

## Jachère et biologie du sol en Afrique tropicale

Jean-Luc Chotte\*, Robin Duponnois\*, Patrice Cadet\*\*, Amoncho Adiko\*\*\*,  
Cécile Villenave\*, Constance Agbogba\*\*\*\*, Alain Brauman\*

### L'écosystème du sol

Par définition, l'écologie désigne la science de l'habitat; après s'être intéressée aux espèces individuelles (auto-écologie), puis aux assemblages d'espèces (synécologie), elle a pris conscience de l'importance des interactions non seulement entre les espèces mais aussi entre les espèces et leur milieu; cette évolution de l'écologie vers une approche systémique, a donné naissance à la notion d'écosystème (Barbault, 1992). Diverses équations ont été proposées à l'appui de cette définition :

Écosystème = biotope + biocénose

où le *biotope* est le milieu qui héberge l'ensemble des populations; la *biocénose* (ou communauté) est l'ensemble des populations qui habitent un même milieu (la *population* est l'ensemble des individus d'une même espèce).

La systémique analyse les modalités selon lesquelles les propriétés des éléments (ici biotope et biocénose) et leurs interactions aboutissent à des propriétés globales nouvelles, non réductibles à la simple somme de leurs propriétés propres. Dans l'équation, le signe + est donc beaucoup plus qu'un signe additif. Tout système complexe est organisé en niveaux hiérarchisés : il fait partie d'un système plus vaste, il est composé de sous-systèmes. Le choix des différents niveaux d'observation et d'étude dépend des questions posées et des actions envisagées.

Cette synthèse résume les résultats, obtenus dans le cadre du programme *Jachère*, qui concernent l'écosystème du sol.

Le sol est traversé par des flux d'énergie et de matière dont la régulation est en grande partie assurée par les communautés vivantes qui le colonisent. Le sol assure la stabilité de ces échanges; il représente l'un des compartiments de l'écosystème à partir duquel il est possible, dans une rotation jachère-culture, de tirer les « bénéfiques » de la phase de jachère.

\* Laboratoire de biopédologie, Institut de recherche pour le développement (I.R.D., ex-Orstom), B.P. 1386, Dakar (Sénégal).

\*\* Sasex-Institut de recherche pour le développement (I.R.D., ex-Orstom), Private Bag +02, Mount Edgecombe, 4300 Kwazulu Natal (Afrique du Sud).

\*\*\* C.N.R.A., station de recherche de Bimbresso, B.P. 1536, Abidjan (Côte-d'Ivoire).

\*\*\*\* Université Cheikh-Anta-Diop (Ucad), Département de biologie animale, Dakar (Sénégal).

## La biocénose tellurique

La classification des organismes du sol selon leur taille est souvent adoptée, bien qu'elle n'ait aucune valeur systématique (Swift *et al.*, 1979); elle permet de différencier trois ensembles :

- les organismes dont la taille est supérieure au centimètre (macrofaune);
- les organismes dont la taille est comprise entre deux cents micromètres et un centimètre (microfaune);
- les organismes microscopiques (micro-organismes).

À ces organismes, on ajoute un quatrième ensemble : celui des organes souterrains des végétaux.

### *Organismes de la macrofaune*

Les organismes de la macrofaune sont principalement représentés par des invertébrés. Certains de ces organismes construisent des structures organo-minérales de grande taille qui perdurent de longues périodes – de quelques mois à quelques années; ils développent, à des degrés divers, des relations mutualistes avec les micro-organismes dans leur tube digestif (rumen interne) et (ou) dans les structures qu'ils créent que l'on peut comparer à des rumens externes. En Afrique tropicale, ces organismes comprennent principalement les termites, les vers de terre et les fourmis. En raison de l'impact de leur activité sur les caractéristiques du milieu, ces organismes sont aussi appelés les *ingénieurs de l'écosystème*.

#### *Les termites*

En milieu tropical et en termes de densité, les termites constituent la pédofaune dominante (Wood & Sands, 1978). En raison des dégâts causés par certaines espèces sur les plantes vivantes (Agbogba & Roy-Noël, 1982) et de la capacité de minéralisation importante sur la matière organique de certains groupes, les termites sont perçus comme particulièrement nuisibles. Pourtant, ils participent activement à la structuration physique (aération, porosité, agrégation; Lobry de Bruyn & Conacher, 1994) et au maintien des propriétés édaphiques du sol à travers la dégradation de la matière organique (cellulolyse, ligninolyse), la concentration et le stockage des nutriments (azote, phosphore). Cette capacité de dégradation a une influence prépondérante sur la dynamique de la matière organique dans certains écosystèmes; ainsi, en savane sub-sahélienne, leur impact sur la décomposition des tissus végétaux est du même ordre que celui des herbivores (Lepage, 1981).

#### *Les vers de terre*

Les vers de terre sont abondants et constituent de fortes biomasses dans les situations où la pluviométrie dépasse les mille à mille cent millimètres. Dans les savanes de l'Afrique de l'Ouest, les vers de terre géophages, qui se nourrissent de la matière organique du sol, constituent souvent le groupe dominant, contrairement aux zones tempérées où les vers de terre épigés ou anéciques qui consomment essentiellement la litière, prédominent (Lavelle *et al.*, 1990). L'activité des vers entraîne des conséquences physiques sur le sol (structure) et biochimiques (dynamique de la matière organique; Blanchard *et al.*, 1999; Villenave, 1999); par leurs déplacements dans le sol et par les galeries qu'ils créent, les vers de terre induisent une augmentation de la macroporosité et de l'infiltration de l'eau; leurs déjections - les turricules -, déposés soit dans le sol, soit en surface, sont généralement plus riches en carbone organique, azote total et cations échangeables, que le sol environnant (Hauser *et al.*, 1997).

## **Organismes de la microfaune**

Ce groupe comprend une faune très diverse, essentiellement composée de micro- et de macro-arthropodes (myriapodes, isopodes) et de nématodes. Contrairement à la macrofaune, les structures qu'ils produisent sont uniquement organiques; elles ont des durées de vie plus courtes que celles qui sont issues de l'activité des macro-organismes (Giller *et al.*, 1997).

### *Les arthropodes*

Les arthropodes vivent essentiellement dans la litière dont ils se nourrissent. Ces organismes fractionnent de façon active les matières végétales; dans les structures qu'ils créent, une forte activité de la microflore se développe, qui est comparable au «rumen externe» des ingénieurs de l'écosystème.

### *Les nématodes*

Les nématodes se nourrissent de matières organiques; de nombreuses espèces sont des parasites des plantes; généralement, leur action parasitaire se manifeste par la présence de cellules nécrosées sur, et dans, les racines des plantes qu'ils attaquent (Duponnois *et al.*, 1997); ces tissus nécrosés provoquent un dysfonctionnement du système racinaire qui se traduit par une réduction de sa capacité d'assimilation des éléments nutritifs et de l'eau et donc par un mauvais développement de la plante; ces organismes ubiquistes sont les principaux responsables des dégâts causés aux cultures (Luc *et al.*, 1990).

Les formes libres des nématodes se nourrissent de micro-organismes et de débris organiques. Des études conduites en milieu tempéré ont clairement établi l'impact des nématodes bactériophages et fongivores sur la minéralisation de l'azote: ils participent pour près de vingt-cinq pour cent à la minéralisation totale (Verhoef & Brussaard, 1990). Ferris *et al.* (1997) indiquent que le taux de prédation d'un nématode est estimé à  $2,5 \cdot 10^5$  cellules bactériennes par jour; en outre, cette activité est localisée de préférence dans la rhizosphère et participe à la couverture des besoins azotés des plantes dans des sols où l'activité de la microflore est réduite (Ingham *et al.*, 1985; Ferris *et al.*, 1997); jusqu'à présent, et pour les sols tropicaux, cet aspect est très faiblement documenté.

## **Micro-organismes**

La séparation traditionnelle entre règne végétal et règne animal ne peut pas s'appliquer aux micro-organismes dans la mesure où tous les intermédiaires peuvent être rencontrés, entre un organisme chlorophyllien immobile et un organisme mobile hétérotrophe. Les micro-organismes sont désormais considérés dans un règne distinct du règne végétal et du règne animal. L'absence de critères morphologiques qui permettent leur classification, liée au manque de fossiles, a longtemps empêché (avant 1960) toute classification bactérienne ainsi que toutes études des relations qu'elles pouvaient établir entre elles ou avec le milieu. Dans les années soixante-dix, l'utilisation de l'ARN-16S par Carl Woese (1987), comme molécule étalon de l'évolution, a enfin permis de placer les microorganismes par rapport aux autres règnes. Woese (1987) a ainsi défini trois domaines: Archea, Bacteria, Eucarya, au lieu des cinq précédents (plantes, animaux, protistes et champignons) où les procaryotes (organismes sans noyau) occupaient deux des trois embranchements; de ce fait, la microbiologie est devenue à part entière une science du vivant où les inter-relations entre les communautés microbiennes et leurs relations avec le milieu peuvent être étudiées à l'aide des méthodes moléculaires. Dans cette synthèse, il nous paraît important de présenter brièvement quelques caractéristiques des groupes de micro-organismes étudiés dans le cadre du programme *Jachère*; cette approche des communautés complète les résultats qui concernent les mesures de la biomasse microbienne totale.

### *Les bactéries diazotrophes*

La productivité des systèmes agricoles repose en grande partie sur la disponibilité d'eau et de nutriments au sein desquels l'azote est un élément vital. Dans les milieux pourvus d'une réserve organique suffisante, l'oxydation microbiologique des composés organiques représente la principale source d'azote assimilable par les cultures (Chotte *et al.*, 1998); dans les milieux pauvres, les flux d'azote sont sous le seul contrôle des micro-organismes fixateurs; ces organismes sont équipés du matériel enzymatique qui leur permet de réduire l'azote atmosphérique en ammonium; parmi les organismes du sol, seules les bactéries sont dotées de cet équipement; ces organismes diazotrophes tirent l'énergie nécessaire à la réduction de l'azote atmosphérique des processus photosynthétiques (Cyanobactéries) ou de la dégradation hétérotrophe des composés organiques; dans ce dernier cas de figure, il s'agit d'organismes libres ou symbiotiques. Les résultats qui concernent les fixateurs symbiotiques ne sont pas présentés dans cette synthèse. Les cyanobactéries n'ont pas fait l'objet de travaux dans le cadre de ce projet. Cependant, leurs impacts doivent être soulignés, tant sur le cycle de l'azote et sur la fertilité chimique des sols que sur leurs propriétés physiques (Reynaud, 1987; Rogers & Burns, 1994; Cogle *et al.*, 1995). Les bactéries libres fixatrices appartiennent à de nombreux genres; elles sont majoritairement localisées dans la rhizosphère des végétaux (Döbereiner & Pedrosa, 1987); l'impact positif de leur activité sur le budget azoté des sols tropicaux d'Afrique de l'Ouest a déjà été noté (Roberston & Rosswall, 1986; Abbadie *et al.*, 1992); pour la savane de Lamto, ces auteurs estiment que vingt pour cent des entrées d'azote dans le sol sont dus à l'activité de ces micro-organismes; évidemment, ces apports, équivalents à douze kilogrammes d'azote par hectare, ne couvrent pas les besoins des cultures, mais ils représentent une source d'azote non négligeable.

