ACTION DE LA FAUNE SUR LES ÉTATS DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DANS LES ÉCOSYSTÈMES

M.-B. BOUCHÉ

I.N.R.A., FAUNE DU SOL 7, RUE SULLY - 21 DIJON (FRANCE)

I. INTRODUCTION

Aborder un sujet aussi vaste que celui du rôle des animaux sur la matière organique est une gageure que je n'espère pas soutenir. Le but de cet article sera plutôt de présenter les grandes fonctions puis, procédant du général au particulier, de signaler certains aspects notoirement importants ou originaux.

A l'intention des non zoologues, il faut situer l'état des connaissances pédozoologiques actuelles. Dans la seconde moitié du XIXe siècle, les chercheurs possédaient une vision globale de la totalité de l'histoire naturelle, de sorte que les relations faune-matière organique ont été correctement perçues dans un contexte général que l'écologie moderne redécouvre. Les travaux de DARWIN (1837, 1881) et de MULLER (1879, 1884) sont, à cet égard, remarquables. A quelques exceptions près (STÖCKLI, 1928; BORNEBUSH, 1930), on peut dire que la première moitié du XXº siècle a été tournée sur des études, du reste parcimonieuses, de zoologie analytique, surtout taxonomique ; ce n'est qu'après la deuxième guerre mondiale que la pédozoologie est vraiment sortie des limbes. Les recherches écologiques quantitatives se sont multipliées mais restent encore difficilement synthétisables tant le sujet est varié, complexe et nécessite au préalable un sérieux effort conceptuel, technique et d'inventaire des populations. Cette situation est, d'un point de vue zoologique, normale mais a, d'un point de vue écologique, pour conséquence de sérieux déséquilibres entre nos connaissances interdisciplinaires des sciences du sol : beaucoup de nos interprétations écologiques s'en trouvent amoindries. Bactériologistes, chimistes, physiciens, mycologues, botanistes et parfois zoologues, concourent à la biologie du sol; des méthodes fines, parfois très sophistiquées, permettent d'effectuer des prouesses fort appréciées dans chacun des cercles d'initiés mais dont, hélas, beaucoup n'ont qu'un sens limité, voire aucun sens, si on les sort de leur contexte plus ou moins intellectuellement créé. Enfin, les interprétations de nos résultats sont partielles, mal replacées dans un contexte matériel qui ignore nos limitations disciplinaires.

Le but de cet article n'est donc pas de faire une étude exhaustive; des livres récents l'ont tentée (BURGESS et RAW, 1967; DICKINSON et PUGH, 1974), mais d'attirer l'attention des non-zoologues sur certains aspects importants ou nouveaux d'écologie animale qui interfèrent avec leurs études relatives à la biodégradation-humification. Afin de leur épargner les méandres de la nomenclature zoologique et de réduire les difficultés de synthèse, j'insisterai sur les propriétés générales; celles-ci étant évidemment diversement partagées dans l'extrême variabilité du monde animal.

II. ORIGINALITÉ DES ANIMAUX DANS LES ÉCOSYSTÈMES

On pourrait fonctionnellement définir les animaux comme étant des consommateurs phagotrophes mobiles.

Consommateurs, c'est-à-dire assimilant plus de matière organique qu'ils n'en émanent dans le milieu, les animaux le sont comme tous les hétérotrophes (champignons, la plupart des bactéries, etc.). Ils s'opposent en cela, par ce bilan négatif, aux producteurs, généralement plantes chlorophyliennes, qui pourvoient les écosystèmes en une énergie dégradable par les voies biologiques.

Phagotrophe souligne un mode d'action particulier sur le milieu : celui d'isoler une portion de celui-ci par ingestion. Ce milieu devient interne à l'individu mais reste externe à son métabolisme ; il subit généralement des actions digestives augmentant les possibilités d'assimilation. L'ingestion sera pratiquée sur de la matière organique vivante (MOV) ou morte (MOM) selon que ces animaux auront un comportement plutôt biolytique (prédateurs, parasites, phytophages, etc.) ou plutôt saprolytique (coprophages, straminivores, saprorhizophages, etc.)

La mobilité souligne la possibilité de déplacer, parfois sur de grandes distances, les éléments qui composent ces animaux et ce qu'ils ont ingéré. Cette mobilité résulte d'un travail mécanique où l'action de l'animal entre en réaction avec le milieu qui se déforme sous ses actions.

Phagotrophie et mobilité permettent la sélection d'ingestats d'autant plus spécifiques que la mobilité croît. Le milieu ingéré acquiert ainsi des particularités qui resteront originales longtemps après l'égestion (émission des fèces).

Si la caractéristique de consommateur n'est pas propre aux animaux, la phagotrophie et la mobilité leur confèrent des caractéristiques originales vis-à-vis des processus de dégradation de la matière organique. Non seulement ils la dégradent par leur activité enzymatique à l'échelle moléculaire, mais ils modifient la structure du milieu à l'échelle macroscopique par leurs travaux mécaniques (ingestion, déplacement). Ils créent enfin certaines structures organiques originales (leurs tissus, leurs fèces) qui donnent à leur bilan déstructuration-structuration une marque particulière. Intellectuellement on pourra distinguer à l'échelon localisé la structuration-déstructuration d'un élément « en place » et le transport d'éléments bien que ces deux aspects entrent dans un ensemble structural général complexe.

III. LES DÉSTRUCTURATIONS

1) A l'échelle supramoléculaire

Les animaux agissent sur le milieu par une déstructuration « macroscopique », supramoléculaire, résultant de leurs activités mécaniques (déplacement et broyage d'ingestats) et une déstructuration « microscopique » par émission d'exoenzymes et, à leur mort, d'endoenzymes qui lysent les macromolécules en éléments de taille plus faible.

Les animaux agissent mécaniquement sur la matière organique vivante ou morte et sur la partie minérale du sol par leurs déplacements mais surtout par manducation.

a) Action sur la matière organique vivante : biolytisme.

Cette action entraîne la mort d'organes, avant leur terme naturel, ce qui a deux conséquences : accélérer la production de matière organique morte en prélevant avant la sénescence des tissus et diminuer la croissance normale instantanée de matière organique des organismes lésés. Ainsi, RAPP (1971) observe au cours d'une défoliation du chêne vert (Quercus ilex) par les chenilles de Lymantria dispar un accroissement considérable de la formation de litière en mai-juin ;: le maximum annuel d'apport à la litière (normalement en avril-mai) passe sous cette action défoliatrice de 56,2 % observés normalement à 72,6 % des retombées annuelles totales. L'année suivante, la production de feuilles, d'une durée normale de deux ans chez cet arbre à feuilles persistantes, se trouve fortement perturbée ; le maximum mensuel de chutes de feuilles n'atteint pas 500 kg alors qu'il avoisine normalement 1 000 kg/hectare.

