, 1949], où  $t$  est le temps requis pour atteindre le régime constant, et  $k$ , le facteur de décomposition (voir tabl. LVIII), on obtient les valeurs suivantes :

- Humus mor : > 60
- Humus moder : 37,5
- Humus mull : 8,65
- Forêt à *Scorodophloeus* : 8,0
- Parasoleraie : 6,16

#### 4. Intervention de la macrofaune.

Le tableau LX résume les données de base permettant d'affirmer que l'élément dominant dans la disparition des litières est, tant en

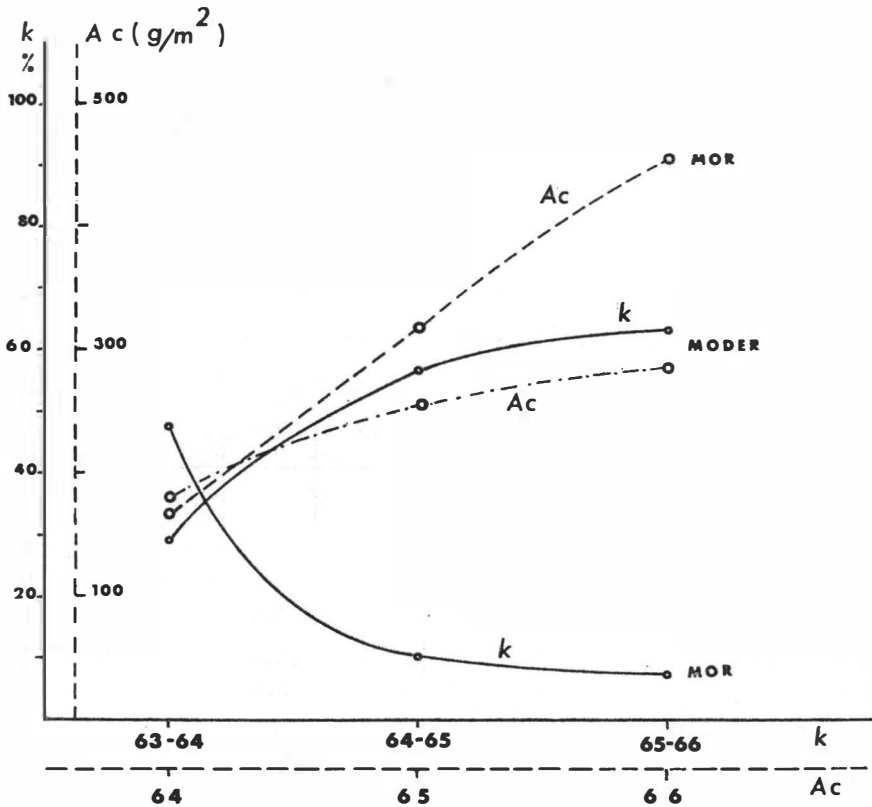


Fig. 18. — Évolution de l'accumulation (Ac) des résidus et du taux de décomposition ( $k$ ) pour les érablières à humus mor et moder, au cours des années 1964, 1965 et 1966 (année initiale, 1963).

régions tempérées froides qu'équatoriales, l'intervention de la pédofaune et en particulier de la macrofaune.

Dans le mor, la mésofaune réduite, peu diversifiée, et freinée par les conditions climatiques, agit seule.

Dans l'humus moder, la mésofaune est relativement beaucoup plus importante et plus diversifiée, le microclimat (tabl. I, p. 29) est en outre plus favorable; la macrofaune intervient également dans ce biotope et notamment les Diplopodes dont le rôle, dans la dégradation de la matière organique, s'apparente à celui des Oligochètes.

Dans le mull, le facteur dominant est la macrofaune (Oligochètes) (voir p. 140).

Quant à la forêt équatoriale, elle possède un dynamisme beaucoup plus important encore que celui qui caractérise l'humus mull étudié.

TABLEAU LX

*Comparaison du dynamisme biologique des érablières et de la forêt équatoriale.*

Facteurs en cause	Érablières à			Forêt équatoriale
	Mor	Moder	Mull	
Mésafaune				
- nombre/m <sup>2</sup> . . . . .	90 000	121 000	22 000	70 000
- biomasse (g/m <sup>2</sup> ) <sup>1</sup> . . . . .	3,4	4,5	0,8	3,6
- O <sub>2</sub> consommé (l/m <sup>2</sup> /an) <sup>2</sup> . . . . .	4,3	5,8	1,0	12,0
Microfaune subaquatique				
- biomasse (g/m <sup>2</sup> ) . . . . .	—	—	—	4,5
Macrofaune . . . . .	0	X	XX	XXX
- groupe . . . . .	—	—	Oligo- chètes	Isopètres
- biomasse (g/m <sup>2</sup> ) . . . . .	—	—	60	10 à 12
- O <sub>2</sub> consommé (l/m <sup>2</sup> /an) . . . . .	—	—	25 <sup>3</sup>	70
Macroclimat . . . . .	température moyenne annuelle : 4,0 °C <sup>4</sup>			température litière : 23 °C <sup>5</sup>
Matière organique				
- apport (t/ha) . . . . .	3,22	2,56	2,44	12 à 15
- accumulation (t/ha) . . . . .	62,3	29,3	12,0	20,7
- énergie potentielle (kcal/m <sup>2</sup> )	26 848	13 342	4 893	—
- vitesse de dégradation (années) . . . . .	15-20	4	1	dégrad. immédiate

1. La biomasse de la mésafaune est calculée en considérant un poids moyen de 37,5 µg par individu.

2. La consommation d'oxygène de la mésafaune est calculée d'après des données de BERTHET [1963].

3. Pour le calcul de cette consommation annuelle, tenir compte des considérations de la p. 201.

4. Température de l'air.

5. Température de la litière.

La mésofaune et la macrofaune y conjuguent leur activité pour dégrader une quantité de matière organique beaucoup plus importante.

Le parallélisme entre l'intervention de la pédofaune et l'accumulation d'énergie potentielle au sol est évident dans le cas des érablières étudiées. Nous reprenons ci-après, à titre de synthèse, l'essentiel des données (voir tabl. XLVI, XLVII et XLVIII); les chiffres sont exprimés en kcal/m<sup>2</sup> :

Horizon	Mor	Moder	Mull
L	3.889	1.426	1.361
F	5.621	5.214	662
H	17.336	6.702	2.870
Total	26.846	13.342	4.893
<i>t</i> <sup>1</sup>	20 à 23	4	1

Pour la population de Vers forestiers d'érablières tempérées froides, nous avons obtenu une consommation d'oxygène de 30,6 l/m<sup>2</sup>/an, en supposant une température moyenne annuelle constante de 15 °C; après corrections pour les variations de température, l'augmentation de biomasse et l'état d'activité, nous obtenons une consommation de 25 l/m<sup>2</sup>/an.

Pour les Termites de la forêt équatoriale congolaise, nous arrivons à une estimation de 70 l/m<sup>2</sup>/an. Il est possible, dans ce dernier cas, que nous ayons surestimé la consommation d'oxygène par individu (8 µl/h), mais s'il en était ainsi, cette surestimation se trouverait très vraisemblablement compensée par l'estimation trop faible de la densité des Termites (voir p. 89).

Nous référant à BERTHET [1964], nous comparons dans le tableau LXI, nos résultats avec ceux obtenus pour différents groupes d'animaux édaphiques par NIELSEN [1949 et 1961], O'CONNOR [1963], MACFADYEN [1963] et BERTHET [1964].

Dans le cas d'Oligochètes forestiers, le flux d'énergie dissipée (119,4 kcal/m<sup>2</sup>/an) correspond à 10,7 % de l'apport annuel (Ei = 1117 kcal/m<sup>2</sup>/an; voir tableau LXIII). Dans le cas des Termites, le flux d'énergie atteint 334 kcal/m<sup>2</sup>/an, soit 5,9 % de l'apport annuel (Ei = 5662 kcal/m<sup>2</sup>/an; voir tableau LXIII). BERTHET [1964] obtient 1,8 % pour les Oribates adultes d'une Chênaie.

Considérant, suivant BERTHET [*op. cit.*], un rendement d'utilisation de la matière organique de 10 % et prenant comme chaleur de combustion la valeur obtenue pour les résidus organiques recueillis dans les cadres

1. *t*, temps, en années, nécessaire pour la disparition de la matière organique, d'après les observations effectuées sur trois ans (fig. 9 et 18).

TABLEAU LXI

*Densité (par m<sup>3</sup>), biomasse (g/m<sup>3</sup>), consommation d'oxygène (l/m<sup>3</sup>/an) et dissipation d'énergie (kcal/m<sup>2</sup>/an) pour différents groupes d'animaux édaphiques.*

	Densité/m <sup>3</sup>	Biomasse (g/m <sup>3</sup> )	O <sub>2</sub> consommé (l/m <sup>3</sup> /an)	Dissipation d'énergie (kcal/m <sup>2</sup> /an) <sup>1</sup>
NIELSEN [1949-1961] <sup>2</sup>				
Nématodes . . . . .	5 à 10 millions	10-14	31-71	148-339
Enchytraeides . . . . .	30 000-74 000	3,0-10,5	7-32	33,4-153
O'CONNOR [1963] <sup>2</sup>				
Enchytraeides . . . . .	134 000	10,8	32	153
BERTHET [1964]				
Oribatides adultes . . . . .	133 600	5,4	4,5	21,5
Ensemble des Acariens . . . . .	—	—	27	129,0
MACFADYEN [1963] <sup>2</sup>				
Lumbricoides . . . . .	1 000	120	—	180
Myriapodes . . . . .	500	12,5	—	96
Isopodes . . . . .	500	5	—	38
Oribatides . . . . .	200 000	2	—	30
Coléoptères . . . . .	100	1	—	8
Collemboles . . . . .	50 000	5	—	153
MALDAGUE				
Oligochètes . . . . .	406	60	25	119,4
Termites . . . . .	1 000	8	70	334,3

1. On utilise comme équivalent calorique du litre d'oxygène, 4,775.

2. Cités par BERTHET [1964].

placés dans les érablières, soit 4370 cal/g (voir p. 159), l'activité alimentaire des Oligochètes correspondrait à la dégradation de 273 g de matière organique/m<sup>2</sup>/an (2,73 t/ha/an) et celle des Termites de 765 g de matière organique/m<sup>2</sup>/an (7,65 t/ha/an).

Utilisant d'autres manières de calculer la quantité de matière organique consommée, on obtenait pour les Oligochètes, 210 g/m<sup>2</sup>/an (p. 143) et pour les Termites, 561 et 658 g/m<sup>2</sup>/an (p. 116).

En conclusion, on peut estimer que les Vers de l'érablière à mull ingèrent environ 250 g (poids sec) de matière organique/m<sup>2</sup>/an, tandis que les Termites de la forêt équatoriale considérée, en prélèvent une quantité de l'ordre de 650 g/m<sup>2</sup>/an. BERTHET [1964] donne le chiffre de 150 g/m<sup>2</sup>/an pour les adultes et nymphes d'Oribates d'une Chênaie.

### C. Dynamisme des pédobiocénoses.

#### 1. Vitesse de libération d'énergie et fertilité des sols.

La quantité initiale d'énergie qui pénètre dans la pédobiocénose peut être regardée comme l'équivalent énergétique de la quantité de litière qui s'accumule dans le milieu; cette mesure présente par conséquent un grand intérêt [voir tabl. XXXV et XXXVI (humus mor), XXXIX et XL (humus mull), XLIII (humus moder)].

L'énergie potentielle de la litière sera ensuite libérée, plus ou moins rapidement, par les organismes responsables de la décomposition de la matière organique (organismes décomposeurs; voir fig. 3). Il faut remarquer que l'intensité de l'activité globale d'une biocénose (son dynamisme), la vitesse de révolution (« turn-over ») des éléments nutritifs et la vitesse de dissipation de l'énergie vont de pair. Si l'on compare, à ces points de vue, les érablières et la forêt équatoriale, on peut ranger ces écosystèmes dans l'ordre décroissant suivant : forêt équatoriale, humus de type mull, humus moder et mor.

Au plus vite un élément donné est-il minéralisé, au plus vite pourra-t-il (sauf bien entendu en cas d'entraînement hors du système) entreprendre un nouveau cycle et être utilisé à de nouvelles synthèses; ceci s'effectue parallèlement à une dissipation accélérée de l'énergie.

Comme l'a écrit MACFADYEN [1963], au plus vite la matière organique est-elle minéralisée, son énergie dissipée et ses éléments biogènes libérés, au plus élevé sera le métabolisme des végétaux; tout goulot (« bottleneck ») dans le cycle de la matière réduira la productivité végétale. On peut comparer à cet égard la forêt équatoriale et l'érablière à humus mor, en climat boréal; dans le premier cas, on observe la disparition rapide d'une grande quantité de matière organique, sous l'effet d'une pédofaune diversifiée et active, dans l'autre, une forte accumula-

tion des apports; dans le premier cas, le dynamisme biologique est élevé et il n'y a pas de facteur limitant; dans le second, le cycle est freiné par suite du climat qui réduit considérablement le dynamisme de la pédobiocénose.

Nous comparons, dans le tableau LXII, pour les trois érablières l'apport annuel de matière organique au sol (kcal/m<sup>2</sup>) avec la quantité de matière organique accumulée au sol (kcal/m<sup>2</sup>) à un moment donné.

TABLEAU LXII

*Apport annuel de matière organique,  
accumulation de matière organique au sol et pour cent de l'apport  
par rapport à l'accumulation dans les trois types d'érablières.*

	Érablière à humus		
	Mor	Moder	Mull
Apport annuel de matière organique (kcal/m <sup>2</sup> ) . . . . .	1.283	1.039	1.117
Matière organique accumulée au sol (kcal/m <sup>2</sup> ) . . . . .	26.846	13.342	4.893
Apport . . . . . 100	4,78	7,75	22,8
Accumulation			

De la comparaison de ces chiffres, on observe que le dynamisme du milieu est le plus élevé dans le mull, intermédiaire dans le moder et le plus faible dans le mor.

La productivité du milieu, apparentée à la notion de fertilité, étant fonction de cette libération d'énergie, sera par conséquent d'autant plus élevée que la vitesse du cycle sera grande. Ceci a toute sa signification dans le cas où la fertilité naturelle (voir p. 211) ne résulte pas de la fertilité intrinsèque du sol, ce qui est le cas des latosols de la Cuvette centrale congolaise.

Comme nous l'avons indiqué plus haut (p. 82), la vitesse du cycle de la matière sera d'autant plus grande que des animaux y participeront. On pourrait exprimer ce qui précède sous la forme d'une *quatrième loi*

*biocénétique*, de la façon suivante : *plus un milieu est biologiquement actif, plus la circulation de la matière et la dissipation de l'énergie y sont grandes et plus la fertilité y est élevée*. Il se produit dans ce cas une différenciation maximale de l'énergie.

L'exemple le plus spectaculaire d'un tel équilibre est fourni par la forêt dense équatoriale.

Thermodynamiquement, les activités biosphériques des organismes vivants ont pour effet de retarder, à la surface de la terre, la dégradation de l'énergie solaire. Considérant la rupture des équilibres naturels, VAN STRAELEN [1953] écrit que « l'énergie sera toujours conservée (1<sup>er</sup> principe de la thermodynamique), mais de plus en plus parfaitement égalisée, à la fin parfaitement incapable de ce qu'elle pouvait lorsqu'elle était profondément différenciée ».

Le niveau de fertilité des sols apparaît donc fondamentalement comme directement lié à la vitesse du cycle de la matière et par conséquent à l'activité des organismes qui y participent. La fertilité constitue une caractéristique dynamique du métabolisme global du sol; elle traduit le dynamisme des biocénoses et réciproquement.