### *Les champignons endomycorhizogènes*

Parmi les micro-organismes qui évoluent dans la rhizosphère, il est généralement admis que les champignons endomycorhizogènes à arbuscules contribuent largement au développement des plantes (Bethlenfalvay & Linderman, 1992). Ces champignons sont observés dans des conditions écologiques très variées (Gerdemann & Nicolson, 1963); l'association symbiotique entre le champignon et la plante-hôte joue un rôle très important dans l'assimilation des nutriments par la plante (Harley & Smith, 1983); elle améliore l'absorption des éléments minéraux à faible mobilité comme le phosphore (Bolan, 1991), des micro-nutriments (Cooper, 1984), mais aussi de l'azote (Barea *et al.*, 1987; 1991). Le champignon intervient également dans la nutrition hydrique (George *et al.*, 1992) et il peut avoir une activité antagoniste contre divers pathogènes (Dehne, 1982; Duponnois & Cadet, 1994). Les hyphes qui colonisent le sol jouent un rôle non négligeable dans la formation et dans la stabilité des agrégats (Hamel *et al.*, 1997). Le symbiote fongique exerce une activité sélective vis-à-vis de la structure de la communauté végétale dans un écosystème (Francis & Read, 1994). Dans le sol, le champignon se trouve sous différentes formes de propagules (spores, hyphes ou morceaux de racines contenant des vésicules); parmi toutes ces formes de dissémination, les hyphes constituent la source principale d'inoculum (Sylvia & Jarstfer, 1992).

### *Les organes souterrains des végétaux*

Le sol est également colonisé par les organes souterrains des végétaux, principalement par leurs racines. La présence de ces organes entraîne de multiples conséquences sur les autres communautés vivantes mais aussi sur les caractéristiques physico-chimiques des sols. Au cours de leur croissance, les racines exercent une pression sur les particules minérales qui entraîne leur réorganisation (Foster, 1986); conjointement, elles exsudent des composés organiques qui favorisent la formation d'agrégats. Ces produits racinaires représentent une des principales voies d'entrée de carbone organique dans les sols (Sauerbeck & Johnen,

1976). L'intensité de ces processus est particulièrement élevée dans la zone de sol située immédiatement au contact des racines, ou *rhizosphère*; cette zone héberge une grande diversité de micro-organismes; elle est aussi le siège d'une intense activité biologique (Bottner & Billes, 1987). À la mort des végétaux, la litière racinaire représente une source importante de nutriments. À Lamto (Côte-d'Ivoire), la majeure partie de l'azote utilisé par les herbacées de la savane en cours de régénération provient de la litière racinaire de la végétation précédente (Abbadie *et al.*, 1992).

### Diversité taxonomique

La diversité des organismes qui colonisent le sol représente l'un des paramètres essentiels dans l'expression de sa « qualité ». Cette notion regroupe deux aspects (Fournier & Pichot-Viale, 1995) :

- le nombre d'espèces (diversité spécifique) ou de genres (diversité générique);
- la régularité <sup>(1)</sup>, modalité selon laquelle les individus, pour un nombre d'espèces ou de genres, se répartissent entre ceux-ci.

L'information apportée par la dernière notion est plus complète que celle qui est fournie par le nombre d'espèces; elle matérialise une approche intuitive: si parmi  $n$  espèces, l'une d'elles concentre la plus grande partie des individus, la communauté est peu diversifiée; au contraire, la communauté est qualifiée de « très diversifiée » si elle est constituée d'un grand nombre d'espèces moyennement abondantes. Plusieurs indices de diversité, qui intègrent ces deux notions, ont été proposés pour décrire la diversité d'un inventaire; l'indice de Gleason est fondé sur un modèle de distribution des individus en espèces; son estimation est fondée sur la croissance logarithmique du nombre d'espèces en fonction du nombre d'individus; cet indice illustre la vitesse avec laquelle le nombre d'espèces inventoriées croît lorsque le nombre d'individus augmente; avec cet indice, la diversité est grande si l'augmentation du nombre d'espèces est rapide. En revanche, l'indice de Shannon est indépendant du mode de distribution des individus; il est le produit de la régularité par le nombre d'espèces (en logarithme).

Le calcul de ces indices pose un certain nombre de problèmes pratiques. La notion du nombre d'individus n'est probablement pas la plus adaptée quand on s'intéresse à des espèces de tailles différentes comme celles qui colonisent le sol (vers de terre, bactéries); en outre, il est très rare de disposer des compétences taxonomiques pour identifier à un même niveau de précision (genre, espèces) l'ensemble des groupes rencontrés; en conséquence, les analyses portent très souvent sur un inventaire d'organismes de taille proche; on parle dans ce cas de la « diversité d'une collection » (diversité des insectes, etc.); la notion de biocénose est remplacée par celle de taxocénose; parfois, cette approche est encore « réduite » en prenant en compte le type de biotope; la diversité est plus écologique que taxonomique (diversité des insectes associés aux arbres, etc.); la caractérisation de la diversité des organismes d'un écosystème concerne donc plus un ensemble biologique ciblé que la totalité des organismes présents; l'étude de la diversité d'un tel ensemble doit absolument intégrer ses variations spatiales et temporelles.

### Le biotope du sol

#### Notion d'habitat

Le sol est un biotope original à l'interface de la biosphère et de la lithosphère; il est formé de particules primaires, organiques et minérales, et secondaires issues de la transformation des constituants primaires. Ces composés s'associent entre eux à des degrés divers pour

(1) *Evenness* en anglais, traduit parfois par « équitabilité ».

former des agrégats dont la stabilité dépend de la nature des liaisons (attraction électrique, complexation...). Ces particules délimitent, entre elles, des pores dans lesquels gaz et liquide peuvent circuler. La taille et la forme des pores (Kilbertus, 1980; Elliott & Coleman, 1988), le potentiel hydrique de l'eau (Seifert, 1964; Dommergues & Mangenot, 1970; Linn & Doran, 1984), la présence de substrat (carbone assimilable, organismes proies...; Gray & William, 1971) les conditions d'aération (Letey *et al.*, 1980), sont autant de paramètres qui contrôlent la distribution et l'activité des organismes dans les sols. Hattori (1988) propose un modèle de répartition spatiale des bactéries différent de celui des champignons et des protozoaires, car les bactéries sont localisées de préférence dans les agrégats, alors que les champignons colonisent leur surface. Killham *et al.* (1993) enregistrent une minéralisation plus élevée lorsque les processus interviennent dans les pores d'une taille comprise entre six et trente micromètres, que dans ceux qui interviennent dans des pores de taille inférieure (moins de 6 µm). Les agrégats d'une taille supérieure à trois cents micromètres présentent une activité minéralisatrice (CO<sub>2</sub>) et enzymatique plus intense que celle des agrégats d'une taille inférieure (Elliott, 1986; Gupta & Germida, 1988). Cependant, ces informations sur la localisation des principales fonctions du compartiment microbien sont très largement dépendantes de la nature (soluble *versus* particulaire) de la source énergétique accessible aux micro-organismes; dans une étude récente, Chotte *et al.* (1998) montrent que la dynamique des micro-organismes associés aux résidus végétaux est totalement différente de celle des organismes localisés dans des micro-agrégats stimulés par un apport organique soluble; les premiers trouvent, dans ces débris organiques, des composés assimilables qui leur permettent un développement rapide; ils sont cependant plus exposés aux contraintes extérieures (prédation) que les micro-organismes associés aux micro-agrégats, qui trouvent dans ces structures une niche protectrice; en conséquence, la contribution à la minéralisation totale du carbone des organismes associés à ces résidus est plus élevée que celle des organismes présents dans les micro-agrégats.

Ces travaux démontrent clairement que le sol est constitué d'une mosaïque de sites hétérogènes et que leurs contributions à son fonctionnement global peuvent être très différentes; ces notions de localisation et d'activité sont reprises dans la définition la plus « moderne » de la niche écologique, proposée par Odum; pour cet auteur, la niche écologique d'une espèce est à la fois son « adresse » et son rôle dans la chaîne trophique; cependant, tout comme la notion d'écosystème, les propriétés globales d'une niche résultent plus que d'une simple addition de ces deux termes; elles sont le fruit de leurs interactions. L'habitat constitue donc l'un des sous-systèmes de l'écosystème sol; il constitue un niveau d'observation et d'organisation privilégié des processus intervenant à l'échelle du sol.

### **Habitats microbiens**

Le choix des différents niveaux d'organisation d'un écosystème en une série de sous-systèmes est pragmatique; il dépend des objets et des processus retenus; le sol est traversé par des flux d'énergie, accompagnés de flux de matière (azote minéral, etc.); les micro-organismes sont au centre des processus de transformation et de libération de ces flux; leurs habitats constituent donc un niveau d'organisation élémentaire. Beare *et al.* (1995) proposent un modèle conceptuel organisé autour de cinq niveaux; l'étude des habitats microbiens dans les sols en jachère s'est inspirée de ce modèle dont une version simplifiée est proposée; elle comprend trois habitats distincts, représentatifs des voies d'entrée et de stockage de l'énergie, représentée par le carbone organique, dans les sols :

- les résidus organiques : source importante de carbone dont la décomposabilité varie selon leur nature; ils sont le siège de l'activité des micro-organismes saprophytiques et des ingénieurs du sol; cet habitat peut être géré par des apports variables, en quantité et qualité; ce compartiment est représentatif des formations végétales et des systèmes de cultures;

- la rhizosphère : source importante de carbone dont la décomposabilité est supérieure à celle des résidus végétaux ; elle héberge des organismes saprophytiques, symbiotiques et des parasites ; les relations biologiques y sont donc intenses et diverses ; cet habitat peut être manipulé soit par l'introduction d'organismes, soit par la sélection d'un végétal ;

- l'agrégatosphère : compartiment de stockage des produits de la décomposition des diverses sources organiques ; l'association de la fraction argileuse et de ces constituants organiques colloïdaux participe à la création d'agrégats ; ce compartiment est soumis à la fois à l'influence des pratiques culturales et des ingénieurs du sol (par exemple les termites humivores).

Dans les travaux exposés, les habitats ont été isolés par une méthode de fractionnement physique, dans laquelle l'énergie de dispersion est très faible (Chotte *et al.*, 1994) ; cette méthode consiste en une série de tamisage et de centrifugation pratiquée sur un échantillon de sol non perturbé, préalablement disséqué manuellement ; cette méthode a déjà été testée dans d'autres travaux (Kabir *et al.*, 1994 ; Chotte *et al.*, 1998).