Néanmoins, les chènes avaient retrouvé un aspect normal un mois après l'attaque grâce à une repousse foliaire. Cette capacité de récupération est classique, les prélèvements dans un peuplement, levant les compétitions ou/et créant un besoin de régénération d'organes, ne diminuent pas la biomasse finalement produite, bien au contraire. A condition que l'agent biolytique ne détruise pas trop profondément la capacité de reconstitution du peuplement « victime », on observe souvent un bilan supérieur de production de matière organique par celui-ci.

La croissance d'un individu d'une population ou d'un peuplement végétal suit en gros une courbe signoïde dite « logistique » ; après une période de croissance très rapide, celle-ci se ralentit pour finalement s'annuler, voire devenir négative. Ekhardt (1973) a montré que certaines plantes âgées avaient un bilan énergétique négatif.

Les tissus à l'état vivant étant des systèmes exergoniques ouverts ont besoin pour leur maintenance d'une énergie qui ne leur est plus nécessaire à l'état mort. Un individu, une population ou un peuplement, qui atteint le niveau d'arrêt de croissance ne produit plus de matière organique mais utilise toujours des moyens trophoénergétiques de maintenance : l'apport de matière organique au milieu est faible. La mort des tissus ou d'individus libère la niche fonctionnelle occupée et permet une nouvelle croissance. **De ce point de vue**, les animaux, en détruisant une fraction des « producteurs », permettent une production accrue de matière organique. Ce biolytisme ménagé est comparable, dans une autre échelle de temps, à l'effet des variations saisonnières en climat tempéré sur la production de matière organique morte. Cet accroissement de la production nette végétale par biolytisme, intervenant au moment adéquat, est depuis longtemps une préoccupation des pastoralistes (rotations des animaux, ou fauches, sur herbages) ; elle a été théorisée par VOISIN (1967).

Mon propos est ici de souligner que les animaux, et en général les êtres biolytiques, ne doivent pas uniquement être considérés comme consommateurs et comme frein de la production végétale, ce qui est l'apparence instantanée. Au niveau de l'écosystème, ils peuvent contribuer à accroître la production primaire nette : aux phénomènes dépressifs instantés peut correspondre un accroissement global de la production.

En outre, ce biolytisme exerce un rôle sélectif sur les diverses populations vivantes qualitativement difficiles à juger en raison de la variété des actions en cause mais dont l'importance n'est pas douteuse. Quantitativement, les actions biolytiques accroissent la mortalité, c'est-à-dire accélèrent le renouvellement des « adultes », l'élimination des sénescents ; elles permettent ainsi aux populations un ajustement génétique plus rapide au milieu. Le biolytisme dans une biocénose est un facteur d'accélération de sa maturité (ce phénomène est loin d'être négligeable, certains taxons ont introduit des dispositifs physiologiques « internes » allant dans le même sens, telles la mort des adultes immédiatement après reproduction chez beaucoup d'insectes, la croissance d'hypertélies

défavorisant les individus âgés (BOTNARIUC, 1963). Ici encore, les animaux contribuent à augmenter la capacité de formation de la matière organique morte par les producteurs.

Lors de la prise de nourriture, les animaux détruisent souvent plus de tissus vivants qu'ils n'en ingèrent et assurent ainsi un passage MOV MOM direct, sans transit intestinal. Par exemple, SPITZ estime que le campagnol *Microtus arvalis*, qui se nourrit de feuilles vertes, dédaigne les tiges (40 % de ses ingestats) et gaspille les feuilles pour 1/3 de la biomasse végétale détruite. Ainsi pour 100 g coupés, 33,3 seront gaspillés et 19 g de tiges ne seront pas ingérées,

La destruction d'êtres vivants par les activités mécaniques, autres que digestives, est également importante; l'écrasement (vaches, sangliers) ou l'affouillement du sol (taupes, courtilières) entraînent la lésion d'organes qui sont ainsi ajoutés à la matière organique morte. Cette action biolytique est mal connue quantitativement car elle se confond avec d'autres conséquences (tassement du sol, ingestion) mais elle est probablement très loin d'être négligeable si l'on en juge par la mauvaise réputation des taupes et courtilières auprès des horitculteurs (bien que ces animaux soient insectivores ou omnivores) et par les efforts déployés pour limiter le piétinement des troupeaux (division des prairies en paddocks).

En conclusion, l'action biolytique de la faune au niveau de l'écosystème revient à modifier le rythme et la nature des apports de matière organique morte en accélérant le passage de l'état de MOV à celui de MOM. Elle affecte, par ailleurs, le niveau de la production végétale nette, c'est-à-dire l'émanation de matière végétale morte dans l'écosystème. Cette dernière action, instantanément dépressive, donne cependant des possibilités d'accroissement global dans le court terme (levée de compétition) et dans le long terme (évolution de la biocénose).

b) Ingestion de matière organique morte : saprophagie.

Les animaux sont saprophages en proportion variable. Certains, tels les parasites internes, les suceurs de sève, etc., ne semblent pouvoir ingérer qu'à partir d'organismes vivants. Mais beaucoup d'herbivores, à commencer par les animaux domestiques, consomment une fraction non négligeable de tissus morts avant leur intervention. C'est notamment le cas de nombreux mammifères broutant les touffes graminéennes qui comportent toujours une partie de matière organique morte dressée. Enfin, certains animaux sont typiquement saprophages: macroscopiquement, ils ingèrent des tissus morts qui, en fait, sont plus ou moins riches en microrganismes vivants. La saprophagie est donc relative.

Nous retrouvons ici les principales caractéristiques de déstructuration observées au sujet du biolytisme, c'est-à-dire une modification de la matière organique morte par broyage digestif, actions de déplacement et actions enzymatiques. Ici aussi, les animaux sont susceptibles de modifier les rythmes d'apports. Par exemple, il est classique de considérer la MOM végétale émanée d'un tapis végétal comme ayant un stade « dressé » (dead standing material, BELL, 1973; standing dead, SATCHELL, 1973) avant un stade litière (séparé des plantes et sur le sol) et, éventuellement, avant incorporation au sol. J'ai déjà signalé à cet égard le rôle des lombriciens qui broutent littéralement et enfouissent la MOM dressée pendant les périodes favorables à leur activité (automne, hiver, printemps humide) (BOUCHÉ, 1972, 1974) : il y a, ici aussi, accélération des processus évolutifs.

c) Actions mécaniques et transports.