## **2. Activité ou dynamisme de la pédobiocénose (fig. 19).**

Une biocénose active est celle où une source énergétique est exploitée aussitôt qu'elle apparaît dans le milieu. Dans ce cas, le temps requis pour la circulation de la matière est minimal et la vitesse du cycle est par conséquent maximale. Ceci est illustré par le cas de la forêt équatoriale; on peut citer, à l'opposé, l'érablière à humus mor où s'accumulent 26 846 kcal/m<sup>2</sup> (contre 4 893, dans l'érablière à humus mull).

L'activité d'une biocénose, apparentée à la notion de richesse, présente structurellement, trois aspects :

- l'aspect quantitatif, exprimé par la densité ou la biomasse des individus;
- l'aspect qualitatif, caractérisé par la diversité des espèces et dont dépend la stabilité et la permanence de la biocénose [DEBAUCHE, 1958; GAUSSEN, 1951];
- l'aspect fonctionnel qui traduit l'activité des différentes espèces (dont l'importance s'exprime par leur dominance); l'aspect fonctionnel peut être exprimé par le métabolisme respiratoire (voir chapitre VII) ou par le flux d'énergie dérivé par l'espèce considérée.

Ces trois aspects ont été synthétisés dans le tableau LX.

Des individus peuvent se trouver en grand nombre dans un biotope tout en n'y manifestant qu'une activité réduite, s'il survient quelque facteur limitant qui freine leur métabolisme. Ceci semble spécialement vrai pour la microflore (stases microbiennes) dont l'influence se traduit



par le produit des activités biologiques individuelles par leur nombre total [POCHON et de BARJAC, 1958].

Une biocénose riche possède une densité élevée des individus qui la composent, sa diversité, son degré d'organisation et par conséquent sa stabilité (3<sup>e</sup> loi biocénotique, de FRANZ [1953], sont grandes et ses potentialités écologiques étendues ; son activité globale sera importante.

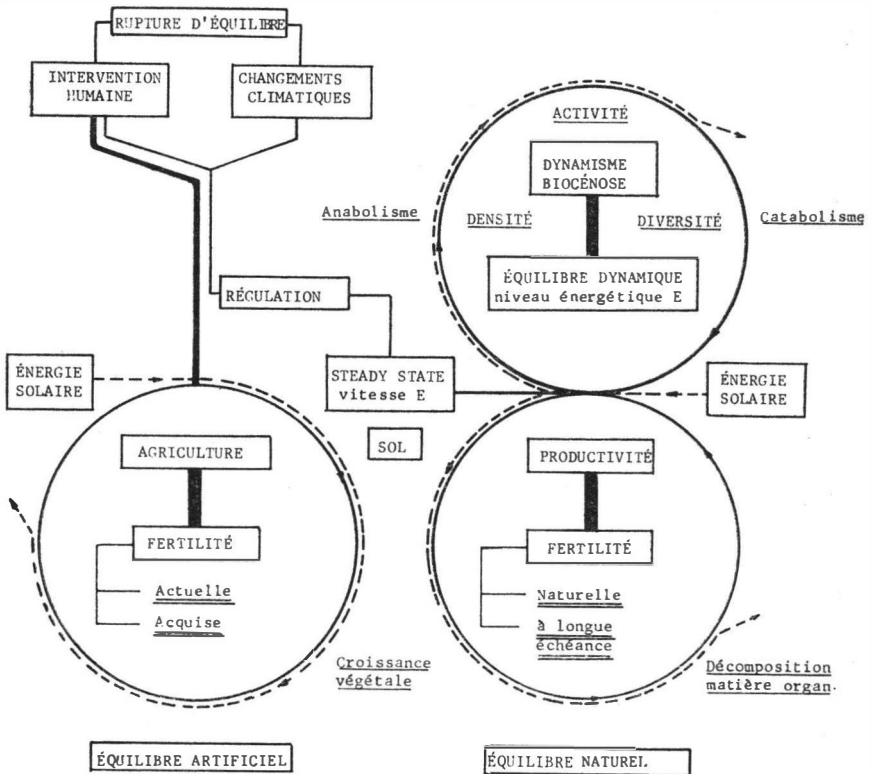


Fig. 19. — Représentation schématique des relations entre le dynamisme des biocénoses et la fertilité des sols (d'après MALDAGUE, 1963).

Dans une situation telle, les populations pourront exploiter avec le maximum d'efficacité et à la plus grande vitesse, les accumulations d'énergie potentielle. L'absence d'accumulation de litière, dans les forêts équatoriales ou dans les humus de type mull, illustre parfaitement un tel type d'équilibre.

En revanche, une biocénose pauvre (érablière à humus moder ; jachères à graminées ; jachères forestières jeunes, par exemple) se carac-

térise par une faible diversité, même si le nombre total des individus est élevé (par suite de la faible pression interspécifique). Dans ce cas, surtout si ces espèces sont peu spécialisées, la vitesse du cycle se trouvera réduite. Il peut résulter de ce manque d'activité biologique, dû à la pauvreté des pédobiocénoses, une accumulation de matière organique dont la décomposition est très lente (tabl. XXX, p. 145); ceci est illustré par l'érablière à humus mor; les forêts boréales entrent également dans ce cas.

Il convient de distinguer ici différentes modalités, soit qu'il s'agisse de processus naturels évoluant lentement par suite de conditions climatiques défavorables, action limitante de la température, par exemple (loi de VAN 'T HOFF-ARRHENIUS), soit que, sortant du cadre des équilibres naturels, on se trouve placé devant des interventions humaines qui peuvent dès lors constituer la cause du ralentissement ou même de l'arrêt du dynamisme biologique (fig. 20). Le facteur du milieu qui conditionne, pour une part très importante, voire prépondérante, les activités fauniques, le degré d'intensité des processus de dégradation et le niveau du dynamisme biologique est le climat (climat général et microclimat qui en résulte). FURON [1958] montre bien l'importance du climat lorsqu'il écrit : « l'Écologie est à la base de la Biogéographie, et tout particulièrement le climat ».

### 3. Vitesse du cycle de la matière.

Les vitesses auxquelles se déroulent les différentes étapes du cycle (voir fig. 19) ne sont pas indépendantes; on peut transposer ici la loi de l'équilibre de flux suivant laquelle toutes les réactions d'une chaîne ont une tendance automatique à adopter la même vitesse.

Une modification quelconque survenant dans l'équilibre climat-sol-facteurs biotiques déterminera une *régulation automatique* dont le résultat sera d'amener toutes les réactions du cycle dans un nouvel état d'équilibre de flux, ceci allant de pair avec un réajustement de la vitesse de tous les processus. On peut concrétiser la vitesse du cycle de la matière par le temps nécessaire pour atteindre le régime constant (voir p. 198); pour la forêt à *Scorodophloeus*,  $t$  représente huit années, tandis qu'il dépasse soixante, dans l'érablière à humus mor.

Il ne peut être question, dans ces considérations, de relations de cause à effet. La matière parcourt une série d'étapes, liées entre elles, où il n'y a ni point de départ, ni aboutissement; chaque étape du cycle est tout aussi dépendante de la précédente que de la suivante. Considérant les relations qui lient le sol et la végétation, JACKS [1954] écrit : « indeed, it is quite impossible to say which is the chicken and which is the egg ». L'activité biologique nulle ou très faible d'un sol est l'indice de la rupture ou du ralentissement du cycle.

*Expression du dynamisme des biocénoses.*

Tenant compte de l'apport annuel d'énergie entrant dans la pédo-biocénose sous forme de matière organique ( $E_i$ , énergie introduite), et du temps nécessaire à la dégradation de cette matière organique ( $t$ ), on peut calculer la part de cette énergie qui est dissipée annuellement; elle représente, à l'équilibre, la vitesse de flux :

$$V_f = \frac{E_i}{t}$$

Nous avons calculé ce flux, dérivé annuellement, en nous basant sur les chiffres obtenus à la suite des expériences de dégradation des disques de feuilles ainsi que sur les apports annuels de matière organique exprimés en kcal/m<sup>2</sup> (tabl. LXIII).

TABLEAU LXIII

*Apport annuel d'énergie ( $E_i$ ), temps nécessaire à la dégradation de la litière ( $t$ ) et vitesse du flux d'énergie ( $V_f$ ) dans les érablières et la forêt à *Scorodophloeus zenkeri*.*

Écosystème	$E_i$ (kcal/m <sup>2</sup> )	$t$ (années)	$V_f$	
			kcal/m <sup>2</sup> /an	S.N.U. <sup>2</sup>
Humus mor . . . . .	1 283	23	55,78	0,56
Humus moder . . . . .	1 039	4	259,75	2,60
Humus mull . . . . .	1 117	1	1 117	11,17
Forêt à <i>Scorodophloeus</i> <sup>1</sup> . .	5 662	1	5 662	56,62

1. Considérant, pour la forêt à *Scorodophloeus zenkeri* un apport annuel de matière organique de 1 240 g/m<sup>2</sup> et considérant une chaleur de combustion de 4,566 kcal/g, on obtient pour  $E_i$  une valeur de 5 661,84.

2. S.N.U. = Standard Nutritional Unit = 1 million kcal/ha/an.

Le rapport  $E_i/t$  peut encore être considéré comme une expression de la puissance de la biocénose.

On peut encore calculer le pour cent d'énergie dérivé annuellement par rapport à l'énergie totale provenant de la chute annuelle, soit

$$\frac{Vf}{Ei} \times 100$$

Cette expression traduit le rendement ou l'efficiace de la biocénose. On obtient :

- Humus mor : 4,36 %;
- Humus moder : 25 %;
- Humus mull : 100 %;
- Forêt équatoriale : 100 %.

Ceci correspond également à  $\frac{1}{t} \times 100$ .

Considérant simultanément la vitesse de flux (Vf) et l'efficiace ( $\eta$ ), on peut caractériser d'une manière très adéquate le dynamisme biologique global des différents milieux (tabl. LXIV).

#### TABLEAU LXIV

*Comparaison de la vitesse de flux (Vf) et de l'efficiace de la biocénose ( $\eta$ ) dans le cas des érablières tempérées froides et de la forêt équatoriale à Scorodophloeus zenkeri.*

	Vf		$\eta$
	(kcal/m <sup>2</sup> /an)	S.N.U.	(%)
Mor . . . . .	56	0,56	4,36
Moder . . . . .	260	2,60	25
Mull . . . . .	1 117	11,17	100
Forêt équatoriale . . . . .	5 662	56,62	100

Ces résultats sont prometteurs. Même si les chiffres ne doivent pas être considérés d'une manière absolue, il n'en demeure pas moins que la vitesse d'énergie dissipée Vf est susceptible de donner une vue fort

adéquate du dynamisme biologique des différents milieux. Cette expression permet une comparaison des différents écosystèmes; elle est une synthèse de tous les facteurs qui interviennent dans la dégradation de la matière organique du sol.

Il n'y a pas de doute qu'il pourrait être intéressant de calculer Vf pour différents milieux biosphériques. Comme le faisait remarquer le Professeur Dr H. FRANZ à Braunschweig, en 1966 : « Es wäre sehr zu begrüßen, wenn das International Biologisch Jahr dazu führen würde, dass in internationaler Zusammenarbeit derartige langfristige Versuche unter verschiedener Umweltsbedingungen eingerichtet würden ».

Nous avons l'intention de reprendre ces essais de dégradation de disques de feuilles en utilisant cette fois des tissus végétaux préalablement marqués au  $^{14}\text{CO}_2$ . Des essais de marquage sont actuellement en cours. Grâce à l'utilisation de  $^{14}\text{C}$ , il doit y avoir moyen de suivre avec beaucoup plus de facilité et de précision la décomposition des litières sur de très longues périodes de temps.

#### *D. Fertilité et conservation biologique des sols forestiers.*

##### **1. Fertilité des sols.**

THOMPSON [1952] écrit : « A fertile soil is one which has the capacity to supply nutrients for high crop production. Some soils are naturally fertile; others are naturally poor and require intensive treatment in order to make them fertile; still others were formerly fertile but have been eroded or deflected and require special treatment in order to restore their productive capacity ».

Ces considérations, extrêmement générales, ne mettent pas en évidence le fondement même de la fertilité ni les différences entre la fertilité naturelle et la fertilité acquise.

JACKS [1954] considère la fertilité du sol comme un phénomène biologique, directement dépendant des organismes vivants.

La fertilité du sol, en conditions naturelles, est la résultante du dynamisme des pédobiocénoses; elle peut s'exprimer par le flux d'énergie dérivé par unité de surface et de temps; ce flux d'énergie serait comme nous l'avons indiqué plus haut, cent fois plus élevé pour l'écosystème équatorial considéré que pour l'érablière à mor en climat tempéré froid.

Les processus biologiques se déroulant dans le sol, qu'ils soient le fait des animaux ou des microorganismes, constituent globalement un mécanisme automatique de maintien de la fertilité des sols. Ce mécanisme fonctionne à des vitesses différentes, influencé qu'il est par les trois groupes de facteurs suivants : les conditions climatiques, le degré d'organisation biologique et la nature de la roche mère.

JACKS [*op. cit.*] écrit : « It is the life in soil that gives it its fertility... The reason why the fertility of a soil consisting of a solution of plant food is quite evanescent is that there is no mechanism for replacing the plant food absorbed by growing plants. But if the plant material is allowed to fall back into the water when it dies, and is then suitably decomposed by living organisms, thus releasing the absorbed plant nutrients for further use by another generation of plants, fertility can be maintained more or less indefinitely — at least in theory. A very diverse population of organisms would be needed to ensure that the cycle of nutrients from the dead plants back to the living was complete ».

## 2. Fertilité dans le cadre d'un équilibre naturel.

### a. Fertilité naturelle.

La fertilité naturelle d'un sol résulte du maintien du milieu dans des conditions telles que le cycle de la matière puisse s'y dérouler à une vitesse suffisante afin de mettre à la disposition des végétaux les éléments nutritifs indispensables à leur croissance; cette fertilité est essentiellement liée au déroulement des processus biologiques. Le cycle de la matière, avec ses phases d'anabolisme et de catabolisme, permet la régénération des réserves minérales du sol et des réserves de CO<sub>2</sub> de l'atmosphère, le maintien et l'amélioration des propriétés physiques, physico-chimiques et biochimiques du sol. On peut dire, d'une manière synthétique, que la fertilité d'un sol, en conditions naturelles, correspond à la réalisation d'un équilibre dynamique à un niveau énergétique plus ou moins élevé (quantité de calories échangées par unité de temps). Mentionnons, à titre d'exemple, que les milieux considérés au tableau LX, se rangent, suivant leur niveau énergétique croissant, dans l'ordre suivant : érablière à mor, à moder, à mull, forêt équatoriale. Plus la quantité d'énergie dissipée au cours du cycle est grande, plus la fertilité du sol est considérable, car cette dissipation traduit une circulation intense de la matière; l'importance de cette fertilité correspond au niveau du « steady state » (ou niveau de l'équilibre de flux).

Revenons à l'exemple de la forêt dense humide : l'intensité des processus biologiques s'y traduit par des phénomènes de deux ordres : d'une part, la luxuriance de la végétation (phase anabolique très active; densité et diversité élevées du couvert), d'autre part, l'absence d'accumulation de matière organique non décomposée (phase catabolique très active; densité et diversité élevées des organismes terricoles).

La forêt équatoriale se caractérise en fait par une très grande fertilité mais celle-ci est, par rapport au sol, le plus souvent extrinsèque. Cette fertilité est due aux propriétés des colloïdes organiques, à l'apport d'éléments biogènes et à l'activité des organismes terricoles.

L'erreur fut jadis fréquemment commise de déduire de l'observation de la luxuriance de la végétation tropicale, l'existence de sols pédologiquement riches; cette erreur s'est traduite, sur le plan agricole, par des échecs.

La fertilité n'est pas en effet, dans ce cas, une caractéristique intrinsèque du sol, celui-ci étant généralement pauvre, mais correspond essentiellement au dynamisme biologique du milieu, au déroulement optimal du cycle des éléments biogènes.