### **Sources d'hétérogénéité des habitats**

De nombreuses études mettent l'accent sur les caractéristiques physico-chimiques des sols parmi les facteurs responsables de l'hétérogénéité des habitats ; cependant, ces facteurs, s'ils sont essentiels, ne sont pas les seuls à prendre en considération ; la présence d'organismes vivants est également une source d'hétérogénéité. Les vers de terre modifient profondément les caractéristiques physiques, organiques et biologiques du sol en creusant des galeries, en ingérant du sol et des résidus organiques (Barois & Lavelle, 1986 ; Martin, 1991 ; Blanchart *et al.*, 1993). L'action des termites et des fourmis est également importante parmi les organismes de la macrofaune ; par leur action de fouissage, de transport et d'accumulation dans leur nid, l'action des termites et des fourmis est similaire à celle des vers de terre ; Fall *et al.* (1999) montrent que la muraille interne d'une termitière de cubitermes possède une teneur en carbone organique cinq fois plus élevée que celle du sol témoin ; la teneur en argile, six fois plus élevée ; associées à ces variations, les auteurs notent une activité dénitrifiante et une biomasse microbienne plus élevées que dans le sol témoin.

À l'échelon du terroir ou de l'écosystème, la composition et la structure des communautés végétales constituent une nouvelle source d'hétérogénéité, au moins aussi importante que les précédentes. Les arbres exercent une influence significative sur l'ensemble des propriétés physiques, chimiques et biologiques des sols ; cet effet est particulièrement sensible sur les caractéristiques du sol situé sous la canopée ; il s'atténue lorsque l'on s'éloigne du tronc (Belsky *et al.*, 1993). Au Sénégal, Bernhard-Reversat (1982) mesure, *in situ*, sous couvert de *Acacia senegal*, des quantités d'azote minéral, principalement sous forme nitrique, significativement supérieures à celles qui sont enregistrées en plein champ ; cette stimulation des processus de décomposition de la matière organique ne permet pas d'expliquer l'accumulation mesurée de carbone sous les arbres ; plusieurs études expliquent ces résultats :

- soit par une production herbacée accrue sous la canopée en raison de conditions microclimatiques favorables ;

- soit par la présence des racines qui participent activement aux cycles bio-géochimiques du carbone et des éléments nutritifs ;

- soit par la présence de micro-organismes fixateurs libres, présents dans la rhizosphère (Balandreau *et al.*, 1976) ou symbiotiques, associés aux racines des végétaux.

En conclusion, la prise en considération de l'hétérogénéité du sol ne peut être complète que si l'on s'intéresse aux paramètres responsables de cette variabilité à tous les échelons : de l'habitat microbien, à la formation végétale ou aux systèmes culturaux, en passant par la parcelle ; cela est d'autant plus important :

- dans les systèmes à jachères, où les successions végétales peuvent être à l'origine d'apports carbonés qualitativement et quantitativement très variés ;
- dans les sols sableux d'Afrique de l'Ouest où les processus microbiologiques de transformation des ressources organiques prennent le pas sur la gestion des stocks organiques des sols ;
- dans les zones semi-arides où le fonctionnement biologique des sols est erratique et principalement confiné durant la saison des pluies.

Cette approche multi-échelons devrait permettre de préciser :

- les modalités (quels acteurs, quels habitats ?) du fonctionnement biologique des sols sableux ;
- les conditions agricoles (durée du cycle jachère-culture, espèces clés des jachères...) de l'apparition ou de la disparition des groupes biologiques et de leurs sites d'activités.

Cette démarche, mise en œuvre dans le programme *Jachère*, devrait permettre d'envisager de favoriser, par des pratiques adaptées, les groupes biologiques et les sites microbiens essentiels à la durabilité des systèmes agricoles.

## Méthodes d'étude des organismes du sol

L'objet de ce chapitre n'est pas de dresser la liste exhaustive de l'ensemble des méthodes d'étude des organismes du sol mais d'en préciser les grands groupes et de présenter brièvement celles qui ont été utilisées dans le projet *Jachère*.

### Méthodes directes

Les méthodes directes reposent sur l'observation, le comptage et l'identification des organismes ; elles sont particulièrement adaptées à l'étude de la macrofaune et de la microfaune ; ces méthodes nécessitent une étape préalable d'isolement, quels que soient la méthode et l'organisme étudié. Dans le cadre du programme *Jachère*, les analyses de macrofaune ont été réalisées selon la méthode TSBF [Tropical Soil Biology and Fertility] (Anderson & Ingram, 1992) ; pour chaque parcelle, dix monolithes (25 × 25 × 30 cm) de sols sont échantillonnés régulièrement le long d'un transect de cinquante mètres. Les organismes présents dans ces cubes sont ensuite triés manuellement sur le terrain ; ils sont dénombrés et pesés éventuellement. Les groupes taxonomiques les plus fréquents et les plus importants en terme de biomasse ou de densité sont les suivants : les annélides (vers de terre) et parmi les arthropodes, les hexapodes (adultes et larves de coléoptères, fourmis, termites), les myriapodes (chilopodes, diplopodes) et les arachnides (aranéides).

De nombreux autres groupes de macro-invertébrés ont été collectés dont l'abondance était moindre ; ils ont été regroupés sous le terme générique de « autres ». Certaines études, fondées sur la méthode des quadrats (Eggleton *et al.*, 1995), ont permis de classer les termites par régime trophique en distinguant : les champignonnistes, les humivores, les lignivores et les fourrageurs ; pour certains de ces groupes, l'espèce a été déterminée.

L'isolement des nématodes est réalisé selon la méthode de Seinhorst (1962) à partir d'échantillons de sol (d'environ 250 g de sol sec) les nématodes sont identifiés et comptés sous la loupe. Les micro-organismes sont dénombrés après culture en milieu liquide ou solide suite à l'ensemencement d'une solution d'extrait de sol ; le milieu utilisé dépend des organismes recherchés. L'inconvénient majeur de cette méthode réside dans l'hypothèse que chaque organisme viable est supposé développer une colonie alors que les organismes cultivables ne représentent qu'entre 0,1 et 10 pour cent de ceux du sol (Alexander, 1977 ; Amann *et al.*, 1995). Le comptage direct à partir de la solution de sol, après coloration de



l'ADN microbien par un composé fluorescent, pallie en partie ce biais. Les deux méthodes ont été utilisées dans les travaux cités.

### **Méthodes indirectes : dosage de composés spécifiques**

Les méthodes indirectes sont tout particulièrement adaptées à l'étude des micro-organismes ; elles n'ont pas pour objectif de les dénombrer mais d'évaluer leur biomasse à partir d'un composé que l'on estime commun à tous les organismes. Les méthodes les plus répandues concernent le dosage des constituants des parois et des membranes, des constituants nucléiques ou de l'A.T.P. (pour une revue des méthodes, voir Nicolardot *et al.*, 1982) ; la méthode de fumigation extraction (Amato & Ladd, 1988) appartient à cette catégorie ; elle a été retenue dans le cadre du programme *Jachère* ; la biomasse microbienne est estimée à partir de la quantité d'azote libéré par hydrolyse des protéines des parois des micro-organismes tués par des vapeurs de chloroforme ; elle est exprimée en microgrammes de carbone par gramme de sol ( $\mu\text{g C g}^{-1}$  de sol).

### **Mesures des activités microbiennes**

Les mesures des quantités de carbone minéralisé par un sol sont à l'origine des premières méthodes d'estimation de la biomasse microbienne des sols (Jenkinson & Powlson, 1976). Dans les travaux conduits dans le programme *Jachère*, la méthode du fumigation-extraction (*cf. supra*) a été privilégiée, car plus sensible et donc mieux adaptée aux sols sableux ; de plus, une série de mesures d'activités enzymatiques a été réalisée (phosphatase, B-glucosidase, N-acétylglycosamine, amylase et xylanase) ; ces méthodes sont décrites en détail dans la littérature (Tabatabai, 1982). Pour les champignons mycorhiziens, le potentiel infectieux mycorhizogène des sols a été mesuré selon le protocole décrit par Plenchette *et al.* (1989). L'activité potentielle de fixation libre de l'azote a été estimée par la mesure de la réduction de l'acétylène (Turner & Gibson, 1980) ; cette mesure a été appliquée sur les habitats microbiens isolés des sols de jachère.

## **Biologie des sols des jachères soudanaises : cas du Sénégal**

Le terme *jachère*, utilisé ici, exclut les zones où les sols sont laissés nus sans végétation. Ce chapitre concerne les travaux conduits pour la plupart dans ce que Fournier *et al.* (2000) nomment le « centre d'endémisme soudanais » ; dans cette région, les précipitations annuelles varient entre cinq cents et mille quatre cents millimètres depuis le Nord, où elles sont unimodales, jusqu'au Sud, où elles tendent vers la bimodalité (White, 1986). Au Sénégal, les sites étudiés sont localisés à Sonkorong (13° 46' N ; 15° 32' O), pour la zone septentrionale, et à Saré Yorobana (12° 49' N ; 14° 53' O), pour la partie méridionale. Les sols appartiennent à la classe des sols à sesquioxydes, caractérisés par une richesse en sesquioxydes de fer individualisés. Les faciès présentent une grande diversité liée à la nature du matériau, aux conditions topographiques et à l'intensité de l'érosion. Les sols étudiés sont des sols ferrugineux lessivés (Niang, 1995). À Saré Yorobana, ces sols se distribuent le long d'une toposéquence fréquemment rencontrée en Afrique de l'Ouest : sols rouges, sols faiblement ferrallitiques de plateau et de haut de versant, sols ferrugineux puis sols beiges (Colleuille *et al.*, 1994) ; ce sont des sols profonds ; la cuirasse n'apparaît qu'en bordure de plateau et en rupture de pentes. À Sonkorong, cette toposéquence est plus rare. Les sols sont tronqués, souvent remaniés et moins profonds.

Les études présentées dans ce chapitre ont été réalisées sur des parcelles expérimentales mises en place dans le cadre du programme (Diatta, 1994) ; elles ont été conduites en mode

synchrone, c'est-à-dire à partir de prélèvements réalisés simultanément sur des jachères d'âges différents. Des situations représentatives des principaux faciès végétaux ont été choisies. La nomenclature adoptée dans la présentation des résultats est par exemple J5a ou J5p :

- J pour *jachère* ;
- 5 pour l'âge de la jachère (en années) ;
- a ou p pour définir le mode de gestion de la jachère : anthropisé ou protégé.

## Abondance des organismes

### *Macrofaune*

#### *Macrofaune totale*

La macrofaune du sol a une distribution agrégée qui contribue à une forte variance des densités estimées. Les biomasses enregistrées dans les deux zones étudiées au Sénégal sont comprises entre 16,1 et 52,8 grammes par mètre carré. De fortes biomasses sont trouvées dans les jeunes jachères (un an) ainsi que dans les jachères âgées (jachères de plus de 15 ans à Sonkorong ; jachères de plus de 10 ans à Saré Yorobana). Les densités de macro-organismes sont comprises entre quatre cents et deux mille cinquante individus par mètre carré, sans relation stricte avec l'âge de la jachère ; les jeunes jachères présentent une variabilité très importante.