Les animaux sont phagotrophes, mobiles. Ils dépensent une part de leur énergie à se nourrir (phagotrophie) et à se mouvoir (mobilité).

J'ai déjà illustré, au sujet des campagnols, l'importance des modifications apportées dans les milieux par la prise de nourriture, relativement aux aliments non ingérés; à cette déstructuration, il faut ajouter le broyage digestif sur ce qui est ingéré. NEF (1957) a calculé que la surface de chaque aiguille de pin était accrue de 10 000 fois par le broyage digestif de microarthropodes. Ce n'est qu'une illustration d'un fait général, souvent mal estimé quantitativement, mais dont tout le monde admet la généralité lorsqu'il aura en mémoire l'arsenal d'organes concasseurs développés par les animaux à cet effet, mâchoires et mandibules, estomacs et gésiers musculeux. A cet ensemble d'actions déstructurantes liées à la phagotrophie, il faut ajouter le brassage qui modifie les rapports spatiaux des éléments ainsi constitués. La trituration digestive conduit à une modification de la situation des éléments les uns par rapport aux autres, à un micro-transport. Les conséquences microbiologiques et enzymologiques de ces modifications ne sont pas douteuses, bien que rarement analysables isolément.

L'énergie dépensée par les animaux pour se mouvoir va se traduire par un couple action-réaction entraînant, comme nous l'avons dit, une déformation du milieu dont les conséquences biolytiques ont déjà été considérées. Ce phénomène va s'accompagner de déplacements de substances. Déplacement sur une petite distance (micro-transport) dû à l'animal qui écarte de sa voie les éléments qui l'obturent ; déplacement à « longue » distance (plusieurs fois la longueur de l'organisme considéré); ces déplacements se feront de trois manières : 1) par transport extérieur à l'individu, 2) par transport dans le tube digestif, 3) par transport dans le métabolisme lui-même.

Les animaux transportent « extérieurement » de la MOV (parasites, animaux phorétiques, etc.) ou de la MOM (comme les proies ou comme les matériaux constitutifs des nids d'oiseaux). Ces aspects sont loin d'être négligeables en certaines circonstances. Ainsi, l'absence de transport (= accumulation) des bouses de vaches en Australie est un fléau pastoral, la mauvaise biodégradation épigée entraînant une perte de 20 % des surfaces broutées. On a résorbé, avec succès, ces accumulations par introduction d'insectes carabeidae de diverses espèces qui s'attaquent aux millions de tonnes de fèces produites annuellement par le cheptel australien (WATERHOUSE, 1974) en les enfouissant pour nourrir leurs larves.

Le transport qui est effectué en tant que contenu du tube digestif est peut-être le plus important de tous. Il est spectaculairement illustré par les vers de terre. Ces animaux ingèrent du sol pour y puiser leur alimentation mais aussi pour ouvrir leurs galeries. Leur comportement varie de ce point de vue avec les espèces ou plus exactement les catégories écologiques (BOUCHÉ, 1971). Peu de valeurs correctement chiffrées sont connues ; c'est pourquoi je m'appuierai d'abord sur un raisonnement : 1) soit un sol ayant une porosité M, 2) soit une espèce de ver de terre nécessitant un volume individuel de galeries Vi, 3) soit un tassement total (somme des phénomènes de tassement) représentant une valeur Vt. Pour un peuplement moyen de vers de N individus, nous aurons un besoin de galeries total: Vt = NVi. Les vers de terre peuvent ouvrir leurs voies, soit par tassement colatéral du sol, soit par ingestion-transport de sol. Le tassement colatéral n'est possible que si le sol est tassable c'est-à-dire dispose d'une porosité élevée. En-dessous d'une certaine valeur critique (Mc), le ver est obligé d'ingérer et de rejeter au-dessus du sol. Du fait du tassement, M diminue jusqu'à Mc; à ce moment, les vers ne peuvent plus rejeter de terre dans le sol et produisent des turricules à la surface de celui-ci pour maintenir leur réseau individuel aux valeurs Vp. Cette quantité de rejets à la surface (Vr) est telle qu'elle équilibre le tassement : M - Vt + Vr = Mc ; avec M∞MC on a Vt∞Vr. En effet, s'il n'en était pas ainsi, soit la porosité croîtrait à l'infini (avec Vr > Vt) et le sol « monterait » ou au contraire décroîtrait (avec Vr < Vt) : les lombriciens disparaîtraient.

Il s'agit évidemment d'un phénomène fluctuant au cours de l'année en raison des variations de population et de besoins individuels Vi (qui peuvent devenir très faibles en périodes de léthargie). Cette diminution de besoins Vp peut conduire temporairement M> Mc, mais si M < Mc il y a émission de turricules.

On voit que la quantité Vr rejetée par le peuplement total de Lumbricidae (toutes espèces confondues : elles n'ont pas toutes la même spécialisation de ce point de vue) est liée, et même mesure le tassement lequel dépend de multiples facteurs : fragilité du sol, charge en bétail ou en engins mécaniques, phénomènes climatiques, etc. Vr = Vt (en fait dans certains cas Vt peut être diminué par d'autres agents que les Lumbricidae (taupes, racines, etc.). Dès lors, les diverses estimations de quantité (Vr) de turricules de vers de terre rejetés en surface ne peuvent en aucun cas nous permettre d'avoir une idée de la quantité de sol ingéré par le peuplement. L'affirmation d'Evans (1948), selon laquelle Vr = kVg (k = constante arbitraire ; Vg = volume ingéré), n'a aucun fondement et aucun lien logique. Ainsi LAVELLE (sous presse) estime par une méthode de mesure indirecte, mais réelle, un Vg de 500 T/ha/an avec un Vr très faible, pratiquement non mesurable pour le lombricien géophage africain *Millsonia anomala* Omodeo étudié par cet auteur.

A peu près tous les animaux transportent à leur échelle le milieu. Ainsi, l'amibe *Thecamoeba terricola* Grieff transporte sur plusieurs millimètres et concentre des conidiospores vivantes de *Beauveria tenella*, *Fungi imperfecti*, Moniliales (PUSSARD, communication personnelle). Ainsi les vaches, qui tendent à se regrouper toujours au même emplacement, concentrent leurs fèces dans des zones privilégiées de leur prairie ou, si elles sont laissées à elles-mêmes en pâture extensive, dans certaines zones (proches des abris) qui peu à peu sont modifiées au point d'avoir des tapis végétaux très différents associés à des types d'humus également différents (zones pauvres subissant une exportation constante, zones d'accumulation recevant privilégièrement les fèces).