Grâce aux processus biologiques se déroulant de manière automatique, les sols forestiers peuvent porter indéfiniment une forêt comme les sols de prairies naturelles, une prairie, pour autant que les conditions de milieu ne se modifient pas.

La rupture de l'équilibre naturel (par la déforestation, par exemple), dans de telles conditions bioclimatiques, instables, peut entraîner des conséquences très graves.

On se trouve ici dans des cas théoriquement injustifiés de rupture de l'équilibre naturel [FAO, 1956; voir p. 215].

Dans d'autres situations, où les conditions sont plus favorables (climat tempéré, par exemple), où le sol possède une fertilité intrinsèque, en relation avec la nature de la roche mère, la rupture de l'équilibre naturel aura des résultats moins marqués, la stabilité du milieu étant plus grande; elle peut dès lors, dans des limites raisonnables, se justifier [FAO, 1956].

#### b. *Fertilité à longue échéance.*

Si l'on se place à présent au point de vue de la conservation biologique des sols, on doit remarquer que celle-ci est liée au maintien de la fertilité du sol, en conditions naturelles, au cours de longues périodes de temps. Dans cette perspective, dès que l'on se place à l'échelle du temps phylogénétique, indissociable des concepts de conservation et de protection de la Nature, se dégage la notion de fertilité du sol à longue échéance; cette notion correspond à la fertilité naturelle, qui concrétise la nature, le mécanisme des processus biologiques, projetée dans le temps.

La fertilité à longue échéance est indépendante, tout au moins directement, des interventions humaines (voir p. 226, la deuxième loi de conservation biologique des sols tropicaux).

### **3. Fertilité dans le cadre d'un équilibre artificiel.**

#### a. *Fertilité actuelle.*

Considérons le cas de la mise en culture d'un sol forestier. Une modification du couvert se marquera à la fois dans deux domaines : (1) un domaine abiotique, — le sol considéré comme substrat, d'une part,

comme entité physico-chimique, d'autre part, — et (2) un domaine biotique — la vie du sol : microflore, pédofaune, etc.

L'équilibre initial étant rompu, il se produira une régulation qui tendra au rétablissement d'un nouvel équilibre. La fertilité actuelle (notion qui s'associe à celle de fertilité apparente) de ce sol, résulte de la quantité et de la qualité des éléments nutritifs qu'il est capable de mettre à la disposition de la plante.

L'importance de cette fertilité est donc directement en relation avec les milieux physiques et chimiques dont l'état résulte à la fois des conditions climatiques et géologiques et des processus pédogénétiques et biologiques qui se sont déroulés dans le sol avant sa mise en exploitation; la fertilité actuelle est par conséquent directement fonction du niveau initial de l'équilibre (voir p. 216) et est plus ou moins durable, suivant le degré de stabilité du milieu et la valeur des méthodes culturales appliquées.

On peut à nouveau distinguer le cas d'un sol dont la fertilité est extrinsèque (en relation immédiate avec les processus biologiques) ou celui qui bénéficie, tout au moins partiellement, de la richesse intrinsèque du substrat et de conditions climatiques favorables.

Quoi qu'il en soit, la fertilité du sol diminuera au fur et à mesure de l'exportation des éléments nutritifs, due à la croissance des plantes, et de la détérioration des caractéristiques physiques du sol. Cette fertilité est donc forcément limitée, puisque les réserves du sol atteindront, après un temps plus ou moins long, un niveau médiocre.

De toute façon, à la suite de la rupture de l'équilibre naturel, et après un laps de temps variable suivant les conditions bioclimatiques, le dynamisme biologique du sol étant considérablement réduit, si pas arrêté, sa fertilité régressera.

#### b. *Fertilité acquise.*

La conservation de la fertilité du sol, liée à la conservation du capital sol (lutte contre l'érosion) et à sa mise en valeur, dépend essentiellement, à ce stade, de l'activité humaine, c'est-à-dire des techniques culturales (améliorations foncières, cultures améliorantes, engrais verts, etc.) et des apports extérieurs (fumures, récupérations, composts, irrigation, etc.).

Sur le plan de la mise en valeur des sols, on en arrive ainsi au concept de fertilité acquise [DEMOLON, 1952].

Dans un sol agricole, le dynamisme naturel fait place à un dynamisme artificiel [GAUSSEN, 1951] : celui où l'Homme, après avoir déclenché le dynamisme, intervient constamment et ne laisse pas la Nature poursuivre seule son œuvre.

Le résultat de l'activité humaine équivaut globalement, après la disparition d'un équilibre naturel, à en maintenir à sa place, un autre,



artificiel et forcément précaire. « La fertilité d'un sol, créée par les sociétés humaines, est du même type et est le résultat du même genre de processus biologiques que la fertilité d'un sol forestier. La principale différence réside dans le fait que l'organisme dominant dans la biocénose est, dans le premier cas, un animal, et, dans le second cas, un arbre » [JACKS, 1954].

Il faut remarquer ici que si la fertilité du sol est un phénomène biologique, la fertilité agricole du sol, comme l'appelle JACKS [*op. cit.*], est également une question d'économie puisqu'elle implique la mise en œuvre de techniques culturales, la fertilisation et la sélection des végétaux; la capacité d'un sol à produire une récolte est en définitive fonction de la quantité de travail et de capital que l'on est prêt à investir. Dans le même ordre d'idée THOMPSON [1952] écrit que si la restauration de la fertilité du sol était plus économique que l'établissement de méthodes de conservation, on se trouverait justifié de tolérer l'érosion.

Il n'est pas difficile de se rendre compte que la dépense d'énergie humaine devra être d'autant plus considérable que la fertilité actuelle du sol est faible, c'est-à-dire, en fait, que sa fertilité intrinsèque est réduite; ceci est le cas des sols intertropicaux, comparativement aux sols tempérés (voir p. 224, la première loi de conservation biologique des sols tropicaux).

« Change in the metabolic pattern of natural communities towards economic ends should be preceded by ecological survey and assessment. The simplification of a highly productive English farm from the climax state of oak woodland has taken place in specially favourable environment and is sustained in its high productivity by capital, skill and hard work. But to simplify without the capacity to inject one or all of these brings about deterioration » [FRASER DARLING, 1964].

## E. *Problème de l'agriculture nomade.*

### 1. **Agriculture nomade ou « shifting cultivation ».**

L'agriculture nomade (« shifting cultivation ») et d'autres systèmes d'agriculture temporaire sont essentiellement fondés sur l'utilisation de la capacité actuelle de production agricole du sol sans souci de tendre à la prolonger. Une fois cette capacité réduite, le sol est abandonné à lui-même et s'il n'est pas trop épuisé, sa fertilité se reconstituera avec le temps, grâce aux processus naturels. Comme nous l'avons vu dans le cas du système bantou de la Cuvette centrale congolaise, les jachères forestières s'installent avant même la fin des deux années que comporte la rotation traditionnelle.

Les problèmes relatifs à l'agriculture indigène présentent une grande complexité par suite des multiples aspects juridiques, sociaux, économi-

ques, démographiques et techniques sous lesquels il faut les considérer. La solution des problèmes techniques devient d'autant plus urgente que les méthodes agricoles indigènes, sous l'impulsion du développement économique et social, doivent évoluer vers une intensification progressive, capable de promouvoir le bien-être des populations rurales.

La question fondamentale qui conditionne l'évolution agricole peut se poser comme suit : « Comment concilier les nécessités d'une agriculture établie selon les procédés modernes, avec les impératifs de la conservation du sol » [PEETERS, 1958]. CULOT et MEYER [1959] écrivent de leur côté : « L'intensification d'un tel système (il s'agit du système agricole bantou) économiquement inviable pose un problème de conservation de fertilité directement lié aux conditions climatiques et édaphiques ».

On distingue au Congo (Kinshasa) deux formes d'agriculture nomade [LEBRUN, 1933] : (1) le système agricole bantou du centre forestier, le seul envisagé ici, et (2) les méthodes des Soudanais de la lisière nord et des Bantous de la lisière sud.

## **2. Rupture de l'équilibre naturel.**

La rupture de l'équilibre naturel peut être justifiée ou non en fonction des conditions écologiques du milieu, d'une part, et du développement économique et social des populations, d'autre part [FAO, 1956].

(1) Le défrichement effectué par des populations civilisées est une opération parfaitement justifiable, tant qu'il porte sur des terrains boisés suffisamment riches, stables et jouissant d'un climat tel qu'une agriculture permanente puisse s'y développer dans des conditions économiques favorables.

(2) Opération encore justifiable, si, alors que ces conditions ne sont pas naturellement réalisées, le développement économique et social du pays rend possible d'assurer à ce sol, par des moyens artificiels, le renouvellement de sa fertilité, la stabilité et le climat local favorable que la forêt qu'il portait lui assurait précédemment. On se trouve ici dans le cas de la fertilité acquise (voir p. 213).

(3) En revanche, des terrains sont trop souvent défrichés qui ne se trouvent pas dans les cas visés ci-dessus.

On peut considérer quatre catégories parmi les raisons du défrichement inconsidéré :

- appât du gain;
- ignorance;
- habitude innée;
- pression de la population.

Il faut ajouter encore que ces causes se rencontrent surtout dans les territoires où coïncident un haut pourcentage d'analphabétisme et une grande instabilité des écosystèmes. Le danger en est donc doublement accru.

### **3. Niveau initial de fertilité.**

Si traditionnellement, au temps de l'agriculture nomade (agriculture d'auto-subsistance), les abattages portaient généralement sur des surfaces couvertes de forêts (primaires ou déjà secondarisées), on assiste au fur et à mesure de l'évolution des méthodes agricoles primitives, principalement à la suite de la pénétration européenne, à une réduction de la durée de la jachère et à la recherche d'emplacements plus faciles à mettre en culture.

Dans le cas d'une jeune jachère, l'éphémère fertilité du sol n'est pas encore rétablie puisqu'elle est le résultat d'une très lente accumulation, d'une modification progressive des horizons superficiels accompagnant le fonctionnement du cycle de la matière. Plusieurs révolutions de ce type auront pour résultat une accentuation régulière du déséquilibre, une accélération de la dégradation du couvert, un abaissement graduel de la fertilité du sol.

Ceci pose le problème essentiel de la durée de la jachère forestière. Suivant LAUDELOUT, MEYER et PEETERS [1960], la durée des jachères pourrait être relativement courte si leur seul but était la reconstitution de l'humus pour un nouveau cycle cultural; cependant, suivant ces auteurs, il est connu que le rôle des jachères, notamment dans la Cuvette congolaise, ne se limite pas seulement à la reconstitution de la matière organique, mais encore à prélever en profondeur et maintenir en surface les éléments nutritifs en les immobilisant dans les débris végétaux, d'où ils seront libérés ultérieurement par l'incinération ou la décomposition biologique.

A la suite d'une étude portant sur l'évolution de la mésofaune du sol en fonction de l'âge des jachères, effectuée dans le paysannat Turumbu de Yangambi [MALDAGUE, 1960; voir p. 65], on a conclu que l'équilibre initial, tant en ce qui concerne les facteurs abiotiques du milieu, qu'en ce qui a trait aux biocénoses terricoles, est loin d'être retrouvé, même après une longue jachère d'une quinzaine d'années.

Un terrain remis en culture après une jachère, ne présente plus ses potentialités initiales. De tels cycles successifs constituent une série régressive, puisqu'à chaque révolution, le niveau initial se trouve un peu plus bas.

Prenons le cas précis de la destruction du couvert végétal. La suppression de la forêt provoque la disparition des conditions indispensables au développement de nombreux organismes, qui sont dès lors

amenés à disparaître (loi écologique du tout ou rien, *in* DELAMARE DEBOUTTEVILLE [1951]); les éclaircies modifient les facteurs du microclimat et amènent chaleur, lumière, dessiccation, évaporation, etc. Toutes les fonctions biologiques sont freinées.

On peut représenter l'évolution de la faune du sol en fonction du temps, à la suite de bouleversements survenant dans le milieu, initialement en équilibre, par la figure 20.

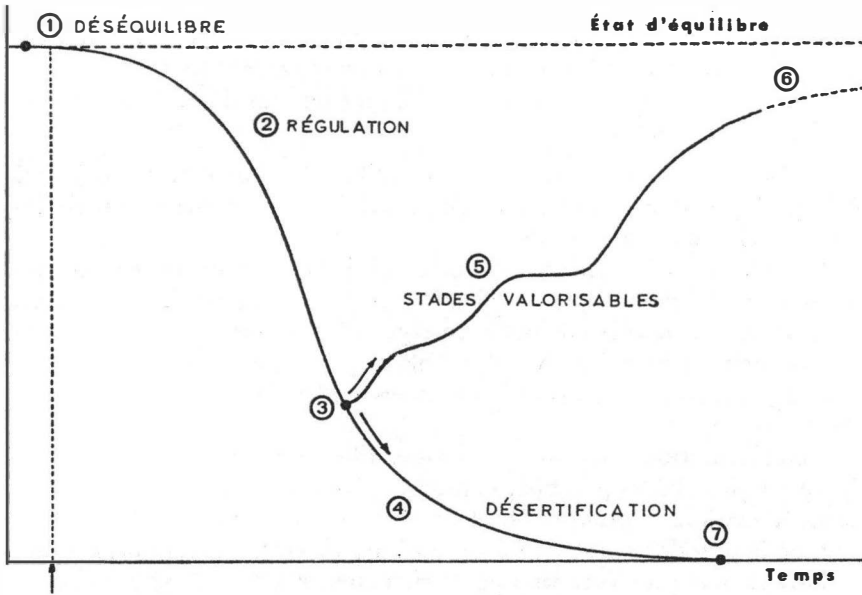


Fig. 20. — Évolution de l'activité biologique dans le sol en fonction du temps (d'après MALDAGUE, 1959 b).

Le point (1) correspond à l'apparition, dans le milieu endogé, de conditions défavorables, soit, par exemple, l'abattage de la forêt. Il y a rupture d'équilibre.

Une régulation (2) suit automatiquement. Elle consiste en une disparition d'associations animales et microbiennes. La réaction à ces conditions défavorables sera plus ou moins grande suivant l'intensité de l'action destructrice.

L'état des populations du sol, on pourrait dire le dynamisme des pédobiocénoses (niveau énergétique), évolue jusqu'au point (3). A ce stade, deux évolutions sont possibles :

– si la source du déséquilibre persiste, le freinage des processus biologiques s'accroît jusqu'à disparition de toute vie; nous avons à faire aux phénomènes de désertification; ceci correspond au cas où l'équilibre naturel, ayant été rompu, entraînant avec lui le ralentissement ou l'arrêt des mécanismes biologiques assurant la fertilité naturelle, des mesures n'ont pas été prises pour le remplacer par un équilibre artificiel adéquat (voir p. 212); le remplacement de la fertilité naturelle par la fertilité acquise exige une dépense d'énergie humaine;

– une série d'étapes ascendantes que l'on peut appeler « stades valorisables » (5), suivant l'expression de KUHNOLTZ-LORDAT, peut être franchie et amener les biocénoses animales et microbiennes dans un nouvel état de stabilité (6) qui peut, théoriquement du moins, après une période de temps très longue, atteindre un état d'équilibre correspondant à l'état initial.

Le point (7) figure un état d'irréversibilité (seuil de non-retour) où il n'est plus possible de retrouver des conditions favorables à un dynamisme biologique dans le sol.

Le couvert et la matière organique disparus, il reste un sol soumis aux agents atmosphériques : élévation de la température du substrat, éclaircissement, vent, ruissellement, cortège habituel des facteurs mécaniques et physiques de l'érosion. Les sols tropicaux, arrivés à ce stade, ne tardent pas à subir une évolution vers les stades de latérisation irréversible.

Cette évolution n'est pas théorique. Elle l'est d'autant moins sous climat tropical, où le potentiel organique du sol, malgré un apport très élevé de matière organique (12 à 15 t/ha), est relativement faible, par suite de la grande vitesse de décomposition de cette matière organique.