Les groupes les plus abondants sont les termites et les fourmis (tableau I). À Sonkorong, les densités de termites augmentent avec l'âge de la jachère de cent quatre-vingt-douze à cinq cent quatre-vingt-douze individus par mètre carré alors que les densités de fourmis sont maximales dans la jachère de dix ans (176 individus.m<sup>-2</sup>). Les termites représentent sur ce site au minimum quarante-quatre pour cent de la densité totale. L'abondance des autres groupes (coléoptères, myriapodes, vers de terre, et autres invertébrés) tend à augmenter avec l'âge de la jachère. À Saré Yorobana, les densités de termites sont comprises entre trois cent cinquante-neuf et mille cent onze individus par mètre carré ; ils représentent entre cinquante-quatre et soixante-dix-sept pour cent du nombre total de macro-invertébrés (si l'on excepte la parcelle de jachère de 1 an). Les densités de termites sont plus élevées dans les parcelles âgées que dans la parcelle de moins de dix ans. Les fourmis ont également des abondances relatives élevées ; leur densité ne varie pas avec l'âge de la jachère. La densité de vers de terre est comprise entre quarante-quatre et cent vingt-cinq individus par mètre carré. Dans les deux sites, les densités de vers de terre sont plus élevées dans les jachères âgées (ou protégés) que dans les jeunes jachères.

#### *Les vers de terre*

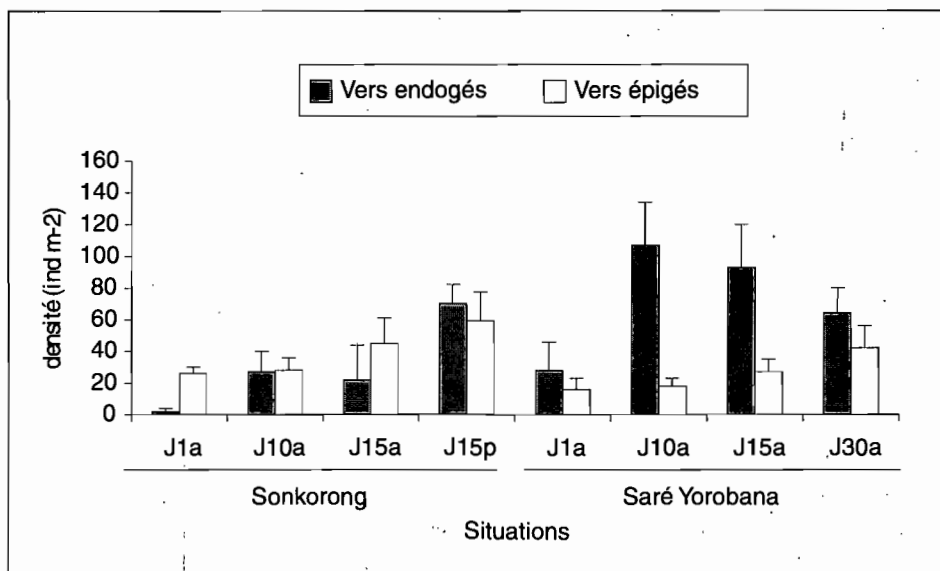
Les vers de terre ont été séparés en deux groupes fonctionnels, les vers de terre épigés, qui vivent principalement dans la litière et s'en nourrissent, et les vers de terre endogés géophages, qui vivent dans le sol et se nourrissent de sa matière organique. À Sonkorong, les peuplements sont dominés par les vers épigés alors qu'à Saré Yorobana les vers endogés ont une abondance relative supérieure (figure 1). La densité totale de vers s'accroît avec l'âge de la jachère. À Sonkorong, cette augmentation s'accompagne d'un accroissement simultané de la densité des deux groupes ; cependant, la proportion relative de vers endogés augmente avec l'âge de la jachère. À Saré Yorobana, les densités de vers de terre endogés sont particulièrement importantes dans les jachères âgées de dix et de quinze ans ; en revanche, les vers épigés augmentent dans les jachères de plus de dix ans.

En biomasse, les vers de terre dominent les peuplements de macro-invertébrés ; à Sonkorong, ils représentent entre soixante et quatre-vingt-onze pour cent de la biomasse totale (14,5 g.m<sup>-2</sup> et 38,4 g.m<sup>-2</sup>) ; à Saré Yorobana, de cinquante-deux à quatre-vingt pour cent de la

**Tableau I.** Densité et abondance relative des principaux groupes de macro-invertébrés du sol.

Sites	Jachères		Coléoptères		Vers de terre		Fourmis		Myriapodes		Termites		Autres		Σ
	Âge	Situation	Densité	Abondance relative	Densité	Abondance relative	Densité	Abondance relative	Densité	Abondance relative	Densité	Abondance relative	Densité	Abondance relative	
Sonkorong	1	a	59 [11]	16	28 [25]	7	16 [6]	4	29 [18]	16	192 [76]	50	26 [5]	7	100
	10	a	107 [23]	15	55 [19]	7	176 [69]	25	29 [9]	4	309 [144]	44	34 [11]	5	100
	15	a	131 [20]	13	67 [22]	7	162 [116]	16	80 [18]	8	534 [260]	52	42 [11]	4	100
	15	p	66 [11]	6	129 [34]	11	70 [30]	6	157 [89]	14	592 [254]	52	126 [24]	11	100
Saré Yorobana	1	a	69 [16]	3	44 [17]	2	1525 [854]	74	32 [12]	2	359 [285]	17	41 [12]	2	100
	10	a	46 [10]	3	125 [29]	9	106 [60]	7	33 [8]	2	1111 [352]	77	29 [6]	2	100
	15	a	64 [16]	7	120 [24]	13	94 [38]	10	22 [6]	2	571 [260]	63	35 [9]	5	100
	15	p	125 [46]	10	103 [29]	8	248 [219]	19	53 [22]	4	699 [260]	54	64 [12]	5	100

Légende : âge : en années ; situation : a, anthropisée ; p, protégée ; densité : nombre d'individus par mètre carré (ind.m<sup>-2</sup>) ; Abondance relative : % Σ ind



**Figure 1.** Densité des vers de terre endogés et épigés dans les différentes jachères (Sénégal).

biomasse totale (6,2 à 38,6 g.m<sup>-2</sup>); ces fortes biomasses sont principalement liées aux vers épigés dont le poids moyen par individu est très supérieur à celui des vers endogés.

### Les termites

Les termites constituent sur l'ensemble des jachères étudiées la pédofaune dominante du point de vue de la densité; celle-ci varie beaucoup plus à Saré Yorobana qu'à Sonkorong (tableau II). En fin de saison des pluies, la densité des termites augmente significativement, sauf dans les jachères de un et de dix ans de Saré Yorobana; sur ce site, l'effet de l'âge des jachères n'est significatif qu'en fin de saison des pluies; à cette date d'échantillonnage, les densités enregistrées dans la jachère de trente ans sont significativement supérieures à celles des autres jachères. Comme les termites ne constituent pas un groupe uniforme du point de vue écologique, la simple mesure de leur densité totale peut masquer de profondes variations de répartition des différents groupes trophiques dont l'impact sur la jachère peut être radicalement différent (Brauman & Fall, 1998); les principaux groupes trophiques ont donc été caractérisés (Sarr *et al.*, 1998; Fall *et al.*, 1999).

**Tableau II.** Densité totale des termites (ind.m<sup>-2</sup>).

Jachères anthropisées	Sonkorong						Saré Yorobana			
	2 ans		18 ans		1 an		10 ans		30 ans	
	moy.	e.t.	moy.	e.t.	moy.	e.t.	moy.	e.t.	moy.	e.t.
Début saison des pluies	583	978	581	833	132	168	211	199	80	85
Fin de saison des pluies	993	1815	858	1064	115	186	136	90	481	497

Les termites champignonnistes représentent le groupe trophique dominant (36 à 79 p. cent), à l'exception cependant de la jachère protégée de Sonkorong, où les termites humivores sont plus fréquemment observés. La fréquence des termites champignonnistes est surtout élevée dans la jachère jeune (79 p. cent dans la jachère de 1 an anthropisée, à Saré Yorobana) et dans la jachère ancienne anthropisée (58 p. cent dans la jachère de dix-sept ans, à Sonkorong). L'effet saisonnier semble peu marqué sur ce groupe trophique; on observe néanmoins une diminution sensible de sa fréquence d'apparition dans la jachère ancienne en défens (36 p. cent dans la jachère de 17 ans protégée) ou peu perturbée (49 p. cent dans la jachère de 10 ans anthropisée, à Saré Yorobana).

Le second groupe trophique le plus fréquemment observé est le groupe des termites humivores. Ils sont particulièrement fréquents dans les jachères âgées, à Saré Yorobana, et dans les jachères protégées, à Sonkorong où ils peuvent représenter près de la moitié des espèces échantillonnées (45 p. cent pour la jachère de 17 ans protégée à Sonkorong). La période d'échantillonnage a peu d'effet sur la fréquence des termites humivores.

Les termites lignivores représentent le second groupe trophique dans la jachère récente (1 an, anthropisée) de Saré Yorobana; la persistance d'une biomasse ligneuse élevée dans ce site explique très probablement ce résultat (Kaire, 1996). Ce groupe trophique semble sensible à la saison d'échantillonnage comme en témoigne la réduction importante du nombre d'espèces entre la fin de la saison des pluies et le début de la saison sèche.

Les termites fourrageurs, représentés exclusivement par le genre *Trinervitermes*, semblent représentatifs des jachères jeunes à Sonkorong; en revanche, à Saré Yorobana, ce groupe est indifférent à l'âge de la jachère.

**Les nématodes**

La composition spécifique des communautés nématologiques présente de fortes similitudes du point de vue qualitatif entre les sites de Sonkorong et ceux de Saré Yorobana (tableau III). Les espèces rencontrées correspondent aux espèces les plus répandues dans la région. Le peuplement annuel moyen de nématodes est estimé à vingt-deux mille deux cent soixante individus par décimètre cube de sol. Il est composé de (Pate *et al.*, 1995) :

- soixante-quinze pour cent de nématodes non-phytoparasites ;

**Tableau III.** Abondance relative à l'effectif total et à celui du groupe trophique correspondant des taxa nématologiques dans les différentes situations de Sonkorong et Saré Yorobana (Pate *et al.* 2000).