Enfin, les animaux assurent un transport d'éléments par leur organisme même. Leur métabolisme laisse constamment dans le milieu des éléments (poils, desquamations, urines, enzymes, mucus, organes, cadavres, sels minéraux, etc.) qui ont subi un transport. Cet aspect semble cependant ne pas conduire généralement à des conséquences spectaculaires au niveau supramoléculaire du statut de la matière organique.

2) A l'échelle moléculaire

La déstructuration macroscopique décrite ci-dessus a évidemment des conséquences au niveau moléculaire; en outre, les animaux effectuent une intense activité lytique par l'émission dans le milieu, en général celui de leur contenu du tube digestif, d'exoenzymes très variés. Souvent, ce milieu particulier abritera une microflore et une microfaune de commensaux ou de symbiontes qui complèteront par leurs propres exoenzymes le cortège des diastases susceptibles d'effectuer les lyses qui tendent à augmenter les éléments assimilables par l'animal. L'exemple des termites qui, grâce à leur flore intestinale, décomposent cellulose, hémicellulose et même lysine, est à cet égard classique.

Le fait que les animaux développent une stratégie alimentaire souvent précise conduit à l'existence d'exoenzymes digestifs également précis, actifs dans des conditions relativement contrôlées par l'animal. Entre les aliments ingérés et les fèces égérées, d'importantes modifications biochimiques sont intervenues. La variété même des processus interdit un classement clair, mais longtemps après l'émission de rejets l'action digestive animale a des conséquences sur les processus microbiologiques et d'humification (ANSTETT, 1951; PARLE, 1963).

IV. LES STRUCTURATIONS

A côté des activités déstructuratrices, les animaux génèrent de nouvelles structures, souvent simultanément en rapport avec les transports d'éléments. Certains sont remarquables à l'échelon macroscopique : ce sont surtout les dépôts de fèces, les terriers et les « nids ».

Les dépôts de fèces marquent profondément les processus de décomposition-humification. Nous avons déjà vu certains aspects de ce problème au niveau des bousats de bovins. Je voudrais illustrer ici celui des vers de terre. Ce processus a été typiquement mésestimé pour la raison élémentaire qu'aucune mesure n'avait été effectuée de ce problème, si ce n'est par une spéculation erronée fondée sur les masses de turricules (cf. transport). Il fallait mesurer effectivement la masse de terre transitant dans le tube digestif de ces animaux. Ceci s'est fait dans des conditions de laboratoire en utilisant des radio-isotopes (CROSSLEY et coll., 1971) permettant, moyennant beaucoup d'hypothèses, des estimations au terrain. LAVELLE (sous presse) apporte une image plus précise dans la mesure où les conditions d'étude, initialement semi-artificielles, s'avèrent indirectement satisfaisantes, la croissance des animaux étant similaire à celle observée en conditions écologiques. Enfin. KRETZSCHMAR (en prép.) montre actuellement la possibilité d'établir des valeurs dans des conditions d'environnement normal. Un fait est certain : aux estimations spéculatives des premiers auteurs se substituent des mesures effectives de vitesse de transit intestinal et du niveau des populations permettant des calculs de mieux en mieux fondés. Les valeurs actuelles, basées sur des études écologiques in situ (KRETZSCHMAR) ou des approches semi-écologiques contrôlées (LAVELLE), donnent une image diversifiée en fonction de la nature des aliments ingérés (faible transit pour les aliments riches) et des nécessités de maintenance (température augmentant les besoins) : on doit admettre, pour des peuplements normaux de lombriciens, des valeurs de terre ingérée allant de 60 à 1 000

Cette diversification portant sur les quantités, mais aussi sur la qualité, dépend de paramètres biologiques et écologiques (BOUCHÉ et KRETZSCHMAR, 1974). Il est aujourd'hui techniquement possible de mesurer et quantifier ces variables et ainsi d'apprécier ces activités dans leurs conséquences pour la pédogenèse et la biodégradation. Ces conséquences sont qualitativement connues depuis MULLER et ont été maintes fois confirmées : récemment, sur une expérience en situation limite mor/mull par VEDY (1972) ou statistiquement par la relation C/N bas - lombriciens « laboureurs » (BOUCHÉ, 1972 a). Les lombriciens, s'ils sont les principaux, ne sont pas les seuls animaux à bouleverser le sol. Bien d'autres structurent aussi les milieux et assurent des actions mécaniques les plus variées.

Une autre structuration essentielle est le réseau de galeries qui résulte, pour partie, de ces activités. Pour les lombriciens on a souligné que leurs galeries représentaient la presque totalité de la macroporosité et les 2/3 de la capacité en air (STÖCKLI, 1949). Ce fait n'est pas général, mais l'importance des galeries est considérable pour la vie dans le sol. SATCHELL (1967) a calculé sur les données de RAW (1959) que l'équivalent d'un drain de 44 mm de diamètre était ainsi constitué pour chaque mètre carré.

Enfin, des animaux sont susceptibles de combiner transports et édification et peuvent établir des structures allant des termitières et fourmilières à des constructions plus modestes comme celle des collemboles (POINSOT, 1966).

La production de tissus morts (cadavres notamment) des animaux constituent enfin un élément structurant qui, en général, n'a pas de conséquences très spectaculaires macroscopiquement, notamment en raison de son caractère très labile. N'oublions pas, pour être complets, certaines « structures » bien particulières pour leurs conséquences

biologiques, tels leurs enzymes (exoenzymes, mais aussi endoenzymes libérés à leur mort) qui, en dehors de leur métabolisme propre, contribuent au catabolisme général de l'écosystème en participant à l'activité enzymatique (sensu DOMMERGUE, 1973) des sols et jouent une part dans la dégradation « libre » de la matière organique (BOUCHÉ, en prép.).

V. QUELQUES CONSÉQUENCES

Biodégradateurs phagotrophes et mobiles, les animaux jouent donc un rôle original et important.