Nous avons pu suivre un appauvrissement régulier de la mésofaune [MALDAGUE, 1961] tant sur le plan quantitatif que qualitatif, suivant le type de couvert végétal. Partant de la forêt climax et allant jusqu'à des sols de culture sur terrain sablonneux, en passant par des stades de jachères et de prairies, on assiste à une dégradation progressive de la mésofaune.

Il est peut-être utile de faire ici une mise au point. Il n'est pas nécessaire dans le cadre de l'Agriculture de pouvoir dénombrer dans un sol donné des organismes animaux. L'abondance relative de la mésofaune, comme sa diversité, dans le schéma décrit ci-dessus (fig. 20) n'a pour effet que de traduire l'écart existant entre l'état initial réalisé par la forêt climax et différents stades de dégradation de l'équilibre naturel. On peut avoir d'excellents rendements pour des cultures croissant dans des sols d'où la faune a disparu (cas des champs permanents de fertilité de Lilanda [CULOT et MEYER, 1960]); on se trouve dès lors dans le cadre d'équilibres artificiels. Le remplacement d'un équilibre naturel par un équilibre artificiel n'est dangereux que si l'on néglige de créer

un équilibre artificiel adéquat et de maintenir des conditions minimales permettant de revenir, le cas échéant, à un équilibre naturel, c'est-à-dire si l'on néglige de sauvegarder les mécanismes de production biologique.

Les modalités du défrichement sont importantes à considérer ici; elles doivent être envisagées, comme on l'a vu plus haut (voir p. 44), en regard du problème de la colonisation des biotopes par les organismes terricoles.

#### **4. Modalités du défrichement.**

Les caractéristiques de l'agriculture nomade ont été de plus en plus abandonnées en fonction de l'évolution économique du milieu rural. Cette évolution accentue la rupture de l'équilibre naturel, ce qui se traduit par une difficulté accrue de l'installation du recru forestier.

Le manque de préparation soignée du champ primitif, s'il ne permettait pas d'obtenir des rendements très élevés, ne nuisait en revanche que relativement peu à la couverture forestière dans son ensemble et à la conservation de la fertilité du sol.

La mécanisation du défrichement, amenant l'utilisation d'engins lourds, soumet le sol à un bouleversement considérable, plus nuisible que les méthodes traditionnelles d'ouverture des champs.

L'abattage de la forêt s'accompagne souvent de l'incinération d'une énorme quantité de matière organique; en la brûlant, on élimine une des conditions essentielles du dynamisme biologique : la source d'énergie primaire des biocénoses.

La destruction des débris végétaux par le feu représente une perte considérable. Les résidus organiques sont normalement le siège d'activités biologiques et constituent par conséquent autant de niches, au sens écologique du terme, où les conditions microclimatiques et autres peuvent rester satisfaisantes et où peuvent s'installer et s'organiser de nombreuses populations animales, bactériennes, fongiques.

Le maintien de la matière organique au sol, après abattage, assure la pérennité de centres de dispersion et contribue à la sauvegarde d'une grande partie du potentiel biologique du milieu. Nous avons, à plusieurs reprises, attiré l'attention sur le fait que la mésofaune des caféières, et plus encore dans le cas des caféières installées sur abattis non incinérés, se rapprochait du faciès rencontré en forêt.

#### **5. Évolution des méthodes agricoles traditionnelles.**

L'agriculture nomade, sous la poussée de facteurs économiques et sociaux, évolue vers de nouvelles perspectives. Les principes qui doivent guider cette évolution inéluctable doivent s'inspirer des lois régissant les équilibres naturels et la conservation biologique du sol. Il est exclu,

écrit MEYER [1959], de cultiver de façon exhaustive en cultures sarclées continues les latosols forestiers s'étendant de part et d'autre de l'équateur.

Certaines voies tendent à transposer, dans les conditions bioclimatiques équatoriales, des méthodes qui se révèlent efficaces dans des régions où la stabilité de l'environnement les justifie. Les conditions écologiques très différentes des écosystèmes tropicaux s'opposent à une telle transposition.

Deux orientations peuvent être distinguées quant aux modalités de passage de la forme d'agriculture extensive traditionnelle, plus ou moins disciplinée (paysannats), vers une forme intensive.

1° L'une reste dans la ligne traditionnelle de l'agriculture nomade, tout en s'en écartant de plus en plus, ce qui se traduit par un avilissement des méthodes agricoles coutumières. Celles-ci ne rompaient que de façon momentanée et modérée l'équilibre naturel.

L'équilibre *complexe écologique-facteur humain* n'était pas compromis. Les formes avilies rompent cet équilibre et nuisent à la conservation biologique du sol (mise en culture de plus en plus brutale, allongement du cycle cultural, raccourcissement de la jachère forestière ou son remplacement, augmentation des emblavures, etc.).

L'efficacité du labour, par unité de surface et par unité de travail, restant à un niveau médiocre, cette orientation précipite l'appauvrissement du sol.

2° La seconde voie, nettement plus progressive, consiste à remplacer le dynamisme naturel qui, dans le système traditionnel, assurait le maintien de la fertilité du sol, par un dynamisme artificiel. Ceci revient à concevoir un système agricole permettant non seulement de maintenir mais encore d'augmenter la fertilité actuelle du sol par des moyens artificiels qui, en dernière analyse, correspondent à une dépense énergétique humaine.

Le résultat global de cette activité de l'Homme équivaut, après la disparition consciente de l'équilibre naturel, à en maintenir à sa place un autre, artificiel, forcément limité dans l'espace et dans le temps. On rejoint ainsi la notion de fertilité acquise.

On peut concevoir qu'en conditions équatoriales, par suite de l'instabilité du complexe climat-sol-facteurs biotiques et de la pauvreté générale des sols, l'intervention humaine que nécessitera le remplacement du dynamisme naturel par un dynamisme artificiel devra être considérablement plus importante qu'en régions tempérées pour ne pas compromettre la fertilité du sol.

De plus, étant donné la fragilité des écosystèmes tropicaux une fois disparue la couverture forestière, il faut limiter spatialement au strict minimum le remplacement du dynamisme naturel par un dynamisme

artificiel (voir plus loin les lois de conservation biologique des sols tropicaux).

FRASER DARLING [1964] résume bien l'importance du maintien de l'équilibre naturel lorsqu'il écrit : « Africa had a very long period of evolutionary time in which to produce the rich natural communities of plants and animals. The niche-structure is beautiful to examine... Simplification in such conditions produces rapid loss of efficiency in biological activity... To speak of « weed » trees in the beautiful intricacy of the oldest life form on the planet is sheer arrogance. It is of the very nature of the tropical forest with its thousands of tree species, and characteristic low densities of any one species, to preserve variety and thereby resist change. This community resistance to change is the strength and immunity of the biome to organic catastrophe ».

### F. *Fertilité et pédofaune.*

Un des éléments essentiels de la fertilité des sols et notamment des sols forestiers équatoriaux est leur teneur en humus. L'humus contribue à la formation de la structure grumeleuse, augmente la capacité d'échange et la stabilité des agrégats, réduit l'effet de chute de la pluie, favorise la percolation, réduisant le ruissellement et l'érosion, augmente la capacité de rétention en eau du sol, constitue, par suite de sa minéralisation, une source d'éléments nutritifs, accroît enfin l'aptitude du sol à être travaillé.

La faune du sol contribue dans une très large mesure à la dégradation des débris organiques et détermine en outre, par sa nature, le type même d'humus. Chaque type d'humus ne possède pas la même qualité; les meilleurs ont la plus forte capacité d'échange, c'est le cas des humus de type mull, riches en complexes humiques, comparativement aux humus de type moder ou, plus encore, de type mor. C'est ainsi que DE LEENHEER [1953] propose non seulement de doser la capacité d'échange globale, mais encore celle de l'humus seul.

Les humus mull résultent du passage de la matière organique et du sol minéral à travers le tube digestif des Lombricides ou des Diplopodes; ces animaux jouent à ce titre un rôle majeur dans la genèse de ce type d'humus et dans la fertilité des sols qui en résulte.

La quantité de matière organique au sol et sa teneur subséquente en humus dépendent de plusieurs facteurs : climat, nature de la roche mère, végétation, topographie, temps. Pour les biotopes tempérés froids de Québec nous avons cité des apports de 2 à 3 t/ha/an, comparative-ment à des quantités allant de 12 à 15 t/ha/an dans les biotopes équatoriaux.

Bien que la fertilité minérale et azotée des sols ne résultent pas



seulement de la nature et de l'abondance de l'humus, mais encore [DUCHAUFOR, 1956] de la profondeur et de la structure du sol, de la nature de la roche mère et de la nature de l'évolution pédobiologique, il n'en demeure pas moins que l'humus constitue, dans le cas des sols équatoriaux notamment un des facteurs principaux de la fertilité des sols.

Les propriétés physiques et chimiques du sol sont améliorées par la pédofaune, la microflore stimulée. Nous avons en effet montré que de grandes quantités de matière organique et de nombreux sols passent périodiquement par le tube digestif de certains groupes d'animaux de la pédofaune; c'est le cas des Termites, des Vers de terre, des Diplopodes notamment.

Les influences catalytiques résultant du passage des matières minérales et organiques à travers le tube digestif des animaux favorisent l'activité des microorganismes et stimulent la minéralisation subséquente des résidus organiques.

BERTHET [1964] écrit à ce propos : « C'est assurément par cette action catalytique de l'activité microbienne que les Oribatides exercent l'essentiel de leur action ».

Les animaux terricoles sont responsables de la formation et de l'accumulation de matériel à l'état colloïdal. Nous avons considéré à ce propos le rôle des Termites qui trient les particules de sols et ramènent en surface de grandes quantités de sols dont la granulométrie se caractérise par un pourcentage plus élevé des fractions fines. Les Lombrics procèdent à un tri semblable de telle sorte que les turricules renferment un pourcentage d'éléments fins beaucoup plus grand que les matériaux de départ. Les Microarthropodes réduisent la matière organique en particules de très petites dimensions accroissant de cette façon le taux de colloïdes organiques. NEF [1957] a montré que la surface d'une aiguille de Pin sylvestre passera de 180 mm<sup>2</sup> à 1,80 m<sup>2</sup>, soit une augmentation de 10 000, après avoir subi l'action des Oribates. De cette modification de texture, résultent de nombreux effets sur la capacité d'échange des sols, la structure et les activités microbiennes. Considérant l'efficacité des animaux dans la décomposition de la litière, DUNGER [1963] conclut : « Von größter Bedeutung sind die indirekten Leistungen der Bodentiere, die die Lebensbedingungen des Mikroorganismen beeinflussen. Hierbei sind das Einziehen von Blättern in den Boden, das Bedecken der Streu mit Erd- und Kottteilchen, das Vermischen von Blattsubstanz und Bodenteilchen, die Beeinflussung des pH-Wertes, die Veränderung der Luftzusammensetzung, die Verbesserung der Wasserführung und biochemische Prozesse maßgebend ».

Les animaux contribuent également par leur biomasse à l'augmentation de la teneur en matière organique du sol; nous avons cité plus haut des biomasses de 5 g/m<sup>2</sup> pour la microfaune subaquatique, de

12 g/m<sup>2</sup> pour les Termites, en sols équatoriaux, et de 60 g/m<sup>2</sup> pour les Oligochètes des humus mull tempérés froids.

Dans le cas où la roche mère est pauvre, la libération des bases est faible; tel est le cas des latosols de la Cuvette centrale congolaise; la fertilité des sols forestiers tient, dans ces conditions, aux colloïdes humiques qui résultent des actions biologiques se déroulant dans les horizons superficiels du profil et où la part de la pédofaune est, au stade de la dégradation de la matière organique, fondamentale; sans sa participation, la dégradation des débris organiques serait lente; il en résulterait une accumulation de matière organique au sol, une réduction de la stimulation de la microflore et, en conséquence, de la minéralisation. Ce dernier cas est celui de l'érablière à mor comparativement à l'érablière à moder ou à mull.

La fertilité des sols forestiers dépend essentiellement de la vitesse à laquelle les éléments biogènes sont rendus assimilables. Cette vitesse est plus grande par suite de l'importante participation des organismes animaux qui prennent une part considérable à la dissipation de l'énergie accumulée au sol. On peut dire que d'une façon générale, la productivité d'un sol n'est pas nécessairement la résultante des quantités d'éléments nutritifs présents dans le profil, mais de la vitesse de libération des éléments minéraux sous une forme adéquate; il y a donc lieu de distinguer, comme nous l'avons fait, entre la fertilité intrinsèque du sol résultant de la nature de sa roche mère notamment, et sa fertilité extrinsèque, essentiellement dépendante des processus biologiques. On peut dire, dans le dernier cas, que la fertilité du sol traduit le dynamisme des pédobiocénoses. On observe ainsi la part considérable prise par les animaux endogés dans la production primaire du milieu.

### *G. Lois de conservation biologique des sols tropicaux.*

#### **1. Conservation biologique du sol.**

« Le problème de la conservation biologique du sol revient donc à entretenir son équilibre minéralisation — synthèse organique, à l'améliorer dans les sols jeunes non encore parvenus à maturité, à le rétablir dans les sols vieillissants; c'est donc essentiellement le problème de l'humus » [POCHON et de BARJAC, 1958].

DOMMARGUES [1964] écrit de son côté : « l'action des facteurs perturbants naturels ou d'origine humaine surtout, peuvent entraîner un certain vieillissement du sol, qui apparaît presque toujours lié à une diminution de la teneur en humus, même s'il n'y a pas de baisse des rendements de culture, et un abaissement du rapport C/N du sol ».

Dans le problème de la conservation du sol, il y a deux aspects à considérer, d'une part le maintien du sol en tant que substrat, d'autre part son entretien biologique; dans le premier cas, il faut considérer la protection du sol vis-à-vis de toute forme d'érosion éolienne ou pluviale, par l'entretien du couvert, le reboisement, l'établissement de terrasses dans les terrains à topographie accidentée, de coupe-vents, etc. Si cet aspect est distinct de l'aspect biologique, il faut rappeler cependant que la teneur en humus d'un sol est un facteur important de résistance aux processus érosifs, par suite de ses effets sur la structure du sol qui accroît la capacité de rétention de l'eau et la stabilité des agrégats.

On pourrait synthétiser le second aspect en disant qu'il s'agit du maintien des conditions biophysiques du milieu permettant le fonctionnement des mécanismes de production du milieu. Par mécanismes de production du milieu, nous entendons l'ensemble de tous les processus cataboliques et anaboliques dont sont responsables les organismes de l'écosystème ou de la biocénose globale; dans le cas du sol, on considère ici l'ensemble des activités des décomposeurs de la pédobiocénose qui contribue à la productivité primaire de l'écosystème.

« Le problème de la conservation biologique est celui du maintien de la fertilité à longue échéance » [POCHON et de BARJAC, 1958].

Appliquant ces considérations aux conditions des écosystèmes tropicaux, caractérisés par une grande fragilité, dès que l'équilibre primitif est perturbé, et par des sols intrinsèquement pauvres, nous avons énoncé [MALDAGUE, 1960] deux lois de conservation biologique des sols tropicaux.

## **2. Première loi de conservation biologique des sols tropicaux.**

La conservation de la fertilité actuelle qui correspond au maintien du dynamisme artificiel que l'Homme a créé, implique l'utilisation de techniques culturales adéquates et l'apport au sol d'une source d'énergie. Le milieu étant privé de l'apport automatique et constant de matière organique, source d'énergie primaire des biocénoses endogées, il convient de recréer artificiellement ces apports. Il doit être possible de cette façon de franchir une série de stades valorisables.

Cette première loi met l'accent sur la *nécessité de maintenir une teneur en humus suffisante dans les sols tropicaux.*

Les engrais minéraux ne peuvent suffire, à eux seuls, à maintenir le taux de l'humus; l'abus des engrais azotés peut même entraîner la destruction progressive de celui-ci en accélérant la minéralisation.