Groupes trophiques et taxa	Sonkorong		Saré Yorobana	
	Abondance relative à l'effectif total	Abondance relative à l'effectif du groupe trophique correspondant	Abondance relative à l'effectif total	Abondance relative à l'effectif du groupe trophique correspondant
Nématodes libres	76,50		80,70	
Nématodes fongivores	9,70	100,00	12,90	100,00
<i>Filenchus</i>	6,00	62,60	10,70	82,90
<i>Ditylenchus</i>	2,90	30,40	1,90	15,00
<i>Aphelenchus</i>	0,80	7,00	0,30	2,10
Phytoparasites majeurs	13,80	100,00	6,40	100,00
<i>Scutellonema cavenessi</i>	3,10	22,90	0,40	6,10
<i>Helicorylenchus dihystrera</i>	3,00	21,90	1,90	29,40
<i>Tylenchorhynchus gladiolatus</i>	2,60	18,80	0,60	10,00
<i>Pratylenchus pseudopratensis</i>	1,60	11,40	0,80	13,00
<i>Tylenchorhynchus mashoodi</i>	1,60	11,30	0,50	7,90
<i>Gracilacus parvula</i>	1,10	7,80	0,04	0,60
<i>Trichorylenchus falciformis</i>	0,60	4,20	0,03	0,50
<i>Tylenchorhynchus avaricus</i>	0,08	0,60	0,01	0,20
<i>Xiphinema</i> spp.	0,06	0,50	0,60	8,80
<i>Tylenchorhynchus ventralis</i>	0,04	0,30	0,01	0,10
<i>Aphasmatylenchus variabilis</i>	0,03	0,20	0,10	1,60
<i>Criconemella curvata</i>	0,01	0,10	0,10	2,20
<i>Rotylenchulus</i> spp.	-	0,01	0,90	13,80
<i>Longidorus</i> spp.	-	0,01	-	-
<i>Triversus annulatus</i>	-	0,00	0,01	0,10
<i>Hemicyclophora belemnisi</i>	-	0,00	0,10	2,00
<i>Tylenchorhynchus sulcatus</i>	-	0,00	-	-
<i>Aorolaimus macbethi</i>	-	-	0,10	2,00
<i>Helicorylenchus africanus</i>	-	-	0,06	1,00
<i>Meloidogyne</i> spp.	-	-	0,04	0,60

Abondance relative à l'effectif total : % ; abondance relative à l'effectif du groupe trophique correspondant : groupe (%)

- dix pour cent de nématodes phytoparasites mineurs ;
- quinze pour cent de nématodes phytoparasites majeurs.

Au moins vingt-trois espèces de nématodes phytoparasites ont été identifiées dans les jachères et dans les champs, auxquelles on peut ajouter cinq espèces de *Ditylenchus* plus probablement fongivores. À Sonkorong, six espèces occupent plus de cinq pour cent du peuplement et trois espèces (*S. cavenessi*, *H. dihystra* et *T. gladiolatus*) représentent près de soixante-quatre pour cent de ce peuplement ; à Saré Yorobana, sept espèces occupent plus de cinq pour cent du peuplement et une seule (*H. dihystra*) occupe près de trente pour cent de ce peuplement.

Aucune variation significative du nombre total des nématodes phytoparasites n'est enregistrée entre les différentes situations (culture et jachères) ; en revanche, la structure spécifique des peuplements de nématodes phytoparasites évolue avec l'âge des parcelles et selon leur mode de gestion (en défens *versus* anthropisée ; figures 2 et 3) ; en outre, les espèces abondantes dans les sols des champs cultivés et reconnues comme pathogènes disparaissent au profit d'espèces moins pathogènes. À Sonkorong, cette évolution est sensible dans les

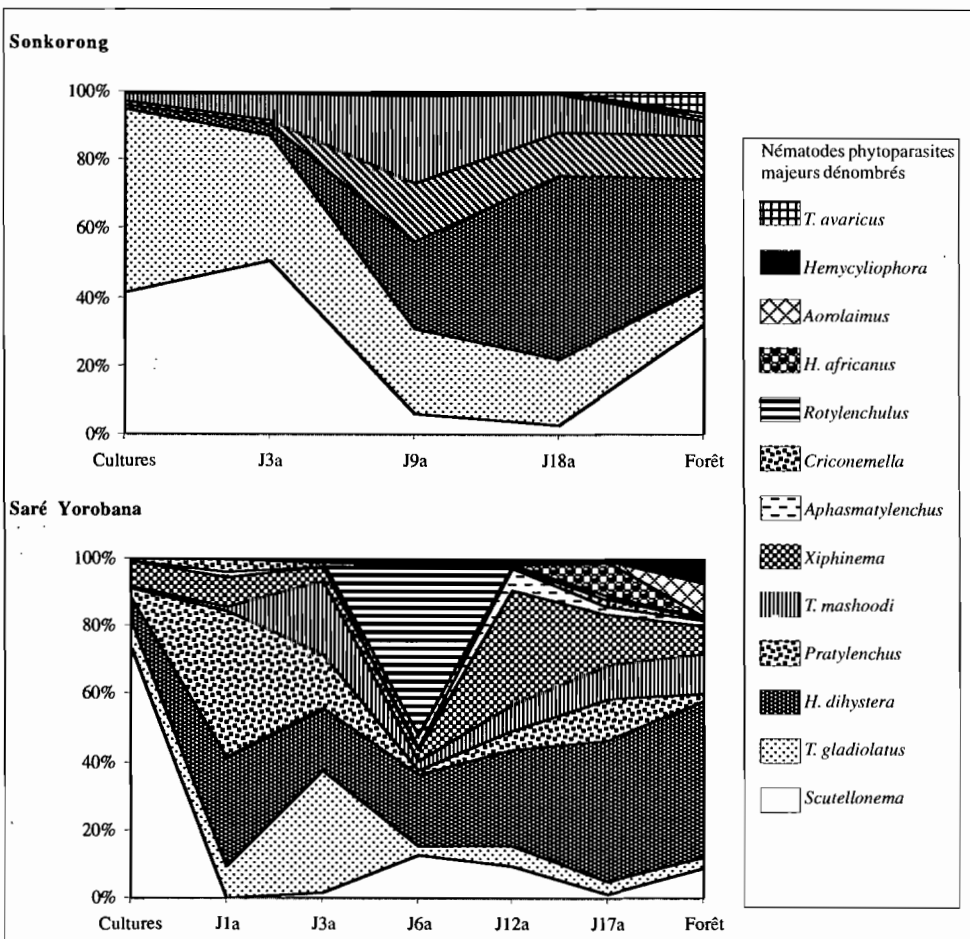


Figure 2. Évolution des peuplements de nématodes phytoparasites majeurs en fonction du temps de jachère.

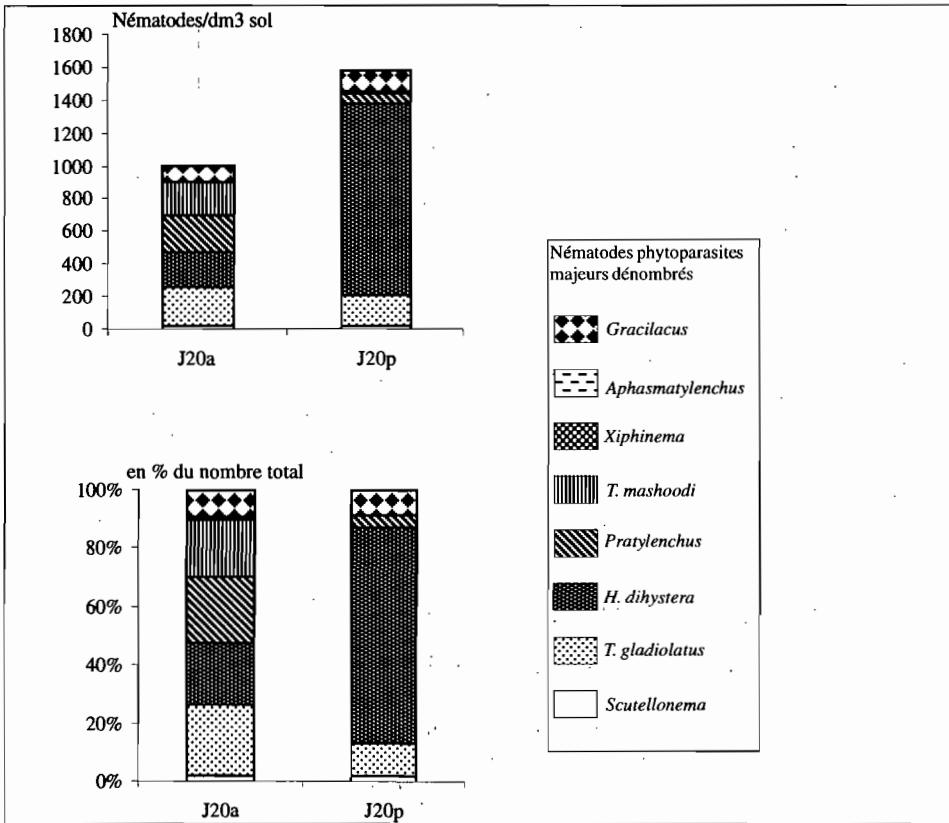


Figure 3. Influence de la mise en défens d'une jachère ancienne sur la densité et sur la structure du peuplement de nématodes phytoparasites majeurs.

jachères de plus de dix ans (fig. 2) ; les espèces *Scutellonema cavenessi* et *Tylenchorhynchus gladiolatus*, omniprésentes sous cultures, sont progressivement remplacées par *Cricone-mella curvata*, *Tylenchorhynchus mashoodi*, *Aphasmatylenchus variabilis* et *Pratylenchus pseudopratensis* ; à Saré Yorobana, ces changements s'observent dans des jachères de moins de six ans. Lors du vieillissement des jachères, les espèces *Gracilacus parvula* et *Xiphinema* spp. et le genre *Helicotylenchus* succèdent aux espèces précédentes. Dans les jachères anciennes et la forêt, *Helicotylenchus dihystrera* représente entre trente et cinquante-quatre pour cent du nombre total de nématodes phytoparasites majeurs dénombrés. La réapparition de *Scutellonema cavenessi* et de *Tylenchorhynchus gladiolatus* dans les stades les plus âgés des jachères (forêt) semble indiquer qu'une jachère trop longue n'est pas un moyen efficace pour le contrôle des principaux nématodes inféodés aux cultures (Pate, 1997).

La comparaison des dénombrements dans une jachère mise en défens avec ceux d'une jachère anthropisée indique que la protection de la jachère accroît la taille du peuplement nématologique et accentue le changement de sa structure spécifique (fig. 3). Lorsque la jachère est mise en défens, le nombre total de nématodes est multiplié par 1,6 ; la contribution de *Pratylenchus pseudopratensis* au nombre total de nématodes passe de trois à vingt-deux pour cent ; celle de *Tylenchorhynchus gladiolatus*, de onze à vingt-quatre pour cent ; cette pratique conduit à une situation nématologique très favorable à la reprise des cultures.

L'étude des fluctuations saisonnières de peuplements montre que les variations sont principalement quantitatives ; les différentes espèces réagissent de façon similaire à la pluviométrie et à la disponibilité des ressources. La diminution du nombre moyen de nématodes après l'hivernage correspond à l'arrêt progressif de l'activité physiologique des plantes (Cadet & Pate, 1998) ; cette diminution n'est pas nécessairement observée pour *Scutellone-ma cavenessi* qui apparaît extrêmement résistant, sous forme anhydrobiotique.

### Les micro-organismes

#### Biomasse microbienne totale

La mesure de la biomasse microbienne est estimée sur des échantillons de sols (horizons 0-10cm) incubés en conditions optimales de température et d'humidité pour le développement des micro-organismes. À Sonkorong, les micro-organismes sont les plus abondants dans les sols échantillonnés des jachères mises en défens (figure 4) ; dans ces sols, la biomasse microbienne va de deux cent quatre-vingt-dix à trois cent quatre-vingt-cinq microgrammes de carbone par gramme de sol. Dans les sols sous culture, le carbone microbien représente cent trente microgrammes de carbone par gramme de sol. Dans la jachère de dix-neuf ans anthropisée, la biomasse microbienne n'est pas significativement différente de celle d'un sol sous culture ; en outre, elle est deux fois inférieure à celle qui a été estimée dans la jachère du même âge mais mise en défens. À Saré Yorobana, les biomasses microbiennes varient de cent trente microgrammes de carbone par gramme de sol sous culture à deux cent onze microgrammes de carbone par gramme de sol dans la jachère la plus récente ; cependant, aucune différence significative n'a été enregistrée.