Pour la biodégradation, on s'accorde généralement à leur attribuer, relativement aux microorganismes, un rôle modeste dans les écosystèmes terrestres : les bilans généraux sont récents mais on peut admettre que leur contribution à la biodégradation est de l'ordre de 10 à 20 % de l'énergie produite en tant que tissus émanés par les plantes (production nette). Il est encore trop tôt pour avoir une opinion définitive sur ce sujet en raison des insuffisances méthodologiques mais il est certain que de ce point de vue particulier les animaux ne jouent pas un rôle prépondérant. En déduire comme certains que les animaux ne servent à rien (un couple plante/microrganisme suffit !) ou que leur rôle est proportionnel au mieux à ce 1/5° énergétique de dégradation est une erreur intellectuelle qui ramènerait toute appréciation écologique au seul bilan énergétique sans s'intéresser aux processus de ce bilan. Rappelons que, par ailleurs, les animaux peuvent modifier les structures, soit à l'échelle de l'écosystème, soit à celle du profil de sol, soit à l'échelle moléculaire par des processus de déstructuration/structuration mais aussi par transport. Rappelons aussi que leurs actions biolytiques ne reviennent pas nécessairement à diminuer les flux traversant les populations dont ils se nourrissent par leur destruction mais au contraire peuvent stimuler ces flux et accroître le volume de l'écosystème

Ces phénomènes sont surtout importants pour la biodégradation/humification par leurs conséquences sur les microrganismes. Pour l'ensemble de la faune, il est impossible d'énumérer ces conséquences car nous n'en connaissons qu'une faible partie dont une synthèse objective est difficile. C'est au microbiologiste, devant une situation concrète et à partir des propriétés générales ci-dessus énoncées, de s'interroger sur les interférences possibles qui peuvent en résulter. Je choisis, en raison des implications intellectuelles et méthodologiques, de n'illustrer ce point que par trois aspects trop fréquemment ignorés : le brassage du sol, l'interface sol/atmosphère et l'influence des cadavres.

1) Le brassage du sol

Des méthodes, souvent dites « expérimentales », mettent en œuvre des incubations microbiologiques dont les conséquences sont étudiées (c'est l'attitude du microbiologiste) ou observées globalement (attitude du non-microbiologiste). Pour ce faire, on homogénéise un milieu (souvent du sol) par tamisage-brassage et on y incorpore des éléments organiques... on observe tantôt l'évolution d'un groupe de microrganismes, tantôt un produit métabolique (polysaccharides, CO2, etc.), tantôt une évolution physique (structuration). Ces actions mécaniques d'homogénéisation et d'incorporation sont celles dévolues naturellement aux animaux : les conclusions microbiologiques, pédologiques ou fonctionnelles, que l'on tire habituellement de ces expériences ne peuvent être attribuées aux seuls phénomènes (microbiologiques par exemple) suivis mais au complexe « action mécanique + phénomènes considérés ». Les phénomènes ainsi expérimentalement créés existent peut-être dans la nature... mais à la condition que le brassage-incorporation soit déclanché par un agent naturel. A cet égard, les expériences qui utilisent une telle procédure à la fois dans des témoins et dans des échantillons recevant des vers de terre

(BRÜSEWITZ, 1959; JEANSON - LUSINANG, 1963) ont montré que l'élévation de l'activité microbiologique résultant des lombriciens, normalement observée dans la nature (STÖCKLI, 1928; PARLE, 1963, etc.)., ne s'observe plus: l'incorporation-brassage manuel « imite » l'action lombricienne. Il y a donc lieu dans l'interprétation expérimentale de tenir compte de ce facteur « animal-like » introduit par les manipulations: beaucoup d'expériences n'ont aucune signification sans cette imitation.

2) L'interface sol-atmosphère

J'ai déjà insité sur l'importance biologique de l'interface sol-atmosphère à partir d'une généralisation théorique (BOUCHÉ, 1972 a). Les animaux et singulièrement les vers de terre, augmentent cette interface. KRETZSCHMAR (sous presse) a calculé qu'au peuplement modeste (BOUCHÉ, F.-L.-III) de lombriciens de Cîteaux correspond, par mètre carré, un réseau de galeries de 390 m de long contenant 4,45 l d'air et représentant une surface développée de 4,6 m². BHATNAGER (sous presse) indique que la couche superficielle (2 millimètres) de ces mêmes galeries (= drilosphère) contient jusqu'à 125 fois plus de germes fixateurs d'azote aérobies que le sol moyen, ce qui représente 38,2 % du peuplement total de ces microrganismes. Dès lors, la distribution des germes ou des autres organismes vivants aérobies, par rapport à la profondeur, n'a qu'une faible signification : il faudrait tenir compte d'un effet de surface « animal », l'atmosphère se digitant dans le sol d'une facon très complexe.

Si l'on considère les processus d'oxydation — réduction dans les phénomènes de biodégradation — humification, il est certain que ceux-ci devraient être considérés à différentes échelles et que la millimétrique, celle de la rhizophère, de la surface des granules et de la drilosphère, joue un rôle déterminant dans l'interprétation des phénomènes. La distribution verticale des germes ou des éléments n'a qu'un sens statistique grossier... les phénomènes ayant lieu à une autre échelle.

3) Les cadavres animaux

Les cadayres animaux n'apportent, proportionnellement aux plantes et probablement aux microrganismes, qu'un faible contingent de nécromasses et, a priori, cet apport est négligeable dans les processus d'humification. Je voudrais ici attirer l'attention sur le fait que cet apport, négligeable quantitativement, ne l'est pas nécessairement qualitativement. Les travaux de BACHELIER (1972, 1973) sont, à cet égard, révélateurs. Cet auteur a montré dans une série d'expériences effectuées sur une variété de substrats organiques végétaux que l'addition en faibles proportions de divers cadavres d'animaux (Lombricides, Gastéropodes, Isopodes, Insectes et viande de bœuf) avait dans l'ensemble une action importante favorisant l'humification et freinant les processus de deshumification. Cet auteur a montré que les apports d'azote ou la variation du pH, classiquement invoqués, ne pouvaient pas expliquer seuls ce phénomène mais que de bonnes corrélations tendent à montrer que c'est la fourniture au milieu de certains acides aminés — tyrosine surtout mais aussi tryptophane, glycocolle et méthionine — par ces cadavres qui modifiait l'humification (la cystine ayant une action inverse). Bachelier a enfin calculé que les apports naturels de cadavres sont d'un ordre de grandeur susceptible de modifier sensiblement cette humification-deshumification.

Les trois exemples cités ci-dessus ne sont que des cas particuliers. Je n'ai pas tenté un bilan des faits zoologiques relatifs à la biodégradation-humification, parce que ce bilan eût été doublement incomplet : en raison de mes faibles capacités à couvrir une littérature foisonnante et en raison de la nature des travaux publiés, la plupart ne se prêtant à la synthèse qu'au prix d'entorses intellectuelles et de suputations très importantes.