On s'accorde généralement pour dire que les engrais organiques et les engrais verts sont indispensables dans la plupart des sols pour maintenir et à plus forte raison pour augmenter la teneur en humus; la valeur

de ces apports dépend du degré de compostage des fumiers naturels ou artificiels et de l'âge des plantes enfouies.

Outre leur intérêt dans le maintien du niveau humique et comme source d'énergie pour les pédobiocénoses, ils jouent un rôle dans la structure du sol et par là dans la résistance à l'érosion. L'association engrais minéraux-engrais organiques assure au mieux à la fois le niveau de rendement et la conservation biologique du sol.

Un simple paillis joue déjà un rôle considérable tant comme écran, amortissant l'amplitude des variations thermiques et empêchant l'insolation directe de la couche superficielle et son battage par les pluies, que par l'ensemble des conditions physiques et chimiques qu'il détermine et dont le résultat est la prolifération de la pédofaune et des microorganismes, amenant une humification et une minéralisation rapide des matériaux organiques favorisant l'exploitation de ces horizons devenus fertiles par la rhizosphère de la plante mise dans des conditions plus favorables.

#### *Stades valorisables.*

Le franchissement de ces étapes, en relation avec le dynamisme biologique du sol, est incompatible sans développement économique et social (éducation, instruction). L'évolution ne peut donc être que très progressive.

L'énumération générale qui suit n'a d'autre prétention que de concrétiser dans des applications la notion de stades valorisables qui, seule, permet le remplacement du dynamisme naturel, incompatible avec le développement économique du pays, par un dynamisme artificiel, conservateur du capital sol.

On peut concrétiser ces différentes étapes comme suit :

- Développement de paysannats.
- Introduction ou développement des cultures pluriannuelles (produits de grande valeur, protection du sol, microclimat forestier, rupture atténuée de l'équilibre naturel).
- Amélioration des techniques culturales pour les produits vivriers (augmentation de l'efficacité grâce à l'outillage, à l'utilisation d'engrais et de semences sélectionnées; réduction des défrichements).
- Politique d'économie de la matière organique (suppression de l'incinération, récupération des résidus des cultures et d'usinage, restitution de la matière organique au sol).
- Fabrication de compost artificiel.

On peut concevoir, en fonction de la restitution de matière organique au sol et de l'emploi d'engrais minéraux, une réduction de la durée de la jachère forestière et même son remplacement. L'intensification va de pair avec la réduction des défrichements forestiers. Une telle évolution requiert une planification judicieuse afin d'utiliser le sol en fonction

de sa vocation et des lois économiques. On est placé de cette façon dans les conditions d'un défrichement injustifié mais qui peut être pratiqué grâce à la mise en œuvre de moyens artificiels permettant de franchir une série de stades valorisables, sans nuire au capital sol.

### **3. Deuxième loi de conservation biologique des sols tropicaux.**

Il reste, dominant tout le problème, une seconde loi de conservation du sol à respecter, fondée sur la notion de fertilité à longue échéance. Celle-ci, indépendante, tout au moins directement, des interventions humaines, est en relation avec les principes de conservation de la Nature et implique le maintien de l'équilibre naturel sur la plus grande superficie possible.

Cette loi dérive directement de ce que nous appelons plus bas la *fonction de conservation de la forêt*.

La forêt par sa rhizosphère plus développée en profondeur est la plus apte à accumuler en surface les matières minérales nécessaires à la croissance des plantes. Les sols couverts par la forêt n'ont, dans beaucoup de cas, qu'une fertilité relativement réduite, due au couvert, et qui décline rapidement quand les effets de celui-ci disparaissent. DOMMERGUES [1963] insiste également sur l'enrichissement relatif très important des horizons superficiels du sol sous forêt tropicale; ceci a une conséquence sur la vulnérabilité plus grande de ces sols; en cas de défrichement, les agents érosifs affecteront d'abord les horizons superficiels où sont accumulés les éléments fertilisants.

A la suite de travaux de LAUDELOUT et MEYER [1954], GREENLAND et KOWAL [1960], AUBERT [1959], DOMMERGUES [1963] conclut : « Cette accumulation d'éléments minéraux en surface est suffisamment importante dans certains cas pour que la composition chimique du sol reflète avec fidélité la composition du matériel végétal retournant au sol... Tous ces résultats confirment le phénomène de concentration en surface des éléments extraits des horizons profonds par la végétation forestière ».

Ce phénomène de concentration résulte également de ce que la dégradation de la matière organique s'effectue grâce aux animaux terricoles dans la partie la plus superficielle du profil; comme nous l'avons indiqué plus haut, c'est dans la litière et juste en-dessous, dans une « pellicule », d'à peine 1 à 2 cm d'épaisseur, que se déroule l'activité de la pédofaune et la plus grande part de l'activité de la microflore; il n'est donc pas surprenant de trouver en surface une concentration d'éléments minéraux retenus par le complexe absorbant des colloïdes humiques. Ajoutons encore les processus de remontée de matière organique et d'éléments minéraux servant à la construction des nids épigés des Termites, nids qui sont périodiquement abandonnés et dont les éléments sont ramenés à la surface du sol sous l'action des pluies; rappelons, pour bien montrer l'importance d'un tel cycle que les sols des

termitières représentent, pour la forêt à *Brachystegia laurentii* de Yanguambi, un poids sec d'environ 18 t/ha; rappelons aussi que la teneur de ces sols de termitières en éléments fins est nettement plus grande (74 %) que celle des sols avoisinants (52 %) ou des sols à 50 cm de profondeur (17,3 %). Le rôle des Termites en forêt équatoriale est certainement majeur; leurs constructions immobilisent une grande quantité d'éléments qui sont soustraits, momentanément, du cycle des éléments biogènes. Comme nous l'avons explicité plus haut, on peut considérer que les sols équatoriaux, comme d'ailleurs les sols caractérisés par un humus de type mull, subissent un cycle qui les incorporent périodiquement dans les constructions des Termites ou des Oligochètes respectivement.

Le couvert forestier, compte tenu en outre de son rôle comme agent freinant des processus de latérisation, fournit les conditions permettant le déroulement des mécanismes de production du milieu. A ce titre, on peut attribuer à la forêt en général une véritable *fonction de conservation*. Celle-ci est d'autant plus importante à considérer, en régions équatoriales ou tropicales, par suite de la fragilité et de la vulnérabilité plus grande du milieu aux agents perturbateurs.

Il faut considérer avec le maximum de conscience et de réflexion l'importance que revêt, pour l'humanité future, *le maintien intégral de l'équilibre naturel sur la plus grande échelle possible*.

Dans le cadre de l'utilisation des ressources naturelles, il faut éviter de dépasser certaines limites dans la dégradation des équilibres, au-delà desquelles on risquerait d'atteindre un stade critique d'irréversibilité. On ne peut impunément laisser s'accroître l'écart entre l'état actuel du sol et les conditions qui doivent être les siennes pour devenir à nouveau un support de vie, capable d'engendrer de nouveaux cycles.

Si l'Homme, dans le cadre de l'Agriculture, doit, pour faire produire le sol et assurer sa subsistance, modifier les équilibres naturels, il doit en même temps concevoir que ce qui est réalisable, artificiellement, à force d'énergie, sur une petite échelle, pendant une très courte période de temps — pour éviter que l'équilibre artificiel qu'il a créé ne se dégrade irréversiblement — n'est pas concevable sur une grande échelle pendant une longue période.

Dès lors, pour assurer une fertilité à longue échéance, il faut se placer dans des conditions telles que l'automatisme des processus biologiques que nous avons examiné ne soit pas affecté, garantissant de cette façon la pérennité de la fertilité des sols.

## RÉSUMÉ

Le travail porte sur les aspects synécologique et fonctionnel de la faune du sol; on analyse, d'une part le rôle de la faune du sol en tant qu'indicateur sensible des conditions du milieu, d'autre part, les rôles des animaux terricoles dans le cycle de la matière, et plus précisément dans les processus de dégradation de la matière organique.

Les relations entre l'état du milieu et la pédofaune ont été analysées dans un grand nombre de biotopes de la région de Yangambi, au Congo (Kinshasa); les milieux considérés comprennent des forêts, des cultures améliorantes de graminées et de légumineuses, des peuplements artificiels aborescents et des biotopes très pauvres.

La faune, élément intégrateur, répond aux modifications survenant dans le milieu par des variations quantitatives et qualitatives; pour être en mesure d'apprécier adéquatement ces modifications, il faut disposer de milieux de référence; ceux-ci sont constitués par les biotopes forestiers, milieux qui ont subi le moins de perturbations. Au plus un biotope s'écarte des conditions optimales telles qu'elles se présentent sous couvert forestier, au plus l'appauvrissement de la faune s'accroît. Dans les milieux où la couverture naturelle a disparu et où le sol n'est quasi plus protégé, la mésofaune est extrêmement appauvrie.

Les analyses qualitatives révèlent une incontestable supériorité de la forêt primaire; la diversité de la mésofaune, maximale dans les biotopes forestiers, diminue en fonction de la rupture de l'équilibre naturel; les équilibres subséquents restent, sur le plan qualitatif, à un niveau inférieur. Ceci a été montré par l'analyse de la répartition de différentes familles et genres d'Oribates dans les divers biotopes. On observe une distribution beaucoup plus équilibrée des divers groupes dans les biotopes forestiers.

Les analyses quantitatives et qualitatives effectuées ont permis de confirmer les deux lois biocénotiques fondamentales de THIENEMANN.

Les aspects fonctionnels de certains groupes d'animaux du sol sont envisagés ensuite. On a mis en évidence la part considérable qui revient à la macrofaune dans le déroulement du cycle de la matière et notamment dans la dégradation des résidus organiques. Cette fonction de la

macrofaune a été analysée dans deux cas très contrastés et représentatifs de vastes zones biosphériques : les forêts équatoriales d'une part, les humus des forêts tempérées froides d'autre part; les rôles des Termites et des Vers de terre ont été respectivement étudiés et comparés. Il y a dans chaque cas, réduction mécanique des résidus végétaux, absorption de matière minérale et organique et malaxage subséquent, incorporation de matière organique au sol, et construction, grâce au fuissement, d'un réseau de galeries dont les parois sont cimentées. Les petits tumuli des Vers ne sont pas sans analogie, toutes proportions gardées, avec les constructions des humivores forestiers.

Le principal groupe animal impliqué dans la dégradation de la matière organique dans le cas des forêts équatoriales est sans conteste constitué par les Isoptères. Les études que nous leur avons consacrées sont de deux types : étude de la densité et de la répartition des populations de Termites dans la forêt équatoriale d'une part, étude des sols et matériaux de termitières de forêts et de savanes d'autre part. Ces données permettent de préciser le rôle agrologique des Termites dans les écosystèmes intertropicaux. Les Termites constituent un facteur primordial de l'équilibre des sols forestiers équatoriaux. On peut considérer que les sols forestiers équatoriaux subissent un cycle qui les incorpore périodiquement dans les constructions de Termites, ce qui se traduit en fait, dans le cas des humivores forestiers, par un enrichissement en C et en N, et, dans celui des Macrotermitinae de savanes, par un enrichissement très considérable en éléments fins.

Les Lombricides ont été étudiés dans la région de Québec où nous avons suivi la dynamique de la dégradation de la matière organique dans des érablières caractérisées par différents types d'horizons humiques. La densité, la biomasse et le métabolisme respiratoire ont été déterminés.

Ceci nous conduit à considérer la dynamique comparée de la matière organique en forêt équatoriale congolaise, ainsi que dans les différents types d'humus de forêts feuillues de la zone tempérée froide du Québec. La dynamique de la matière organique a été étudiée pendant trois ans, dans chacune des érablières, (a) en suivant l'évolution du poids de disques de feuilles, enfermés dans des contenants de plastique et placés, sur le terrain, dans l'horizon  $A_{00}$ , (b) en mesurant la quantité de matière organique retournée annuellement au sol, (c) en déterminant le poids de matière organique accumulée dans les différents horizons supérieurs du sol, et (d) en déterminant, à l'aide de la bombe calorimétrique, la chaleur de combustion de la matière organique des divers horizons organiques du sol.

Il n'y a, dans les érablières à mull, comme en forêt équatoriale, aucune persistance de litière au sol. Dans les humus équatoriaux, apport et décomposition se poursuivent tout au long de l'année, assez régulièrement; dans les humus de type mull et moder, l'apport, comme la décom-



position, se font par à-coups, au rythme des saisons, particulièrement marquées dans le cas des érablières de la région de Québec, par suite de la rigueur du macroclimat.

Si l'on résume l'intervention de la macrofaune, on observe ce qui suit : (a) dans l'humus mor, la mésofaune réduite, peu diversifiée et freinée par les conditions climatiques agit seule; il en résulte un turnover très faible et une accumulation de matière organique peu décomposée; (b) dans l'humus moder, la mésofaune est relativement beaucoup plus importante et plus diversifiée, le microclimat est plus favorable; la macrofaune intervient également dans ce biotope; le dynamisme biologique étant plus intense, il en résulte que l'accumulation de matière organique est beaucoup moins importante; (c) dans l'humus mull, le facteur dominant est la macrofaune et plus précisément les Lombricides; un des faits qui caractérisent ce type d'humus est l'absence de litière au début de la chute de feuilles automnales. Quant à la forêt équatoriale, elle possède un dynamisme beaucoup plus important encore que celui qui caractérise l'humus mull étudié; la mésofaune et la macrofaune y conjugent leur activité pour dégrader une quantité de matière organique beaucoup plus importante.

On peut exprimer le dynamisme de la biocénose par le rapport  $E_i/t$ , où  $E_i$  représente la quantité initiale d'énergie mise annuellement à la disposition de la pédobiocénose, et  $t$ , le temps nécessaire à la disparition de la litière. On obtient les valeurs suivantes de  $E_i/t$  en kcal/m<sup>2</sup>/an; mor : 56; moder : 260; mull : 1 117; forêt équatoriale: 5 662. Pour l'efficacité, c'est-à-dire le rapport entre l'énergie dérivée et l'énergie introduite, on obtient respectivement 4,36 % (mor), 25,00 % (moder), 100,00 % (mull et forêt équatoriale).

La vitesse du cycle de la matière est d'autant plus grande, comme on le démontre dans le cas des Termites et des Vers de terre, que des animaux y participent; plus un milieu est biologiquement actif (population nombreuse et diversifiée, biomasse élevée, métabolisme respiratoire et flux d'énergie dérivé importants), plus la circulation de la matière et la dissipation de l'énergie y sont grandes et plus la fertilité y est élevée. Une quatrième loi de biocénotique est proposée à ce sujet.

Différentes notions de fertilité des sols sont considérées, à savoir la fertilité naturelle et la fertilité artificielle, considérées dans le contexte de la mise en valeur agricole des sols de la Cuvette centrale congolaise. Les deux lois de conservation biologiques des sols tropicaux, énoncées par l'auteur en 1961, sont reprises; l'une vise la nécessité du maintien intégral de l'équilibre naturel sur la plus grande échelle possible, l'autre met en évidence la nécessité de l'apport au sol d'une source d'énergie (matière organique).

Le lien entre la fertilité naturelle des sols forestiers et les activités des organismes animaux a été mis clairement en évidence; la pédobiocénose constitue un transformateur plus ou moins efficace, suivant notamment

les conditions macroclimatiques, et son efficacité est directement fonction de l'intervention des organismes animaux. Cette efficacité sera maximale lorsque la dominance sera assurée, dans l'écosystème endogé, par des organismes de la macrofaune.

## SUMMARY

The study is concerned with synecological and functional aspects of soil fauna; the first section analyses the role of soil faunas as sensitive indicators of environmental conditions and the second, the role of terricolous animals in the carbon cycle, more precisely in the processes of organic matter degradation.

The relationships between environmental conditions and soil faunas were analysed in many biotopes of the Yangambi region in Congo (Kinshasa) including forests, areas under improvement cultivation with graminaceous and leguminous species, artificial tree populations and unproductive biotopes.