Ces mesures réalisées en condition de laboratoire ont été complétées par un suivi cinétique annuel ; lors de cette étude (Chotte *et al.*, 1998), les estimations ont été réalisées en saison sèche et en hivernage ; contrairement aux résultats précédents, la biomasse microbienne a été estimée sur des sols frais pour chaque prélèvement ; pour apprécier l'effet de la teneur en eau du sol sur le développement des micro-organismes, les résultats ont été regroupés selon des classes d'humidité du sol (exprimé en pourcentage de la capacité de rétention ; figure 5) ; la réponse des micro-organismes aux variations saisonnières d'humidité des sols semble être

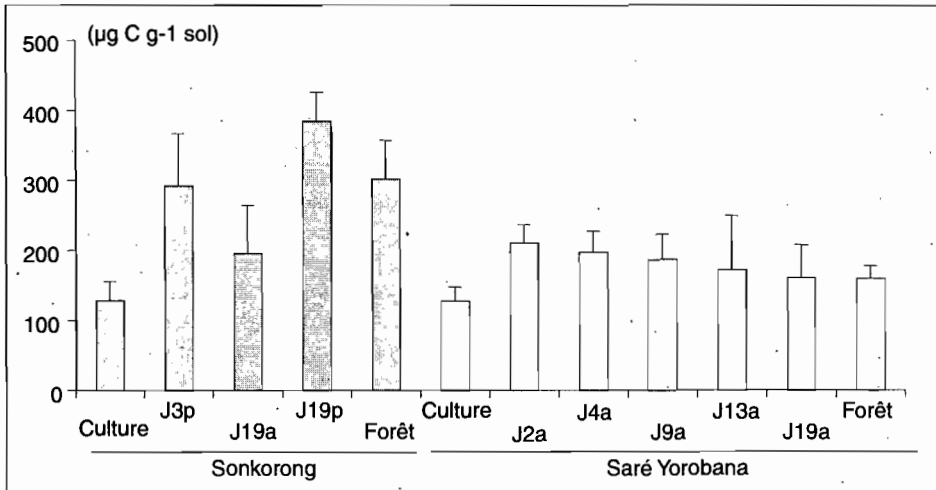
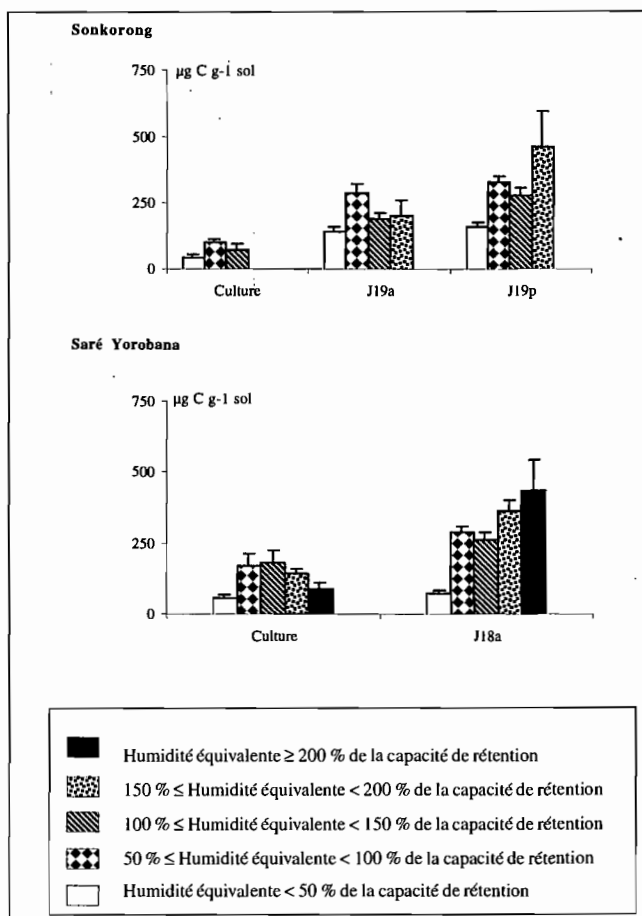


Figure 4. Biomasse microbienne totale ( $\mu\text{g C g}^{-1}$  de sol) du sol (0-10cm) des différentes situations. (Ndour *et al.*, 1999).





**Figure 5.** Biomasse microbienne ( $\mu\text{g.C g}^{-1}$  de sol) dans différentes situations selon l'humidité du sol (% de la capacité de rétention).

influencée par les caractéristiques physiques des sols et par l'abondance des résidus végétaux ; dans les sols de jachère, la biomasse est élevée pour des humidités du sol supérieures à deux cents pour cent alors que la situation inverse est observée pour les sols sous cultures ; dans ces situations, la saturation en eau de la porosité totale crée des conditions anaérobies et provoque la disparition des micro-organismes ; sous jachère, au contraire, la biomasse microbienne tend à augmenter avec l'humidité ; les conditions anaérobies ne sont donc pas atteintes dans ces sols, probablement en raison d'une macroporosité importante créée par les macro-organismes et par les racines. L'accessibilité à de nouvelles ressources organiques dans les conditions les plus humides peut aussi expliquer ce résultat : les résidus végétaux, abondants dans les jachères anciennes et présents dans la macroporosité, pourraient représenter ces nouveaux sites microbiens.

#### Populations de spores de champignons mycorrhizogènes

Le dénombrement des spores de champignon mycorrhizogène a été réalisé dans les sols des différentes jachères du site de Sonkorong (tableau IV). Deux espèces ont été identifiées : *Scutellospora verrucosa* (blanc à jaune, rond, diamètre inférieur à  $400 \mu\text{m}$ ) et *Scutellospora gregaria* (noir, rond, diamètre inférieur à  $500 \mu\text{m}$ ) ; ces espèces ont déjà été identifiées dans

ces régions (Duponnois & Bâ, 1998). Le genre *Glomus*, dont les spores sont marron à marron foncé, est le plus abondant ; il représente plus de quatre-vingt-treize pour cent du nombre total moyen de spores qui est de 116,4 spores par cent grammes de sol dans la jachère de douze ans anthropisée et de 418,8 spores pour cent grammes de sol dans la jachère de quatre ans protégée ; Pour *Glomus*, le nombre moyen de spore le plus élevé a été enregistré dans les jachères de quatre ans (de 224 à 382,4 spores.100 g<sup>-1</sup> de sol) et le plus bas dans la jachère de douze ans (110,4 spores.100 g<sup>-1</sup> de sol). *S. verrucosa* a été détecté en abondance dans le sol de la jachère protégée la plus ancienne (20 ans, protégée).

**Tableau IV.** Nombre de spores de champignons mycorhizogènes extrait des sols (100 g) des différentes jachères de Sonkorong (moyenne de 16 répétitions).

Jachère	<i>Scutellospora verrucosa</i> *	<i>Scutellospora gregaria</i> *	<i>Glomus</i> spp.*	Total*
Quatre ans	12,3 cd	21,6 c	373,0 cd	406,9 d
Quatre ans protégée	18,9 de	17,5 bc	382,4 cd	418,8 d
Quatre ans	24,6 e	6,2 a	224,0 ab	254,8 bc
Quatre ans protégée	13,2 cd	7,0 a	379,2 d	399,4 d
Douze ans	3,2 ab	2,8 a	110,4 ab	116,4 a
Douze ans	9,8 bc	15,7 bc	339,2 bcd	364,7 bc
Vingt ans	1,6 ab	5,5 a	313,6 bcd	320,7 bcd
Vingt ans	3,8 ab	7,8 a	240,1 abc	251,7 abc
Vingt ans protégée	53,9 f	17,0 bc	125,2 a	196,1 abc

\* Pour chaque colonne, des lettres différentes indiquent des différences significatives (PLSD Fisher,  $p < 0,05$ ).

Duponnois *et al.* (1998) montrent que l'abondance des spores est liée à la texture et aux caractéristiques chimiques du complexe d'échange des sols des différentes jachères. La présence de *S. verrucosa* est associée aux sols à texture grossière (pourcentage de sables supérieur à 60 p. cent ; pourcentage d'argile inférieur à 10 p. cent) alors que les glomales sont observés dans des sols les plus argileux (pourcentage de sables inférieur à 60 p. cent ; pourcentage d'argile supérieur à 10 p. cent). L'abondance de ces groupes est aussi liée à certains éléments chimiques du sol ; la présence des glomales est corrélée positivement aux teneurs en magnésium, en calcium et en phosphore, alors que celle de *S. verrucosa* et de *S. gregaria* est corrélée positivement à la teneur en phosphore.

### Les racines

Les travaux de caractérisation de la biomasse racinaire ont principalement été conduits dans les jachères de Saré Yorobana (Manlay, 2000 ; Manlay *et al.*, *soumis*). Ces études ont permis d'établir la distribution des racines fines (moins de 2 mm, extraite à l'élutriateur) et des racines grossières (triées manuellement sur le terrain) dans les quarante premiers centimètres de sol. Les racines fines représentent environ quinze pour cent de la biomasse totale ; elles se répartissent principalement dans l'horizon zéro-dix centimètres qui concentre près de cinquante pour cent de la biomasse de racines fines mesurées dans la couche zéro-quarante centimètres ; cette distribution relative n'évolue pas au cours du vieillissement des jachères ; en revanche, la biomasse totale augmente tout particulièrement lors des dix premières années de mise en jachère ; au-delà, la biomasse racinaire est stable ; les flux nets de production de biomasse sont nuls ; la biomasse produite remplace celle en cours de décomposition. À partir de ces résultats, les auteurs proposent trois groupes de situations :

- les cultures ;
- les jachères âgées de moins de dix ans ;
- les jachères de plus de dix ans.

Dans cette chronoséquence, la biomasse moyenne des racines (fines et grossières) est de :

- 11,4 tonnes de matière sèche par hectare dans un champ d'arachide ;
- de 18,3 tonnes de matière sèche par hectare dans une jachère de moins de dix ans ;
- de 34,8 tonnes de matière sèche par hectare dans une jachère de plus de dix ans.

Ces résultats sont du même ordre de grandeur que ceux qui ont été obtenus par d'autres auteurs dans des conditions plus humides (Menaut & César, 1979) ou dans des forêts sèches (Martinez Yrisar, 1995). L'augmentation de la biomasse racinaire dans les jachères les plus anciennes a des effets sensibles sur les stocks de carbone organique ; dans ces situations, l'augmentation du stock de matière organique (horizon 0-10 cm) est due en grande partie à la présence des débris végétaux (racines, parties aériennes).