BACHELIER (1973 b) a remarquablement illustré, à cet égard, la complexité des phénomènes reliant l'humification des produits végétaux et l'influence animale.

J'ai seulement voulu montrer que le fait zoologique est indissoclable d'une explication écologique de la biodégradation-humification. Dans sa définition des types d'humus, MULLER (1879, 1884) l'avait bien remarqué. Le développement de la méthode analytique a souvent fait perdre de vue le caractère global de ces processus. Aujourd'hui, grâce à la modélisation permise par les ordinateurs, nous pouvons théoriquement dominer la complexité des faits, des analyses et les interrelations reliant ces faits. Mais les données analytiques elles-mêmes sont entachées des procédés expérimentaux : si l'on ignore involontairement un paramètre essentiel, elles seront à plus ou moins long terme inutilisées. Cette remarque vaut autant pour une approche fondamentale qu'appliquée : établir une connaissance nouvelle vis-à-vis d'un contexte naturellement inexistant n'a pas plus de sens écologique que de travailler à la mise au point de méthodes agronomiques anti-économiques.

L'un des mérites des groupes de travail qui tendent à se constituer actuellement est de permettre une critique de nos approches de spécialistes par des représentants des disciplines connexes. Cette critique avant, pendant et après, l'expérience devrait se généraliser... et ne pas omettre que les animaux jouent dans nos ecosystèmes un rôle trop complexe pour être réduit à quelques aspects, temporairement mis en lumière par une mode intellectuelle.

Cette constatation est un truisme si l'on songe à l'origine de la matière organique morte — celle des êtres vivants du milieu (= biocénose) —, aux facteurs de formation et de modification (squelette minéral, climat et biocénose), aux facteurs historiques qui s'inscrivent tant dans les substrats inertes actuels que dans les flores et les faunes. Sous cet angle, la nécromasse apparaît comme le négatif « photographique » de la biocénose et de son histoire.

J'illustrerai ce dernier point par le fait que certaines litières en climat tempéré froid s'accumulent: la faune ne l'attaque qu'insuffisamment et ne l'enfouit pas ; soumis aux aléas climatiques de surface, les microrganismes ont une action retardée. On attribue souvent cette évolution au seul caractère de la végétation. On peut reconnaître cependant, qu'au moins dans un bon nombre de circonstances, l'absence de vers de terre adéquats — qui existent ailleurs — conduit à ce système : l'enfouissement, microbiologiquement protecteur, n'a pas lieu car les vers de terre spécialisés, aptes à ce travail, n'ont pas pu regagner les territoires libérés après la dernière glaciation quaternaire! Ceci se constate à partir de la biogéographie actuelle (BOUCHÉ, 1972) des aptitudes nutritionnelles (BOUCHÉ, F.L.I.) et du comportement des lombriciens dans leurs déplacements (BOUCHÉ, sous presse, b). Les aptitudes migratoires diverses des constituants de la biocénose ont conduit, par suite des glaciations, à l'existence de systèmes biologiques spatio-temporellement plus ou moins « complets » et par voie de conséquence à des types d'humus hétérogènes.

VI RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANSTETT A., (1951) — Sur l'activation macrobiologique des phénomènes d'humification. C.R. acad. agric.,

BACHELIER G., (1973 a) — Etude expérimentale de l'action des animaux sur l'humification des matériaux végétaux. 2 - Action des animaux morts et des acides aminés. Conclusions générales. Trav. doc. O.R.S.T.O.M., n° 30, 1-79.

BACHELIER G., (1973 b) – biol. sol, **10**, 4, 453-473. Action de la faune du sol sur l'humification des matériaux végétaux. Rev. écol.

BHATNAGAR T., sous presse — Lombriciens et humification : un aspect nouveau de l'incorporation microbienne d'azote induite par les vers de terre. 1° Coll. Int. humification et biodégradation, Nancy, sept.

BORNEBUSCH C.-H., (1930) — The fauna of forest soil. Pet. Forstige Forsogsvasen, 11, 1-158

BOTNARIUC N., (1963) — La question des prétendues hypertélies. Trav. mus. hist. nat. « Grigore Antipa », Bucuresti, 4, 47-71.

BOUCHÉ M.-B. (1969) — L'échantillonnage des peuplements d'Oligochètes terricoles. *In* Lamotte et Bourlière « Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres », éd. Masson et Cie, Paris, 273-287.

BOUCHÉ M.-B. (1971) — Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes

illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. *In* Pesson « La vie dans les sols », éd. Gauthier-Villars, 187-209.

BOUCHÉ M.-B., (1972) — Lombriciens de France. Ecologie et systématique. Ed. I.N.R.A., Ann. zool. — écol. anim., numéro spécial 72-2, 1-671.

BOUCHÉ M.-B., (1972 a) — Répartition des vers de terre appréciée par le rapport carbone/azote dans les types d'humus en France. *In C.R.*, du IV° Colloqvivm Pedobiologiae, Dijon, septembre 1970, éd. I.N.R.A., Ann. zool. — écol. anim., 71-7, 481-492.

BOUCHÉ M.-B., F.L.-I — Fonctions des lombriciens I. Mésologie, distribution et rôle des lombriciens dans quelques écosystèmes forestiers. In « Thécamoebiens, Nématodes et Lombriciens des stations forestières de la R.C.P.-40. Monographie de la R.C.P.-40, 4, éd. C.N.R.S. (sous presse).

BOUCHÉ M.-B., sous presse a — Toward a synthesis of the I.B.P. earthworm data.

BOUCHÉ M.-B., sous presse b — Etude de l'activité des invertébrés épigés prairiaux. I. Résultats généraux et géodrilologiques (Lumbricidae : Oligochaeta). BOUCHÉ M.-B., en prép. — Discussion d'écologie. III. Remarques sur les transferts entre maillons

trophiques

BOUCHÉ M.-B. et KRETZSCHMAR A., (1974) — Fonctions des lombriciens. II. Recherches méthodologiques pour l'analyse du sol ingéré (étude du peuplement de la station R.C.P.-165/P.B.I.). Rev. écol. biol. sol, 11, 127-139.

127-139.

BRÜSEWITZ G., (1959) — Untersuchungen über den Einfluss des Regenwurms auf Zahl und Leistungen von Mikroorganismen im Boden. Arch. Microbiol., 88, 58-82.

BURGESS A. et RAW F., (1967) — Soil biology. Academic press, London, 1-532.

CROSSLEY D.-A., REICHLE D.-E. et EDWARDS C.-A., (1971) — Intake and turnover of radiocesium by earthworms (Lumbricidae). Pedobiologia, 11, 71-76.