The soil fauna, the integrating element, varies quantitatively and qualitatively with environmental modification. An adequate appreciation of these changes requires reference environments, these being the forest biotopes which are the least disturbed. The more a biotope differs from the optimum microclimatic and biotic conditions found under forest cover, the more impoverished the soil fauna. In environments where natural cover has disappeared or where the soil is almost unprotected, the mesofauna is extremely impoverished.

Qualitative analyses reveal the unquestionable superiority of the original forest. Mesofaunal diversity is maximum in forest biotopes and decreases with disturbance of natural equilibria. Subsequent equilibria are quantitatively inferior as shown by the analysis of Oribatid Mites in various biotopes. The best-balanced distributions of the various groups were found in forest biotopes.

The quantitative and qualitative analyses carried out confirmed Thienemann's two fundamental biocenotic laws.

In the second section, functional aspects of certain groups of soil animals were investigated. The study illustrated the importance of macrofauna in the carbon cycle, particularly in the degradation of organic residues. This function of macrofauna was analysed in two very

different situations representative of vast life zones: equatorial forest and cool-temperate forest where the roles of termites and earthworms respectively were studied and compared. There is, in each case, mechanical reduction of plant residues, uptake and subsequent mixing of mineral and organic matter, incorporation of organic matter into the soil and the construction, by tunnelling, of networks of galleries with cemented walls. The small mounds made by earthworms are somewhat analogous, in spite of differing proportions, to the structures made by tropical forest humivores Termites.

The principal animal group involved in organic matter degradation in equatorial forests is unquestionably the *Isoptera* on which two types of studies were carried out: of the densities and distributions of termite populations in equatorial forest and of the soils and materials of termite mounds in forest and savanna. These data permit precise description of the soil-cultivating activity of termites in tropical ecosystems. Termites are a major factor of equilibrium in equatorial forest soils which may be considered subject to a cycle of periodic incorporation in termite mounds.

This results, in the case of forest humivores, in enrichment in C and N and, in that of the *Macrotermitinae* of savannas, in an important enrichment in fine-textured material.

The *Lumbricidae* were studied in the Quebec region where the dynamics of organic matter degradation were investigated in maple communities characterized by different types of humus. Density, biomass and respiratory metabolism were determined.

This led to a comparison of organic matter dynamics in Congolese equatorial forest and in various types of humus under hardwood forest in the cool-temperate zone of Quebec. Organic matter dynamics were studied for three years in each maple community: *a*) by following weight decrease of leaf disks enclosed in plastic containers placed in the  $A_{00}$  horizon in the field, *b*) by measuring the quantity of organic matter deposited on the soil annually, *c*) in determining the weight of organic matter accumulated in the different upper horizons of the soil and *d*) in determining, by bomb calorimetry, the heat of combustion of organic matter in various organic horizons of the soil.

In maple communities with mull horizons, as in equatorial forests, litter does not persist on the soil surface. In equatorial humus, litter-fall and decomposition are fairly constant throughout the year; in mull and moder humus, litter-fall and decomposition are seasonal, particularly in the maple communities of Quebec due to the rigorous macroclimate.

Returning to the effects of macrofauna, the following was observed: *a*) in mor humus, a reduced mesofauna, only slightly diversified and restrained by climatic conditions, acts alone, resulting in very slow turnover and an accumulation of slightly decomposed organic matter; *b*) in moder humus, the mesofauna is relatively much more important and more diversified and the microclimate is more favorable: a macro-

fauna is also active in this biotope; the result of this more intense biological activity is much less accumulations of organic matter; c) in mull humus, the dominant factor is the macrofauna, more precisely the *Lumbricidae*; one of the chief characteristics of this humus type is the absence of litter at the beginning of autumn leaf-fall. As for the equatorial forest, its dynamics are much more rapid than those of the mull humus studied. Mesofauna and microfauna are both active in degrading much larger quantities of organic matter.

Biocenotic dynamism can be expressed as the ratio  $E_i/t$  where  $E_i$  is the initial quantity of energy introduced into the pedobiocenose and  $t$ , the time necessary for the disappearance of litter. The following values of  $E_i/t$  (kcal/m<sup>2</sup>/yr) were obtained: mor, 56; moder, 260; mull, 1 117; equatorial forest, 5662. The efficiencies (ratios of derived to introduced energy) were 4.36 % (mor), 25.00 % (moder) and 100 % (mull and equatorial forest).

Turnover rates in the carbon cycle are largely dependent on participating soil animals as shown for termites and earthworms. The greater the biological activity (dense and diversified populations, high biomass, high rates of respiratory metabolism and derived energy flux) in a given environment, the greater the rates of carbon turnover and energy dissipation and the greater the fertility. A fourth biocenotic law is proposed to this effect.

Different concepts of soil fertility, both natural and artificial, are considered in the context of agricultural exploitation of the soils of the Central Congo Basin. The two laws of biological conservation of tropical soils formulated by the author in 1961 are reiterated: one indicates the need for overall preservation of natural equilibria on the largest possible scale and the other expresses the requirement for an input of energy source (organic matter) to the soil.

The relationships between natural fertility of forest soils and the activities of soil animals were clearly illustrated. The pedobiocenose is a more-or-less efficient converter, largely dependant on macroclimatic conditions, whose efficiency is directly related to the activity of soil animals. Efficiency will be maximum when the soil ecosystem is dominated by macrofauna.



## BIBLIOGRAPHIE

1943. ADAMSON, A.M., Termites and the fertility of soils, *Trop. Agric.*, Trinidad, XX, 6, p. 107-112.
1926. ALLEE, W.C., Measurements of environmental factors in the tropical rain forest of Panama, *Ecology*, VIII, 3, p. 273-302.
1934. ALLEE, W.C., Concerning the organization of marine coastal communities, *Ecol. Monogr.*, V, 4, p. 541-554.
1950. ALLEE, W.C., PARK, O., EMERSON, A.E., PARK, T. et SCHMIDT, K.P., Principles of animal ecology. Saunders C<sup>o</sup>, Philadelphie et Londres, 837 pp.
1961. ALVARADO, R. y SELGA, D., La fauna del suelo y su interes agronomico y forestal, *Revista Univ. Madrid*, X, 38-39, p. 451-500.
1959. AMIOT, L.-P., Inflammabilité et pouvoir thermique de la matière organique de certains types forestiers, Fonds Rech. For. Univ. Laval, Contrib. 3, 24 pp.
1959. AUBERT, G., Influence des divers types de végétation sur les caractères d'évolution des sols en régions équatoriales et sub-équatoriales ainsi que de leurs bordures tropicales semi-humides. Sols et végétation des régions tropicales. Colloque d'Abidjan, UNESCO.
1949. AUBREVILLE, A., Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale, Soc. Éd. Géogr., Mar. et Col., Paris, 351 pp.
1963. BACHELIER, G., La vie animale dans les sols. O.R.S.T.O.M., Paris, 279 pp.
1958. BALOGH, J., Lebensgemeinschaften der Landtiere, Berlin, 500 pp.
1953. BARTHOLOMEW, W.V., MEYER, J. et LAUDELOUT, H., Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in the Yangambi (Belgian Congo) region. Publ. I.N.É.A.C., Série scient., N<sup>o</sup> 57.
1962. BATES, M., La biologie pour le futur citoyen et pour le futur biologiste. Coll. Intern. de l'O.C.D.E. Réforme de l'Enseignement de la biologie. O.C.D.E., p. 45-51.
1941. BEIRNAERT, A., La technique culturale sous l'Équateur, Publ. I.N.É.A.C., Sér. techn., N<sup>o</sup> 26.
1962. BELTRAN, E., Use and conservation : two conflicting principles, First World Conf. on National Parks, U.S.D.I., p. 35-43.
1945. BERNARD, É., Le climat écologique de la Cuvette centrale congolaise. Publ. I.N.É.A.C., Coll. in-4<sup>o</sup>, 240 pp.
1960. BERNIER, B., Observations sur le métabolisme respiratoire de quelques humus forestiers, Fonds Rech. For. Univ. Laval., Contrib. 5, 44 pp.
1963. BERTHET, P., Mesure de la consommation d'oxygène des Oribatides (Acariens) de la litière des forêts, in *Soil Organisms*, Éd. DOEKSEN, J. et VAN DER DRIFT, J., North-Holland Publishing Company, p. 18-31.

1964. BERTHET, P., L'activité des Oribatides (Acari : *Oribatei*) d'une Chênaie, Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique, Mém. n° 152, 152 pp.
- 1964b. BERTHET, P.L., Field study of the mobility of *Oribatei* (Acari), using radioactive tagging, *Jl Anim. Ecol.* XXXIII, 443-449.
1956. BICZÖK, F., Contributions to the Protozoa of the rhizosphere of wheat, *Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae*, II, p. 115-47.
1960. BLANCHARD, R., Le Canada français, Province de Québec. Étude géographique. Paris, Fayard, 314 pp.
1930. BORNEBUSCH, C.H., The fauna of the forest soil, *Forstl. Forsögsv. Danmark*, 11, p. 1-224.
1962. BOULLARD, B. et MOREAU, R., Sol, microflore et végétation. Équilibres biochimiques et concurrence biologique. Masson et Cie, Paris, 172 pp.
1956. BOYER, PH., Étude pédologique de la répartition et du dosage des bases totales dans les matériaux de la termitière de *Bellicositermes natalensis* Hav., *C.R. Acad. Sci.*, CCXLII, 6, p. 801-803.
1963. BURGESS, A., Discussion, in C.A. EDWARDS et G.W. HEATH.
1965. BYZOVA, J.B., Comparative rate of respiration in some Earthworms (*Lumbricidae*, *Oligochaeta*), *Rev. Ecol. Biol. Sol*, II, 2, p. 207-216.
- 1947-1948. CALKINS, H., La meilleure utilisation de la terre, *Bull. Europ. FAO*, 3.
1951. CHAUVIN, R., Méthodes de mesures physiques et méthodes de prélèvement en écologie entomologique, *Année biol.*, 3<sup>e</sup> sér., XXVII, 4, p. 313-323.
1959. CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L., Microclimate, diurnal rhythms and the conquest of the land by Arthropods, I.J.B.B., III, part III, section B.
1937. COATON, W.G.H., The harvester termite. The biology, economic importance and control, *Farming South Afr.*, 4 pp.
1915. COBB, N.A., Nematodes and their relationships, U.S. Depart. Agric., Yearbook 1914, p. 456-490.
1933. COHEN, W.E., An analysis of termite (*Eutermes exitiosus*) mound material, *Jl Counc. Sci. Ind. Res.*, 6, p. 166-169.
1961. CRAGG, J.B., Some aspects of the ecology of moorland animals, *Jl Anim. Ecol.*, XXX, p. 205-234.
1966. CROWE, E., The need for landscape planning. 10th Techn. Meeting. IUCN, II/1.A.1.
1924. CROZIER, W.J., On the critical thermal increment for the locomotion of a Diplopod, *Jl Gen. Physiology*, VII, 1, p. 123-136.
1959. CULOT, J.PH. et MEYER, J.A., Possibilités de cultures vivrières continues en conditions équatoriales. C.R. 3<sup>e</sup> Conf. Interafr. des sols, Dalaba, CCTA, publ. n° 50, II, p. 831-840.
1946. DANSEREAU, P., L'Érablière laurentienne. II : Les successions et leurs indicateurs. Contr. Inst. Bot. Univ. Montréal, n° 60.
1881. DARWIN, CH., The formation of vegetable mould through the action of worms. Londres.
1951. DE BACKER, S., Techniques d'étude des microclimats en écologie terrestre, *Année biol.*, 3<sup>e</sup> sér., XXVII, 4, p. 297-308.
1958. DEBAUCHE, H.R., Problèmes de biocénotique. *Rev. Quest. scient.*, 5<sup>e</sup> série, XIX, p. 58-89.
1955. DE HEINZELIN, J., Observations sur la genèse des nappes de gravats dans les sols tropicaux. Publ. I.N.É.A.C., Sér. scient., n° 64, 37 pp.

- 1951a. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. Hermann et Cie, Paris, 360 pp.
- 1951b. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., Les dépendances du sol et les sols suspendus. Considérations sur les facteurs historiques en biocénétique, *Année biol.*, 3<sup>e</sup> sér., XXVII, 4, p. 267-79
- 1951c. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., Sur l'importance de la Microfaune du sol en Agrobiologie. Trans. IXth Int. Congr. Etom., Amsterdam, p. 661-665.
1952. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. et PAULIAN, R., Faune des nids et des terriers en Basse Côte-d'Ivoire. *Encycl. biogéogr. écolog.*, VIII, 116 pp.
1952. DE LEENHEER, L., D'HOORE, J. et Sys, C., Cartographie et caractérisation pédologique de la catena de Yangambi. Publ. I.N.É.A.C., Sér. scient., n° 55, 62 pp.
1952. DEMOLON, A., Principes d'agronomie. I. Dynamique du sol. Dunod, Paris, 520 pp.
1963. DOBBS, C.G., Factors in soil mycostasis. Recent Progress in Microbiology, VIII, Univ. Toronto Press, p. 216-220.
1963. DOEKSEN, et VAN DER DRIFT, J. J., Soil organisms. Proceed. of the Colloquium on soil fauna, soil microflora and their relationships. Oosterbeek. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 453 pp.
1963. DOMMERMUES, Y., Les cycles biogéochimiques des éléments minéraux dans les formations tropicales, *Bois et Forêts Tropiques*, 87, p. 9-25.
1964. DOMMERMUES, Y., Les grands problèmes biologiques des sols tropicaux. Notes de Cours de Microbiologie, Institut Pasteur.
1952. DUDICH, E., BALOGH, J. et LOKSA, I., Produktions biologische Untersuchungen über die Arthropoden des Walböden, *Acta Biol. Acad. Sci. Hungaricae*, 3/3, p. 295-317.
1963. DUNGER, W., Leistungsspezifität bei Streuzersettern. In Soil Organisms, Éd. DOEKSEN, J. et VAN DER DRIFT, J., North-Holland Publishing Company, Amsterdam, p. 92-102.
1959. DUPRIEZ, G., Observations d'écoclimatologie à Yangambi, 1959 (inédit).
1963. EDWARDS, C.A. et HEATH, G.W., The role of soil animals in breakdown of leaf material. In Soil organisms, Éd. DOEKSEN, J. et VAN DER DRIFT, J., Amsterdam, p. 76-84.
1927. ELTON, C., Animal ecology. Sedgwick, New-York et Londres, 207 pp.
1961. ENGELMAN, M.D., The role of soil arthropods in the energetics of an old field community, *Ecol. Monographs*, XXXI, 3, p. 221-238.
1956. ERHART, H., La genèse des sols en tant que phénomène géologique. Masson et Cie, Paris, 90 pp.
1957. EHWARD, E., Über den Nährstoffkreislauf des Waldes. Sitz. ber. Deutsche Akad. Landw. Berlin, 6, p. 1-56.
1951. FOGG, G.E., The mechanism of photosynthesis, *New biology*, II, p. 27-49.
1966. FRANCOEUR, A., La faune myrmécologique de l'Érablière à sucre (*Aceretum saccharophori*, DANSEREAU) de la région de Québec, *Natural. Canadien*, XCIII, p. 443-472.
1966. FRANCOEUR, A. et MALDAGUE, M., Classification des micromilieus de nidification des Fourmis, *Natural. Canadien*, XCIII, 5, p. 473-478.
1949. FRANZ, H., Biological soil research in relation to Soil Conservation. U.N. scient. Conf. on the Conser. and Utiliz. of Resources (preprint).
1950. FRANZ, H., Bodenzöologie als Grundlage der Bodenpflege. Akademie Verlag, Berlin, 316 pp.
1951. FRANZ, H., État de nos connaissances sur la microfaune du sol, *Année biol.*, 3<sup>e</sup> série, XXVII, 4, p. 241-52.