### Activités biologiques

#### Activités enzymatiques

Les activités enzymatiques ont été mesurées dans les sols de trois jachères de Sonkorong (figure 6) ; les résultats présentés concernent les prélèvements dans la zone de sol sous la canopée des ligneux (Ndour *et al.*, en préparation). Les activités phosphatase sont les plus élevées ; celles qui ont été relevées dans les jachères de vingt ans sont significativement les plus intenses ; en revanche, il n'y a pas de différence significative entre la jachère anthropisée (de 20 ans) et la jachère protégée (de 20 ans). Parmi les activités hétérosidases, on note la prédominance de l'activité  $\beta$ -glucosidase, significativement la plus élevée dans la jachère la plus ancienne protégée. Les activités polysaccharidases (amylase et xylanase) sont moins intenses mais cependant significativement supérieures dans les jachères les plus anciennes. Ces activités sont supérieures lorsqu'elles sont mesurées dans le sol sous la canopée des arbres que lorsqu'elles sont mesurées en dehors de cette zone, à l'exception de la xylanase.

#### Potentiel infectieux mycorrhizogène

La mesure du potentiel infectieux mycorrhizogène est un test biologique qui permet de connaître le nombre de propagules d'un sol, capables de coloniser le système racinaire d'une

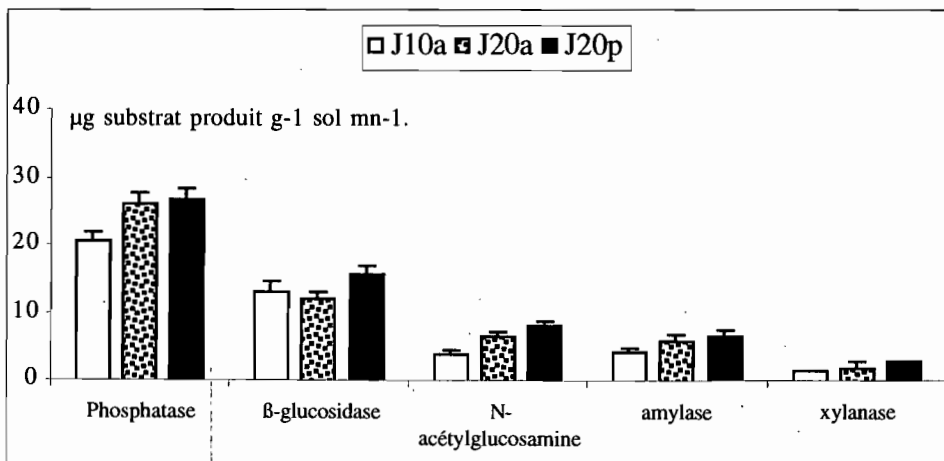


Figure 6. Activités enzymatiques enregistrées dans les sols (0-10 cm) de différentes jachères à Sonkorong.

plante test. Dans leurs travaux conduits à Sonkorong Duponnois *et al.* (soumis) mettent en évidence deux groupes de jachères selon que le nombre de propagules de leur sol permet ou non la mycorhization de cinquante pour cent des plants test ; les jachères naturelles âgées de quatre ans, de douze ans et de vingt ans relèvent du premier cas ; aucune différence n'est notée selon le mode d'exploitation des jachères (anthropisée *versus* protégée).

### Activité potentielle de fixation libre de l'azote

La mesure d'activité potentielle de fixation libre de l'azote a été réalisée sur les habitats microbiens isolés des sols de deux jachères protégées (3 ans et 19 ans) de Sonkorong ; la somme des quantités d'azote fixé dans chaque habitat isolé du sol de la jachère de dix-neuf ans est supérieure ( $694 \text{ kg N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ ) à celle qui a été obtenue dans le sol de la jachère de trois ans ( $114 \text{ kg N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$  ; tableau V) ; ces valeurs sont très supérieures à celles qui ont été obtenues sur le sol total non fractionné ( $180 \text{ kg N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$  pour la jachère de 19 ans et  $10 \text{ kg N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$  pour la jachère de 3 ans ; Chotte *et al.*, soumis) (tableau V). L'activité de fixation libre de l'azote est due, pour près de quatre-vingts pour cent, à l'action des micro-organismes associés à la fraction cinquante-deux mille micromètres dans la jachère de trois ans protégée. Dans la jachère de dix-neuf ans protégée, ce sont les fractions supérieures à deux mille micromètres (42 p. cent de la fixation totale) et comprises entre cinquante et deux mille micromètres (46 p. cent de la fixation totale) qui contribuent le plus à l'activité du sol total. L'activité mesurée dans les argiles dispersées est quasiment nulle, quelle que soit la situation. La comparaison des quantités d'azote fixé dans les deux situations indique que près de quatre-vingt-dix pour cent du gain enregistré lors du vieillissement de la jachère est dû à l'activité des micro-organismes associés à la fraction supérieure à deux mille micromètres et à la fraction comprise entre cinquante et deux mille micromètres ; ces deux habitats peuvent

**Tableau V.** Potentiel de fixation de l'azote dans les différentes fractions (Chotte *et al.*, soumis).

Fractions	Jachère de 3 ans protégée		Jachère de 19 ans protégée		(Ja.19p-Jr.3p)		
	Azote fixé *	% $\Sigma$ fractions	% $\Sigma$ fractions	Azote fixé *	% $\Sigma$ fractions	Azote **	% $\Sigma$ fractions
Résidus végétaux	nd		nd		nd		
> 2000 $\mu\text{m}$	9,8 [1,7]	9	290,3 [12,7]	42	280,5	48	
50-2000 $\mu\text{m}$	87,5 [2,1]	77	317,8 [11,3]	46	230,3	40	
2-50 $\mu\text{m}$	15,1 [0,8]	13	81,9 [1,7]	12	66,8	12	
0-2 $\mu\text{m}$	1,6 nd	1	3,7 [0,6]	1	2,1	0	
$\Sigma$ fractions	114,0		693,7		579,7		

Légende : [...] : écart type ; \* en kilogrammes par hectare ( $\text{kg.ha}^{-1}$ ) ; \*\* : en kilogrammes par hectare et par an ( $\text{kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ ).

être considérés comme des *hot spot* de cette activité microbienne (Lensi *et al.*, 1995).

### Quelques exemples de diversité de groupes biologiques ciblés

#### Termites

Dans les sites de Sonkorong, la richesse spécifique des termites est faible aussi bien dans les jachères jeunes de deux ans (9 espèces) que dans celles de trente ans (3 espèces ; tabl. VI) ; cette richesse est relativement stable dans les jachères anthropisées (entre 8 et 12 espèces) ;

elle augmente (17 espèces) dans la jachère mise en défens. Dans les jachères de Saré Yorobana, la richesse spécifique est comparable à celle de Sonkorong : stable dans l'ensemble des jachères (entre 8 et 13 espèces ; tableau VI), elle n'augmente que dans la jachère de dix

**Tableau VI.** Richesse spécifique des termites en fonction de l'âge de la jachère sur les sites du Sénégal (Sarr *et al.*, 1998) et (Fall *et al.*, 1999).

Âge de la jachère	Sonkorong				Saré Yorobana				
	2 ans	7 ans	17 ans protégée	18 ans	1 an	3 ans	10 ans	30 ans	
Nombre termites	8	12	12	17	11	8	10	13	11

ans ; cette dernière est la jachère la moins perturbée de l'ensemble du dispositif en raison de son éloignement du village.

À partir des données qualitatives obtenues (fréquence d'apparition des espèces), Sarr *et al.* (1998) et Fall *et al.* (1999) proposent un profil écologique des espèces ; ce type d'analyse permet de déterminer si des espèces sont représentatives de certaines jachères ; ce point est important pour évaluer les termites comme espèces bio-indicatrices de l'état de perturbation du système écologique. Les auteurs distinguent quatre groupes écologiques suivant l'âge ou l'état de la jachère (tableau VII) :

- le premier groupe est constitué des espèces présentes dès les premières années de la jachère ; elles ne sont pas sensibles aux perturbations anthropiques ou elles le sont peu ; elles sont donc présentes dans les jachères âgées non protégées, telle la jachère de dix-sept ans ;
- le deuxième groupe est composé d'espèces présentes dans les jachères anthropisées de sept et de dix ans ; il est constitué principalement par les espèces humivores de la sous-famille des Apicotermittinae, par des espèces champignonnistes dont le régime alimentaire est ubiquiste, comme *Odontotermes latericius* et *Ancistrotermes crucifer*, et (ou) par des fourrageurs, comme *Trinervitermes* spp. ;
- le troisième groupe est constitué par les espèces caractéristiques des jachères âgées protégées (17 ans) ; il s'agit surtout de l'espèce xylophage *Amitermes guineensis*, stimulée par la présence de bois, des espèces humivores de la sous-famille des termitinae comme *Tuberculitermes bycanistes* et *Promirotermes holmgreni* ;
- le quatrième groupe est constitué des espèces indifférentes à l'état de la jachère ; elles se caractérisent par de faibles fréquences dans l'ensemble des différentes jachères ; ce groupe comprend la majorité des espèces à Saré Yorobana.

L'analyse écologique précédente a montré une certaine répartition des espèces en fonction de l'âge de la jachère ; une analyse simultanée de la densité des termites et de certains paramètres du milieu, à Sonkorong sur les jachères de deux et de dix-huit ans (Sarr *et al.*, 1998), a montré que cette répartition des espèces est due à des facteurs spécifiques du milieu ; dans la jachère de deux ans, il existe une certaine relation entre la distribution des espèces et les facteurs du milieu ; ainsi, les espèces de la sous-famille des Apicotermittinae (humivores), les *Microtermes* (champignonnistes) et *Eremotermes* sp. (xylophage) se situent de préférence sous les arbustes et dans les zones de litière abondante et (ou) à importante couverture herbacée ; la répartition des espèces xylophages du genre *Eremotermes*, de l'espèce champignonniste *O. latericius* et du xylophage *A. evuncifer*, est liée à la présence de souches d'arbres ; dans la jachère de dix-huit ans, la relation entre la densité des espèces et les facteurs du milieu semble moins structurée que dans la jachère jeune ; la densité de bois et de litière

**Tableau VII.** Profils écologiques des termites dans les différentes jachères du Sénégal (Sarr *et al.*, 1998 ; Fall *et al.*, 1999).