DARWIN C., (1837) — On the formation of the mould. Proc. geol. soc. London, 5, 505-509.

DARWIN C., (1881) — The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits. Ed. John Murray and Co., London, 1-326.

DICKINSON C.-H. et PUGH G.-S.-F., (1974) — Biology of plant litter decomposition. Academic press, 2 vol.,

DOMMERGUES Y., (1973) — Principes de méthodologie en microbiologie du sol. *In* « Nouveaux documents pour une étude intégrée en écologie du sol », éd. C.N.R.S., R.C.P.-40, Paris, 13-30. DUCHAUFOUR Ph., (1972) — Processus de formation des sols. Ed. C.R.D.P., Nancy, 1-184.

EKHARDT F.-E., (1973) — Plant strategy, CO₂ — exchange and primary production. Oecol. Plant., 8, 3, 309-312.

EVANS A.-C., (1948) — Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. II. Some effect of earthworms on soil structure. Ann. applied biol., **35**, 1-13.

JEANSON-LUUSINANG C., (1963) — Etude experimentale de l'action de *Lumbricus herculeus* Savigny (Oligochaeta, Lumbricidae) sur la microflore totale d'un milieu artificiel. *In* Doeksen et van der Drift, soil organisms, North-Holland, Amsterdam, 266-270.

KRETZSCHMAR A., sous presse — Quantification écologique des galeries de Lombriciens : techniques et premières estimations.

LAVELLE P., sous presse — Consommation de terre par une population naturelle de vers de terre Milsonia anomala, Omodeo (Acanthodrilidae -Oligochètes). 1° Coll. soc. écol., Montpellier, mai 1973 MÜLLER G., (1965) — Bodenbiologie. Ed. Gustav Fischer, Jena, D.D.R., 1-889.

MÜLLER P.-E., (1879 et 1884) — Studier over Skovjord, som Bidrag til Skovdyrkningens Theorie. Tidsskrift for Skovbrug tome 3 (1879), tome 7 (1884). Traduit en français à partir de l'édition allemande sous le titre : recherches sur les formes naturelles de l'humus. Ann. sci. agron. fr. étrang., 1, 1-351 (1889).

NEF L., (1957) — Etat actuel des connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières des forèts. Agricultura, 5, 245-316.

PARLE J.-N., (1963) — A microbiological study of earthworm casts. J. gen. microbiol., 31, 13-22.

POINSOT N., (1966) — Existence d'un comportement constructeur chez un collembole Isotomidae Subisotoma variabilis (Gisin 1949). Rev. écol. biol. sol, 3, 173-178.

RAPP M., (1971) — Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. Ed. C.N.R.S., R.C.P.-40, Paris, 2, 19-177.

SPITZ F., (1967) — La production des micromammifères consommateurs primaires. In Lamotte et Bourlière « Problèmes de productivité biologique », éd. Masson et Cie, 159-181.

STÖCKLI A., (1928) — Studien über den Einfluss des Regenwurms auf Beschaffenheit des Bodens. Landwirtschaftl. Jahrb. Schweiz, 42, 1-121.

STÖCKLI A., (1949) — Der Einfluss der Mikroflora und -fauna auf die Beschaffenheit des Bodens. Z. Pflanzenern. Düng. Bodenk., 45, 41-53.

VEDY J.-C., (1972) - Cité par Duchaufour, op. cit., Sci. du sol.

VOISIN A., (1967) — Productivité de l'herbe, Flammarion, Paris, 1-467.

WATERHOUSE D.-E., (1974) — The biological control of Dung. Scientific american, 230, 4, 100-109.

WILCKE D.-E., (1955) — Bemerkung zum Problem des erdzeitlichen Alters der Regenwürmer. Zool. Anz, 154, 149-156.

LOMBRICIENS ET HUMIFICATION : UN ASPECT NOUVEAU DE L'INCORPORATION MICROBIENNE D'AZOTE INDUITE PAR LES VERS DE TERRE

T. BHATNAGAR

I.N.R.A., FAUNE DU SOL 7, RUE SULLY 21034 DIJON CEDEX

I. INTRODUCTION

Dès l'origine du concept de type d'humus, les mulls ont été associés à la présence des vers de terre (MULLER, 1878, 1882). L'étude de multiples sols a permis à de nombreux auteurs (JONGERIUS, 1960 ; KUBIENA, 1955 ; etc.) de confirmer cette observation. BOUCHÉ (1971) a vérifié cette constatation par une étude statistique de 1 400 sites répartis sur toute la France et a montré qu'aux sols bien humifiés (C/N < 13) étaient associés les vers de terre anéciques : il conclut à une coévolution des éléments de la biogéocénose conduisant aux divers types d'humus. Les anéciques sont des lombriciens laboureurs dont on trouvera la définition stricte dans BOUCHÉ (1972).

Ceci n'explique pas les mécanismes de la relation C/N-anéciques. Ces mécanismes sont complexes, car ils font notamment intervenir les multiples aspects fonctionnels des microrganismes et des vers de terre. Dans l'évolution du rapport C/N, l'un des éléments, l'azote, résulte d'un bilan fixation/dénitrification au niveau de l'écosystème, plus précisément dans le sol, et intervient ainsi dans le rapport global du C/N. Je me suis attaché à étudier les relations lombriciens-microrganismes, et particulièrement l'influence de cette relation sur le bilan d'azote. En raison de leur aspect étonnant, je présente ici les premiers résultats sur les fixateurs d'azote vivant dans la drilosphère. Cette drilosphère, zone d'influence des lombriciens dans la périphérie de leur galerie (Bouché, présent ouvrage) est un milieu remarquable. Les parois des galeries sont plus sombres que leur entourage; cette différence de couleur dans la drilosphère est due à l'activité des vers de terre, qui y déposent matières organiques et éléments minéraux (GRAFF, 1967).

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1) Site de recherche

Les recherches ont été effectuées dans une prairie permanente datant au moins de 1840, située au Monastère de Cîteaux, à 30 km au sud de Dijon. Le sol est presque neutre, lessivé, de texture fine (90 % de limon). La végétation est un Lolio-cynusoretum. La biomasse des vers de terre est d'environ 300 kg par hectare en poids sec, répartis en douze espèces dont les principales sont : *Nicodrilus longus* (Ude) et *Nicodrilus nocturnus* var. *cistercianus* (Bouché). L'activité de cette biomasse est importante de septembre à novembre, modérée jusqu'à mars, faible ou nulle à partir d'avril (Bouché, sous presse). Les lombriciens creusent des galeries jusqu'à un mètre de profondeur, environ.