1951. FRANZ, H., Über die Bedeutung terricoler Kleintiere für den Stickstoff- und Humusaushalt des Bodens. *Z. Pflanzenernährung Düng., Bodenkunde*, LV, p. 44.
1953. FRANZ, H., Dauer und Wandel der Lebensgemeinschaften. *Schr. Ver. Verbr. naturw. Kenntn. Wien, Ber. 93. Vereinsjahr*, p. 27-45.
1954. FRANZ, H., Sur l'importance de l'équilibre des biocénoses terricoles pour la fertilité des sols. C.R. V<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol, Léopoldville, 16-21 août 1954, III, p. 126-131.
1956. FRANZ, H., Die Leistungen der Bodenorganismen für die Bodenfruchtbarkeit, *Studium Generale*, IX, 1, p. 24-31.
1966. FRANZ, H., Discussion in MALDAGUE, 1967.
1964. FRASER DARLING, F., Conservation and Ecological Theory, *Jl Ecol.* 52 (Suppl.), p. 39-45.
1915. FULLER, C., Observations on some african Termites, *Ann. Natal. Mus.*, 3, p. 329-504.
1958. FURON, R., Causes de la répartition des êtres vivants. Masson et Cie, Paris, 166 pp.
1951. GAUSSEN, H., Le dynamisme des biocénoses végétales, *Année biol.*, 3<sup>e</sup> série, XXVII, 2, p. 89-102.
1927. GEIGER, R., Das Klima der bodennahen Luftschicht. Vieweg, Braunschweig. In DE BACKER, 1951.
1956. GERMAIN, R., et ÉVRARD, C. Étude écologique et phytosociologique de la forêt à *Brachystegia laurentii*, Publ. I.N.É.A.C., Sér. scient., n<sup>o</sup> 67, 105 pp.
1942. GESLIN, M.H., Observations sur l'année climatique 1941 dans ses rapports avec la production agricole, Acad. Agric. France, Séance du 4 fév. 1942.
1956. GHILAROV, M.S., Soil as the environment of the Invertebrate transition from the aquatic to the terrestrial life, C.R. 6<sup>e</sup> Cong. Int. Sci. Sol, Paris, 29-août-8 sept. 1956, C, p. 307-13.
1956. GHILAROV, M.S., Significance of the soil fauna studies for the soil diagnostics, C.R. 6<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol, Paris, III, 23, p. 139-144.
1960. GHILAROV, Soil invertebrates as a factor of soil fertility, 1960. In GHILAROV, 1963.
1963. GHILAROV, M.S., On the interrelations between soil dwelling invertebrates and soil microorganisms. In Soil organisms, Éd. J. Doeksen et J. van der Drift, North-Holland Publ. Comp., Amsterdam, 225-259.
1964. GOLLEY, F.B. et GENTRY, J.B. Bioenergetics of the southern harvester ant, *Pogonomyrmex badius*, *Ecology*, XLV, 2, p. 217-225.
1965. GOODLAND, R.J.A., On termitaria in a savanna ecosystem. *Canad. Jl Zoology*, XLIII, p. 641-650.
1956. GRANDTNER, M.M., La végétation forestière du Québec méridional. Les Presses de l'Univ. Laval, Québec, 216 pp.
1944. GRASSÉ, P.-P., Recherches sur la biologie des Termites champignonnistes (*Macrotermitinae*), *Ann. Sci. nat. Zool.*, II<sup>e</sup> Série, VI, p. 96-711.
1949. GRASSÉ, P.-P., Ordre des Isoptères ou Termites. *Traité de Zoologie*, t. IX, p. 408-544.
1950. GRASSÉ, P.-P., Termites et sols tropicaux, *Rev. Int. Bot. appl. Agric. trop.*, XXX, p. 549-54.
1951. GRASSÉ, P.-P., Biocénotique et phénomène social, *Année biol.*, 3<sup>e</sup> sér. XXVII, 2, p. 153-60.
1941. GRASSÉ, P.-P. et JOLY, P., La teneur en matière organique de quelques terres de termitières, *Bull. Soc. Zool. Fr.* LXVI, p. 57-62.

1951. GRASSÉ, P.-P. et NOIROT, C., Nouvelles recherches sur la Biologie de divers Termites champignonnistes, *Ann. Sci. Nat.*, Paris, XIII, p. 291-342.
1960. GREENLAND, D.J. et KOWAL, J.L.M., Reserve nutritive de la forêt tropicale humide du Ghana, *Plant and Soil*, XII, 2, p. 154-174.
1938. GRIFFITH, G., A note on termite hills, *East Afr. Agric. Jl*, 4, p. 70.
1949. GUILLOTEAU, J., Enquête sur la dégradation des sols en Afrique occidentale française et au Cameroun. C.R. Conf. afr. Sols, Goma (Kivu), Congo belge, 8-16 novembre 1948, *Bull. agric. Congo belge*, XL, 2, p. 1193-242.
1949. GUILLOTEAU, J., Le problème des feux de brousse et des brûlis dans la mise en valeur et la conservation des sols en Afrique au Sud du Sahara, *Sols africains*, IV, 2, p. 64-102.
1966. HACKETT, B., Ecological principles and landscape planning. 10th Techn. Meeting, IUCN, II, 2.C.
1949. HARRIS, W.V., Some aspects of the Termite problem, *East Afr. Agric. Jl*, XIV, p. 151-155.
1967. HEALEY, I.N., The population metabolism of *Onychiurus procampatus* GISIN (Collembola), in *Progress in Soil Biology*. Éd. O. Graff et J.E. Satchell. North-Holland Publ. Comp., Amsterdam, p. 127-137.
1964. HEATH, G.W., EDWARDS, C.A. et ARNOLD, M.K., Some methods for assessing the activity of Soil Animals in the breakdown of leaves, *Pedobiologia*, IV, p. 80-87.
1922. HEGH, E., Les Termites. Bruxelles, 756 pp.
1955. HESSE, P.R., A chemical and physical study of the soils of Termite mounds in East Africa, *Jl Ecol.*, XLIII, 2, p. 449-461.
1951. HINSHELWOOD, C., Decline and death of bacterial populations, *Nature*, London, CLXVII, p. 666.
1963. HOFFMANN, E., The origin and importance of enzymes in soil. Recent Progress in Microbiology, VIII, Univ. of Toronto Press, p. 216-220.
1966. HOWARD, P.J.A., A method for studying the respiration and decomposition of litter, in *Progress in Soil Biology*, Éd. O. Graff et J.E. Satchell, North-Holland Publ. Comp., Amsterdam, p. 464-472.
1933. HOLDAWAY, F.G., The composition of different regions of mounds of *Eutermes exitiosus* HILL, *Jl Counc. Sci. Industr. Res.*, 6, p. 160-165.
1938. HUNGATE, R.E., Studies on the nutrition of *Zootermopsis*. II. The relative importance of the termite and the protozoa in wood digestion, *Ecology*, XIX, 1.
1953. JACKS, G.V., Organic weathering, *Soils and Fertil.*, XVI, 3, p. 165-7.
1954. JACKS, G.V., Soil, Philos. library, N.Y., 221 pp.
1940. JACOT, A.P., The fauna of the soil, *Quart. Rev. Biol.*, XV, p. 28-58.
1949. JEANNEL, R., Les Insectes. Classification et phylogénie. Les Insectes fossiles. Evolution et Géonémie, in GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, t. IX, p. 1-110.
1960. JEANSON-LUUSINANG, C., *C.R. Séances Acad. Sci.*, CCL, p. 3500.
1961. JEANSON-LUUSINANG, C., Sur une méthode d'étude du comportement de la faune du sol et de sa contribution à la pédogenèse. *C.R. Séances Acad. Sci.*, CCLIII, p. 2571-2573.
1941. JENNY, H., Factors of soil formation. A system of quantitative pedology. McGraw-Hill Book Co., N.Y., Lond., 281 pp.
1949. JENNY, H., GESSEL, S.P. et BINGHAM, F.T., Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions, *Soil Sci.*, LXVIII, 6, p. 419-32.

1940. JOACHIM, A.W.R. et KANDIAH, S., A comparison of soils from Termite mounds and adjacent land, *Trop. agrst.*, 95, p. 333-339.
1951. JOVET, P., Causalité en biocénologie végétale, *Année biol.*, 3<sup>e</sup> sér., XXVII, 4, p. 281-6.
1954. JURION, F., La culture indigène et l'expérimentation culturale, *Bull. agr. Congo belge.*, XXXII, 4, p. 688-713.
1954. JURION, F., La science du sol et l'évolution de l'agriculture sous les Tropiques. C.R. 5<sup>e</sup> Congr. Int. Sc. Sol, Léopoldville, Congo Belge, I, p. 62-76.
1941. KALSHOVEN, L.G.E., Invloed van de locale macroscopische fauna, en met name van de termieten, op de vruchtbaarheid van de bodem. *Tectona*, XXXIV, p. 568-582.
1955. KEVAN, (Mc), E.D.K., Soil Zoology. Proc. Univ. Nottingham. Butterworth, London.
1952. KOEPF, H., Laufende Messung der Bodenatmung im Freiland, *Landw. Forschung*, 4, 186.
1955. KUBIENA, W.L., Animal activity in soils as a decisive factor in establishment of humus forms. *In* Soil Zoology, Éd. Butterworth, Lond., p. 73-82.
1950. KÜHNELT, W., Bodenbiologie. Verlag Herold, Vienne, 368 pp.
1951. KÜHNELT, W., Sur la structure des associations biotiques terrestres, *Année biol.*, 3<sup>e</sup> sér., XXVII, 2, p. 117-27.
1947. KUPKA, E. et SCHAEFFENBERG, B., Untersuchungen über die Köhlensäureresistenz und den Sauerstoffverbrauch bei einiger Bodentieren. *Österreich. zool. Z.*, I, 3-4, p. 345-63.
1960. KURCHEVA, G.F., [The role of invertebrates in the decomposition of oak litter.], *Pedology*, Leningr., IV, p. 16-23.
1962. LAPLANTE, L., Étude pédologique du comté de Lévis, Min. Agr. et Col., Québec, Division des sols, 86 pp.
1949. LAUDELOUT, H., Quelques caractéristiques microbiologiques du sol des îles du fleuve Congo, C.R. Conf. afr. Sols, Goma (Kivu), *Bull. agr. Congo belge*, XL, I, p.439-450.
1949. LAUDELOUT, H., D'HOORE, J., et FRIPIAT, J.J., Influence des microorganismes sur certaines propriétés physico-chimiques des sols de Yangambi. C.R. Conf. afr. Sols Goma (Kivu) Congo, *Bull. agric. Congo belge*, XL, 1, p. 339-54.
1954. LAUDELOUT, H., GERMAIN, R. et KESLER, W., Premiers résultats sur la dynamique chimique des jachères herbacées et des pâtures à Yangambi. C.R. V<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol., Léopoldville, II, p. 312-21.
1951. LAUDELOUT, H. et MEYER, J., Temperature characteristics of the microflora of Central African soils, *Nature*, CLXVIII, p. 791-792.
1954. LAUDELOUT, H. et MEYER, J., Les cycles d'éléments minéraux et de matière organique en forêt équatoriale congolaise. C.R. V<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol, Léopoldville, II, p. 267-72.
1960. LAUDELOUT, H., MEYER, J. et PEETERS, A., Les relations quantitatives entre la teneur en matière organique du sol et le climat. *Agricultura*, 2<sup>e</sup> sér., VIII, 1, p. 103-140.
1963. LAVERACK, M.S., The physiology of Earthworms. Intern. Series monographs on pure and applied biology, Zoology, Pergamon Press, vol. 15.
1953. LAWRENCE, R.F., The biology of the cryptic fauna of forests. Balkema, A.A., Cape-Town et Amsterdam, 408 pp.
1933. LEBRUN, J., Les forêts congolaises et les méthodes culturales des indigènes, *Journ. Agr. Colon.*, p. 326.

1955. LEBRUN, J., L'écologie végétale. Ses concepts et ses méthodes, *Rev. Quest. scient.*, 5<sup>e</sup> sér., XVI, p. 322-51.
1954. LEBRUN, J. et GILBERT, G., Une classification écologique des forêts du Congo. Publ. I.N.É.A.C., Sér. scient., n° 63, 90 pp.
1964. LEBRUN, PH., Note sur les migrations des Oribatides (Acari) de petite taille, *Bull. Annales Soc. Roy. Entom. Belgique*, C, 5, p. 69-77.
1964. LEBRUN, PH., Quelques aspects de la phénologie des populations d'Oribatides (Acari : *Oribatei*) dans le sol forestier en Moyenne-Belgique. *Acad. Roy. Belgique. Bull. Classe Sciences*, 5<sup>e</sup> Série, L, p. 370-392.
1941. LINDEMAN, R.L., Seasonal food-cycle dynamics in a senescent lake, *Amer. Midland Naturalist*, XXVI, 3, p. 636-73.
1942. LINDEMAN, R.L., The trophic-dynamic aspect of ecology, *Ecology*, XXIII, 4, p. 399-418.
1946. LUTZ, H.J., et CHANDLER, R.F., *Forest Soils*. J. Wiley Sons, New-York, 499 pp.
1948. MACFADYEN, A., The meaning of productivity in biological systems. *Jl anim. Ecol.*, XVII, 1, p. 75-80.
1952. MACFADYEN, A., The small arthropods of a Molinia fen at Cothill, *Jl anim. Ecol.*, XXVI, 1, p. 87-117.
1953. MACFADYEN, A., Notes on methods for the extraction of small soil arthropods. *Jl Anim. Ecol.*, 22, p. 65-77.
1955. MACFADYEN, A., A comparison of methods for extracting soil Arthropods. Proceed. Univ. Nottingham, p. 315-332, Butterworth, London.
1957. MACFADYEN, A., *Animal ecology, Aims and Methods*. Pitman, London, 264 pp.
1961. MACFADYEN, A., Metabolism of soil invertebrates in relation to soil fertility, *Ann. appl. Biol.*, XLIX, p. 215-218.
1963. MACFADYEN, A., The contribution of the microfauna to total soil metabolism, in *Soil Organisms*, Éd. Doeksen, J., van der Drift, J., North-Holland Publishing Company, Amsterdam, p. 3-17.
1963. MACFADYEN, A., La fauna del suelo y su contribucion a la fertilidad. *Anal. Edafologia y Agrobiologia*, XXII, 5-6, p. 253-262.
1965. MADGE, D.S., Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest, *Pedobiologia*, V, 4, p. 273-288.
1956. MALDAGUE, M.E., Rapport de mission à Bambesa, 43 pp., (inédit).
1958. MALDAGUE, M.E., Relations entre microfaune et microflore du sol dans la région de Yangambi (Congo belge), *Agricultura*, Louvain, 2<sup>e</sup> série, VI, 2, p. 339-51.
1958. MALDAGUE, M.E., *Oribatei* (Acari), Révision des genres. Mémoire de Licence en Sciences Zoologiques. Univ. de Louvain, Labor. de Zool. Systématique (Prof. Dr. H. Debauche).
1959. MALDAGUE, M.E., Analyses de sols et matériaux de termitières du Congo, *Insectes sociaux*, VI, 4, p. 343-59.
1959. MALDAGUE, M.E., Microfaune et conservation du sol. Proc. 3th inter. afr. Soil Conf., Dalaba, p. 485-493.
1959. MALDAGUE, M.E., Importance et rôles de la microfaune du sol, *Bull. agric. Congo belge*, L, 1, p. 5-34.
- 1960a. MALDAGUE, M.E., Évolution de la microfaune du sol sous cycle cultural coutumier. Trans. 7th. Int. Congr. Soil Science, II, Comm. 3, 33, p. 689-694.
- 1960b. MALDAGUE, M.E., Agriculture nomade et conservation biologique des sols. Proc. 5th World Forestry Congr., Seattle, III, p. 2044-7.

1961. MALDAGUE, M.E., Relations entre le couvert végétal et la microfaune. Leur importance dans la conservation biologique des sols tropicaux. Publ. I.N.É.A.C., Sér. scient., n° 90, 122 pp.
1963. MALDAGUE, M.E., Fondements biologiques de la fertilité des sols. Aspects faunistiques, *Agriculture*, Montréal, XX, 1, p. 27-33; 2, p. 74-76; 3, p. 108-11.
- 1964a. MALDAGUE, M.E., Importance des populations de Termites dans les sols équatoriaux. C.R. 8<sup>e</sup> Congr. Int. Sc. Sol., Bucarest, III, 24, p. 743-752.
- 1964b. MALDAGUE, M.E., Analyses microbiologiques de divers types d'humus forestiers d'Érablières de la région de Québec, 32<sup>e</sup> Congr. ACFAS, Ottawa.
1967. MALDAGUE, M.E., Vitesse de décomposition de différents types de litières forestières, *In Progress in Soil Biology*, Éd. O. Graff et J.E. Satchell, North-Holland Publ. Comp., Amsterdam, p. 409-419.
1966. MALDAGUE, M.E., Extraction de Microarthropodes terricoles par l'appareil de Berlese-Tullgren, *Natural. Canadien*, XCIII, p. 719-736.
1966. MALDAGUE, M.E., Intervention des Lumbricidae dans la dégradation de litières de type mull, 34<sup>e</sup> Congrès ACFAS, Québec.
1967. MALDAGUE, M.E., Aménagement forestier polyvalent et conservation de la nature. C.R. du XIV<sup>e</sup> Congrès I.U.F.R.O., Munich, VII, p. 72-84.
1968. MALDAGUE, M.E., Vitesse de décomposition de litières d'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) de la région de Québec, *Natural. Canadien*, XCV, p. 259-286. 286.
1963. MALDAGUE, M.E., et HILGER, F., Observations faunistiques et microbiologiques dans quelques biotopes forestiers équatoriaux. *In* Doeksen, J. et van der Drift, J., Soil Organisms, North-Holland Publ. Comp., Amsterdam, p. 368-374.
1967. MALDAGUE, M.E., HARDY, Y. et DEMERS, J., Influence de la température sur la consommation d'oxygène chez différentes espèces de Fourmis, *Pedobiologia*, VII, p. 247-258.
- MALDAGUE, M.E. et LUSSIER, Y., Énergie potentielle accumulée dans les horizons humiques d'Érablières de la région de Québec (en préparation).
1953. MANIL, G., Quelques observations et réflexions sur la biodynamique du sol en conditions équatoriales, *Bull. Inst. agron. Stat. Rech. Gembloux*, XXI, 1-2, pp. 103-135.
1959. MANIL, G., Climax et Pédoclimax. 1. Discussion de notions de base, *Bull. Soc. Roy. Botanique Belgique*, XCI, p. 217-238.
1964. MANIL, G. et DELECOUR, F., Observations sur l'écologie de l'humification en conditions naturelles, *Ann. Inst. Pasteur*, suppl. ann. n° 3, CVII, p. 197-210.
1963. MANIL, G., DELECOUR, F., FORGET, G., et EL ATTAR, A., L'humus, facteur de station dans les hêtraies acidophiles de Belgique, *Bull. Inst. agron. Stat. Rech. Gembloux*, XXXI, 1 et 2.
1956. MARCUZZI, G., Observations sur la succession animale dans une zone nue primaire (territoire morainique) des Dolomites. C.R. VI<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol, Paris, C, p. 315-25.
1962. MENDES, E.G. et ALMEIDA, A.M., The respiratory metabolism of tropical earthworms. III. The influence of oxygen tension and temperature, *Bol. Fac. Filos., Cienc. Letras*, Univ. S. Paulo, Zool., 24, p. 43-65.
1954. MEYER, J., Écologie des moisissures du sol et leur relation avec la végétation. C.R. V<sup>e</sup> Congr. Int. Sci. Sol, Léopoldville, III, p. 71-76.
1959. MEYER, J.A., Fluctuations de l'azote minéral dans les sols sous cultures vivrières. C.R. 3<sup>e</sup> Conf. Interafr. des sols, Dalaba, CCTA, publ. n° 50, I, p. 517-524.
1960. MEYER, J.A., Résultats agronomiques d'un essai de nivellement des termitières réalisé dans la Cuvette centrale congolaise, *Bull. agr. Congo belge*, LI, p. 1047-1059.

1959. MEYER, J.A. et DUPRIEZ, G.L., Quantités d'azote et d'autres éléments nutritifs apportés au sol par les eaux de pluies au Congo belge et leur intérêt agronomique. C.R. 3<sup>e</sup> Conf. Interafr. des sols, Dalaba, CCTA, publ. n° 50, I, p. 495-499.
1960. MEYER, J.A. et LAUDELOUT, H., Biologie des sols tropicaux, *Agricultura*, Louvain, VIII, 2<sup>e</sup> série, 4, p. 567-594.
1957. MEYER, J. et MALDAGUE, M.E., Observations simultanées sur la microflore et microfaune de certains sols du Congo belge, *Pédologie*, VII, p. 110-8.
1959. MEYER, J. et PAMFER, E., Nitrogen content of rain water collected in the humid Central Congo Basin, *Nature*, CLXXXIV, p. 717-718.
1959. MEYER, J.A., HILGER, F. et PEETERS, A., Mesures du dégagement de CO<sub>2</sub> par le sol en champs. C.R. 3<sup>e</sup> Conf. Interafr. des sols, Dalaba, CCTA, publ. n° 50, I, p. 513-516.
1953. MICHELČIČ, F., Importancia de los animales del suelo para la edafologia, *An. Edaf. Fisiol. veget.*, XII, 9-10, p. 797-805.
1938. MILNE, G., Lime carbonate in termite mounds. East Afr. Agric. Res. Stat., Amani, 10th Ann. Rep. 1937, p. 14-18.
1966. MINDERMAN, G. et DANIELS, L., Colonization of newly fallen leaves by microorganisms. In *Progress in Soil Biology*, Éd. O. Graff et J.E. Satchell, North-Holland Publ. Comp., p. 3-9.
1887. MÜLLER, P.E., Studien über die natürlichen Humusformen und ihre Einwirkung auf Vegetation und Boden. Berlin, Springer.
1948. MORISON, C.G.T., HOYLE, A.C. et HOPE-SIMPSON, J.F., Tropical Soil-Vegetation catenas and mosaics. A study in the south-western part of the Anglo-Egyptian Sudan, *Jl Ecology*, XXXVI, 1, p. 1-84.
1953. MURPHY, P.W., The biology of forest soils with special reference to the meso-fauna or meiofauna, *Jl Soil Sci.*, IV, 2, p. 155-93.
1966. MUTCH, W.E.S., Quelques conséquences de la demande de loisirs sur la politique forestière et l'aménagement des forêts en Grande-Bretagne. C.R. 6<sup>e</sup> Cong. For. Mondial, Madrid, VIII, 9.
1963. NAGLITSCH, F., Untersuchungen über Individuen -und Artenzahl der Collembolen auf leichten und schweren Boden. Soil organisms, Éd. Doeksen, J., van der Drift, J., North-Holland Publishing Company, Amsterdam, p. 395-405.
1934. NAUDE, T.J., Termites in relation to veld destruction and erosion. Union of S. Afr., Dept. Agr., bull. 134, p. 1-20.
1957. NEF, L., État actuel des connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières de forêts. *Agricultura*, Louvain, 2<sup>e</sup> série, V, 3, p. 245-316.  
NIELSEN : Voir OVERGAARD-NIELSEN, C.
1957. NOSEK, J., The results of zooedaphological research in the reservation Mjosi in Moravo-Silesian (1951-1953). Vyskum Pudni fauny jako součást vyskumu biocenoty, lesa II, *Biologické Práce*, III, 2, 156 pp.
1955. NYE, P.H., Some soil forming processes in the humid tropics. IV. The action of the soil fauna, *Jl Soil Sci.*, VI, 1, p. 73-83.
1963. O'CONNOR, F.B., Oxygen consumption and population metabolism of some populations of Enchytraeidae from North Wales. In *Soil Organisms*, Éd. Doeksen, J., et van der Drift, J., North-Holland Publishing Company, Amsterdam, p. 32-48.
1949. OVERGAARD-NIELSEN, C., Studies on the soil microfauna. II. The soil inhabiting Nematodes, *Natura fuitlandica*, 2, p. 1-131.
1961. OVERGAARD-NIELSEN, C., Respiratory metabolism of some populations of enchytraeid worms and free-living Nematodes, *Oikos*, 12, p. 17-35.
1963. PARLE, J.N., Microorganisms in the intestines of Earthworms, *Jl gen. Microbiol.*, XXXI, p. 1-11.

1958. PEETERS, G., L'agriculture congolaise et ses problèmes de structure, *Zaire*, XII, 5.
1942. PENDLETON, R.L., Importance of Termites in modifying certain Thailand soils, *Jl Amer. Soc. Agron.*, XXXIV, p. 340-344.
1964. POCHON, J., Microflore, Sol et végétation. Univ. de Paris, Palais de la découverte, A 300, 15 pp.
1958. POCHON, J. et DE BARJAC, H., *Traité de microbiologie des sols*. Dunod, Paris, 685 pp.
1948. POCHON, J. et TCHAN, Y.T., *Précis de Microbiologie du sol*. Masson & Cie, Paris, 222 pp.
1953. PONOMAREVA, S.I., Influence of earthworms activity on the formation of the stable texture of podzol soil, 1953, in GHILAROV, 1962.
1950. PONOMAREVA, S.I., [Le rôle des Vers de terre dans la création d'une structure stable dans les rotations de prairies artificielles], *Potshvovedenie*, 474-486.
1951. PRENANT, M., Les interactions en biocénotique, *Année biol.*, 3<sup>e</sup> sér. XXVII, 2, p. 143-51.
1954. RAO, K.P. et BULLOCK, H.,  $Q_{10}$  as a function of size and habitat temperature in poikilotherms, *Amer. Naturalist*, LXXXVIII, p. 33-44.
1963. RAW, F., Personal communication 1961. In MacFadyen.
1949. RENARD, M., Les feux de brousse au Soudan. C.R. Conf. afr. Sols, Goma (Kivu) Congo belge, *Bull. agric. Congo belge*, XL, 2, p. 1919-32.
1957. ROBYS, W., Le rôle de la couverture végétale pour la conservation de la nature, *Rev. Quest. Scient.*, 5<sup>e</sup> sér., XVIII, p. 481-96.
1935. ROMELL, L.G., An example of Myriapods as mull formers, *Ecology*, XVI, 1, p. 67.
1930. ROMELL, L.G., Forest Soil Research in relation to forestry with particular reference to the northeast, *Jl For.*, XXVIII, p. 841-848.
1960. SACHELL, J.F., Earthworms and soil fertility, *New Scientist*, VII, p. 79.
1956. SCHMITZ, G., Les Termites et les moyens de les détruire, *Bull. agr. Congo belge*, XLVII, 6, p. 1551-1596.
1966. SCHONENBACH, P. et EIDSVICK, H.K., La récréation en plein air et les parcs nationaux, in *Problème de la récréation en forêt*, Fac. For. Géod., Univ. Laval, p. 4-20.
1954. SEKERA, F., Beobachtungen über die Humusbildung im Boden, in H. FRANZ.
1926. SJÖSTEDT, Y., Revision der Termiten Afrikas, *Svenska Vet. Akad. Handl.*, Sér. 3, III, 419 pp.
1956. SPECTOR, W.S., *Handbook of biological data 1956*. Éd. W.S. Spector, W.B. Saunders Cy, Philadelphia & London, 584 pp.
1955. STANER, P., Les paysannats indigènes du Congo belge et du Ruanda-Urundi. *Bull. agr. Congo belge*, XLVI, p. 467-558.
1952. STÖCKLI, A., Studien über Bodennematoden mit besonderer Berücksichtigung des Nematodengehaltes von Wald-, Grünland und ackerbaulich genutzten Boden, *Z. Pflanzenernährung, Düngung, Bodenk.*, LIX, 2, p. 97.
1966. SZCZESNY, T., La contribution de l'architecte paysagiste à l'aménagement des parcs nationaux, 10<sup>e</sup> Réunion technique, UICN, 2. D.I.
1935. TANSLEY, A.G., The use and abuse of vegetational concepts and terms, *Ecology*, XVI, p. 284-307.
1920. THIENEMANN, A., Die Grundlagen der Biocoenotik und faunistische Prinzipien *Festschr. f. Zschokke*, IV, p. 1-14.
1926. THIENEMANN, A., Der Nahrungskreislauf im Wasser, *Verhandl. deutsch. zool. Ges.*, XXXI, p. 29-79.

1952. THOMPSON, L.M., Soils and Soil fertility.
1947. TONDEUR, G., La conservation du sol au Congo belge, *Bull. agr. Congo belge*, XXXVIII, p. 221.
1955. TONDEUR, G., Le paysannat indigène dans le programme de la mission anti-érosive, *Bull. agr. Congo belge*, XLVI, p. 853.
1930. TILLYARD, R.J., The evolution of the class Insecta. Pap. Proc. Roy. Soc. Tasmania, p. 1-88.
1933. VAGELER, P., An introduction to tropical soils. McMillan, London, 240 pp.
1950. VAN DER DRIFT, J., Analysis of the animal community in a beech forest floor, *Tijdschr. Entomol.*, XCIV, 1, p. 1-168.
1963. VAN DER DRIFT, J., The disappearance of litter in mull and mor in connection with weather conditions and the activity of the macrofauna. In *Soil organisms*, Éd. Doeksen, J., van der Drift, J., p. 125-133.
1951. VAN DER KLAUW, C.J., Qu'est-ce que l'Écologie ?, *Année biol.*, 3<sup>e</sup> sér., XXVII, 2, p. 103-115.
1953. VAN STRAELLEN, V., Nécessité de la protection des richesses naturelles. Les Symposiums de l'Université Laval. Presses Univ. Laval, p. 13-26.
1948. VILLENEUVE, G.O., Aperçu climatique du Québec. Min. Terres et Forêts, Québec, Bull. n° 10.
1951. VOLZ, P., Untersuchungen über die Mikrofauna des Waldbodens, *Zool. Jb., Syst.*, LXXIX, p. 514-566.
1954. VOLZ, P., Über die Rolle der Tierwelt der Waldböden, besonders beim Abbau der Fallstreu. *Z. Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde*, LIV, p. 230-237.
1966. VROOM, M.J., Landscape planning as a creative complement to nature conservation. 10th Techn. Meeting, IUCN, II 1, A. 2.
1952. WILD, H., The vegetation of South Rhodesian termitaria, *Rhod. agric. Jl*, XLIX, p. 1-280.
1960. WITCAMP, M., Seasonal fluctuations of the fungus flora in mull and mor of an oak forest, *Inst. toeg. biol. onderz. Nat., Med.*, XCVI, 1.
1961. WITCAMP, M. et VAN DER DRIFT, J., Breakdown of forest litter in relation to environmental factors, *Plant and Soil*, XV, 295-311.
1962. ZACHARIAE, G., Ein Temperatur — Registriergerät für ökologische Untersuchungen, *Z. ang. Entomologie*, L, 3, p. 350-355.
1953. ZEUTHEN, E., Oxygen uptake as related to body size in organisms, *Quart. Rev. Biol.*, XXVIII, 1, p. 1-12.
1956. FAO, L'agriculture nomade, I : Congo belge; Côte d'Ivoire, 230 pp.
1949. XXX, Systèmes cultureux applicables à la production de plantes annuelles en zone équatoriale congolaise. C.R. Conf. afr. Sols, Goma (Kivu), Congo belge, *Bull. agric. Congo belge*, XL, 2, p. 1749-813.











**Prix : 500 F.**

---

Imprimerie WELLENS-PAY, S.A.  
Rue Gustave Schildknecht, 26-52  
1020 Bruxelles

---