2) Expériences sur le terrain - échantillonnage

Une fosse de 1,20 m de large et de 1,40 m de profondeur a été creusée et protégée des intempéries (pluie, neige) par une tente. Le lendemain, avant d'effectuer les premiers prélèvements, on a rafraîchi verticalement la coupe en retirant une tranche de sol d'une épaisseur de 30 cm. Cette coupe a été réalisée au moment du prélèvement de sol à analyser, pour éviter que la paroi de la fosse ne subisse une évolution microbiologique anormale. La terre a été prélevée dans les parois des galeries (drilosphère) et entre les galeries (sol « témoin »), en distinguant 4 horizons, (a) de 6 à 20 cm de profondeur, (b) de 20 à 40 cm, (c) de 40 à 60 cm et (d) en dessous de 60 cm. On n'a pas effectué de prélèvement dans la drilosphère du premier horizon (0 à 6 cm de profondeur), le mélange de nombreuses racines, de galeries d'insectes et de multiples terriers de vers de terre rendant sa différenciation quasi impossible. Le sol des galeries mis successivement à jour a été prélevé à l'aide de gouges stériles, d'un diamètre variant de millimètre en millimètre entre 2 et 8 mm. On a collecté dans la galerie une couronne de terre de 2 mm d'épaisseur. Dans chacun des 4 horizons, on a prélevé environ 600 sous-prélevats (= contenu d'une gouge), qui ont été mélangés pour obtenir un prélevat par horizon. Un prélevat de sol-témoin fut également constitué pour chaque horizon à l'aide d'un couteau

3) Conditions météorologiques

Les travaux ont été effectués à deux dates (A = 31.11.73 et B = 17.1.74), dans les conditions météorologiques figurant au tableau I.

Tableau I Données météorologiques.

Facteurs climatiques	30 novembre 1973	17 janvier 1974
Température atmosphérique diurne	0° à 4°	1° à 8°
Température du sol à 6 cm de prof.	4°	5°
Température du sol à 70 cm de prof.	10°	13°
Précipitations	neige	pluie la veille

4) Numération des bactéries : fixatrices d'azote (aérobies et anaérobies) et dénitrificatrices.

Les techniques de suspension-dilution du sol et de milieux de culture électifs ont été utilisés selon les méthodes décrites par POCHON et TARDIEUX (1962). Pour les bactéries fixatrices d'azote anaérobies, j'ai utilisé le milieu modifié par BALANDREAU (1973). Je me suis servi de la technique de la réduction C₂H₂ → C₂H₄ pour déceler la présence des bactéries N-fixatrices aérobies (BALANDREAU, 1973).

5) Méthode d'interprétation

L'expression du nombre de germes par gramme de sol nous renseigne mal sur la distribution du peuplement réel des microrganismes au terrain. Il est essentiel de rapporter les numérations à des volumes de sol. Pour cela, on échantillonne une drilosphère

« standard », en admettant que la drilosphère réelle est une couronne de 2 mm d'épaisseur ceinturant les galeries. Notre échantillonnage et nos calculs s'appuient sur cette convention.

Grâce aux travaux de KRETZSCHMAR (en prép.), on sait que la surface des galeries est d'environ 4,6 m² par mètre carré de surface, que les galeries se distribuent dans le sol de façon hétérogène, les divers horizons n'ayant pas la même densité de terriers ; cette hétérogénétic intervient dans nos calculs (fig. 3). A Cîteaux, il y a un nombre négligeable de galeries en dessous de 1 mètre ; de 0 à 6 cm, il est très difficile de les distinguer en raison de Jeur multiplicité et de nombreuses interférences (racines, galeries d'insectes, etc.). Le présent rapport traite donc de l'activité observée de – 6 à – 100 cm dans la drilosphère « standard » (D) par rapport au sol ne comportant apparemment pas de galeries (S). La drilosphère correspondante (4,6.10² dm² x 2,0.10–² dm = 9,2 dm³) et le volume des galeries (4,45 dm³) ont été considérés comme ayant une hétérogénéité semblable à celle des galeries (en considérant que les différentes classes de diamètres se distribuent de la même façon, ce qui est en toute rigueur insuffisant et sera précisé ultérieurement).

Le nombre de germes a donc été rapporté pour chaque horizon selon la formule d.Vhd.Dg pour la drilosphère et d.Vh-(Vhg + Vhd).Sg pour le sol-témoin, où d est la densité du sol, Vh le volume de l'horizon considéré, Vhd le volume de la drilosphère de l'horizon, Vhg le volume « gazeux » des galeries de l'horizon ; Dg et Sg le nombre de germes par gramme de terre sèche, respectivement dans la drilosphère et dans le sol-témoin.

Comme la détermination de la densité de terre propre à la drilosphère et au « sol-témoin » est délicate et probablement peu différente entre elles, j'ai adopté, pour traduire l'importance relative de la drilosphère, le rapport :

$$Rdc = \frac{d. Vhd. Dg}{d. Vh - (Vhg + Vhd). Sg}$$
 (1)

Rdc = rapport drilosphérique au champ.

Le rapport Rdc a été établi pour chaque horizon. Pour l'ensemble du profil considéré (- 6 à - 100 cm = 94 cm), le rapport Rdc total (Rdct) est la somme des Rdc de chaque horizon, pondérée par l'importance relative de cet horizon.

Par analogie avec les travaux sur la rhizosphère, où le nombre de germes de celle-ci est rapporté au sol-témoin par gramme de terre, j'exprime aussi mes résultats sous la forme d'un rapport drilosphérique pondéral :

$$Rdp = \frac{Dg}{Sg} \tag{3}$$

Si Rdp permet des comparaisons avec la littérature, Rdc donne une appréciation des phénomènes aux champs.

III. RÉSULTATS

1) Présentation des résultats

En vue d'une étude comparative, nous avons analysé 4 échantillons de sol pris dans la drilosphère et le sol-témoin, dans un profil de 6 à 100 cm. La densité des bactéries fixatrices d'azote (aérobies et anaérobies) et dénitrificatrices est donnée dans les tableaux II et III. Les analyses microbiologiques de la drilosphère ont été effectuées sur les échantillons prélevés à la date A dans les deux premiers horizons (a et b). Nous n'avons pas cherché ici à mettre en évidence les effets saisonniers; c'est la raison pour laquelle les résultats obtenus sur les échantillons prélevés dans les 4 horizons à la date B sont particulièrement détaillés.