Groupes écologiques	Site de Sonkorong			
	Âge et condition de la jachère			
	7 ans	17 ans	17 ans protégée	
1				
<i>Microtermes grassei</i>	o	+++	---	
2				
Apicotermitinae*	+++	o	-	
<i>Amitermes evuncifer</i>	++	o	o	
<i>Odontotermes latericius</i>	+	o	o	
<i>Trinervitermes trinervius</i>	+	o	o	
3				
<i>Amitermes guineensis</i>	o	o	+++	
<i>Microcerotermes</i> spp.	---	o	+	
<i>Coptotermes intermedius</i>	o	o	+	
<i>Tuberculitermes bycanistes</i>	o	o	+	
<i>Promirotermes holmgreni</i>	o	o	+	
4				
<i>Microtermes hollandei</i>	-	-	o	
<i>Cubitermes niokoloensis</i>	o	o	o	
<i>Macrotermes subhyalinus</i>	o	o	o	
<i>Microtermes</i> sp.	o	o	o	
<i>Odontotermes nilensis</i>	o	o	o	
<i>Angulitermes truncatus</i>	o	o	o	
Groupes écologiques	Site de Saré Yorobana			
	1 an	3 ans	10 ans	30 ans
1				
<i>Microtermes grassei</i>	o	+	o	o
2				
Apicotermitinae*	o	o	+	o
<i>Cubitermes niokoloensis</i>	o	o	+	o
<i>Trinervitermes togoensis</i>	o	o	+++	o
<i>Ancistrotermes crucifer</i>	o	o	+++	-
3				
Pas de représentant				
4				
<i>Coptotermes intermedius</i>	o	o	o	o
<i>Cubitermes</i> sp.1	o	o	o	o
<i>Eremotermes</i> sp.	o	o	o	o
<i>Microcerotermes parvus</i>	o	o	o	o
<i>Microtermes hollandei</i>	o	o	o	o
<i>Microtermes</i> sp.1	o	o	o	o
<i>Odontotermes latericius</i>	o	o	---	o
<i>Trinervitermes trinervius</i>	o	o	o	o
<i>Amitermes guineensis</i>	o	o	o	o

+ Probabilité forte de présence  
o espèce indifférente  
- probabilité forte d'absence

conditionne non seulement la présence d'espèces champignonnistes (*O. latericius*) mais également celles d'espèces fourrageuses (*T. trinervius*) et humivores (*P. holmgreni*).

### Nématodes

Les dénombrements réalisés au cours des différentes périodes sur les sites de Sonkorong et de Saré Yorobana ont permis de calculer divers indices de la diversité du peuplement nématologique (Pate *et al.*, 2000). La richesse spécifique est plus élevée à Saré Yorobana qu'à Sonkorong, en particulier sur les jachères les plus âgées et la forêt (tableau VIII); l'indice de régularité calculé pour les jachères et la forêt est sensiblement équivalent dans les deux sites (65 p. cent environ). La relation globalement positive entre l'abondance des groupes trophiques et l'âge des jachères, observée à Sonkorong, n'est pas retrouvée à Saré Yorobana; la proportion de nématodes phytoparasites a tendance à être plus faible à Sare Yorobana (6 p. cent du peuplement de nématodes) qu'à Sonkorong (14 p. cent du peuplement de nématodes); elle s'inverse pour les deux autres groupes trophiques : saprophages (81 p. cent à Sonkorong et 76 p. cent à Sare Yorobana) et fongivores (13 p. cent à Sonkorong et 10 p.

**Tableau VIII.** Richesse spécifique globale, abondance comparée (moyenne et écart-type du nombre de nématodes par dm<sup>3</sup>) des groupes trophiques chez les nématodes et indice de régularité (Pate *et al.*, 2000).

Site	Âge et condition de la parcelle	Richesse spécifique globale	Nématodes		Régularité (%)	
			non phytoparasites	fongivores phytoparasites		
Sonkorong	Champ cultivé	7	5 826 (734)	526 (89)	1 174 (184)	45,5 (16,9)
	Jachère de 3 ans	6	5 264 (657)	314 (56)	617 (62)	57,5 (16,9)
	Jachère de 3 ans protégée	7	4 786 (565)	428 (70)	1 049 (112)	45,7 (2,8)
	Jachère de 10 ans	9	5 117 (518)	506 (58)	1 122 (101)	75,9 (4,9)
	Jachère de 20 ans	8	6 225 (754)	1 113 (167)	1 506 (187)	73,7 (2,6)
	Jachère de 20 ans protégée	8	3 955 (302)	723 (64)	1 566 (176)	35,1 (3,3)
	Forêt	10	6 718 (608)	1 182 (141)	1 145 (78)	67,2 (9,5)
Saré Yorobana	Champ cultivé	13	4 323 (589)	756 (144)	364 (85)	33,5 (7,1)
	Jachère de 2 ans	7	5 502 (677)	623 (100)	420 (106)	70,1 (3,3)
	Jachère de 4 ans	8	7 800 (561)	522 (68)	438 (68)	69,4 (2,9)
	Jachère de 7 ans	12	5 338 (516)	1 124 (180)	698 (104)	55,3 (4)
	Jachère de 13 ans	9	4 523 (584)	660 (98)	173 (20)	60,2 (4,2)
	Jachère de 18 ans	13	4 948 (701)	1 152 (198)	287 (30)	67,8 (3,8)
	Forêt	14	4 319 (578)	936 (178)	465 (57)	64,4 (4,4)

cent à Sare Yorobana). À Sonkorong, où la mise en défens a été étudiée, cette situation ne modifie ni la richesse spécifique ni l'abondance des différents groupes trophiques de manière notable

### Bactéries libres fixatrices d'azote du genre *Azospirillum*

L'étude de la diversité des bactéries libres fixatrices d'azote a été réalisée dans deux jachères en défens de Sonkorong, âgées de trois et de dix-neuf ans (Chotte *et al.*, soumis).

Quatre espèces qui appartiennent à ce genre bactérien ont été retenues : *A. brasilense*/A. *amazonense*, *A. lipoferum* et *A. irakense* ; la distribution de ces génotypes a été établie à partir des habitats microbiens (cf. paragraphe suivant) ; quelle que soit la situation, le génome dominant est représenté par le couple *A. brasilense*/A. *amazonense* ; la somme du nombre de génotypes isolés dans chacune des fractions est égale à cent vingt-sept pour la jachère de trois ans protégée et à cent soixante-quatorze pour la jachère de dix-neuf ans protégée (tableau IX) ; les autres génotypes sont nettement moins représentés. Un nombre équivalent de colonies ont réagi positivement à la sonde codant pour *A. lipoferum* : vingt-neuf pour la jachère de trois ans protégée ; vingt-quatre pour la jachère de dix-neuf ans protégée ; à l'inverse, *A. irakensis* est plus abondante dans le sol de la jachère de trois ans protégée (26 réponses positives) que dans celle de dix-neuf ans (5 réponses positives). La comparaison de la distribution de ces génotypes dans les différents habitats isolés des sols de ces deux situations révèle de grandes différences : dans la jachère de trois ans, le génotype *A. brasilense*/A. *amazonense* est principalement localisé dans la fraction cinquante-deux mille micromètres ; dans la jachère de dix-neuf ans, il se distribue de façon plus homogène dans trois fractions : supérieure à deux mille micromètres, entre cinquante et deux mille micromètres et entre deux et cinquante micromètres ; les génotypes *A. lipoferum* et *A. irakensis* sont isolés principalement de la fraction deux-cinquante micromètres dans la jachère de trois ans ; ils sont très peu représentés dans la jachère de dix-neuf ans ; *A. irakensis* n'est présent que dans les résidus végétaux et dans la fraction cinquante-deux mille micro-

**Tableau IX.** Nombre de génotypes *Azospirillum* révélés par les sondes spécifiques dans les fractions isolées et dans les sols totaux des jachères de trois ans et de dix-neuf ans, protégées, de Sonkorong (Chotte *et al.*, 2000 soumis).

Fractions	Jachère de trois ans protégée				Jachère de dix-neuf ans protégée			
	Aba	Al	Ai	Réponses négatives	Aba	Al	Ai	Réponses négatives
Résidus végétaux	nd	nd	Nd	nd	14	6	1	10
> 2 000 µm	22	5	7	3	46	2	0	4
50-2000 µm	59	7	6	3	52	3	4	18
2-50 µm	20	11	11	4	57	4	0	3
0-2 µm	26	6	2	12	5	9	0	8
Σ fraction	127	29	26	22	174	24	5	43

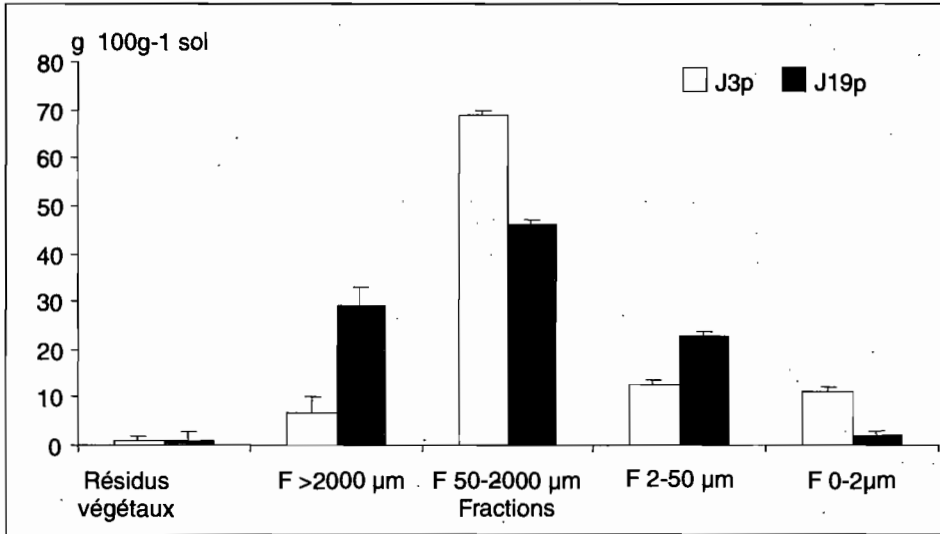
Légende : Aba : *Azospirillum brasilense*/A. *amazonense* ; Al : *A. lipoferum* ; Ai : *A. irakense*.

mètres ; la quasi-disparition de ce génotype dans la jachère la plus âgée est à souligner ; les auteurs expliquent en partie ce résultat par une réduction de la diversité des herbacées dans la jachère la plus ancienne et, notamment, par le développement exclusif de *Pennisetum pedicellatum* dans ces situations.

### Les habitats microbiens des sols de jachères

Les caractéristiques (poids, C et N organiques, abondance des micro-organismes totaux et des fixateurs libres) des habitats d'un sol d'une jachère protégée de trois ans ont été comparées à celles des mêmes fractions isolées d'un sol d'une jachère plus ancienne (19 ans, protégée). Dans la jachère la plus récente, la fraction cinquante-deux mille micromètres est la plus abondante ; elle représente près de soixante-dix pour cent du poids du sol total





**Figure 7.** Distribution pondérale des fractions isolées des sols de jachère : jachère de trois ans protégée et jachère de dix-neuf ans protégée de Sonkorong (Chotte *et al.*, soumis).

(figure 7). La fraction zéro-deux micromètres représente onze pour cent du poids du sol total ; la fraction deux-cinquante micromètres, douze pour cent ; cette distribution est différente dans la jachère de dix-neuf ans protégée : la fraction supérieure à deux mille micromètres représente environ trente pour cent du total ; dans la jachère la plus jeune, cette fraction est non seulement trois fois moins abondante, mais elle correspond aux sables granulométriques ; en conséquence, dans la jachère de dix-neuf ans protégée, la fraction supérieure à deux mille micromètres est constituée de particules minérales agrégées ; la fraction de la taille des argiles (0-2µm) isolée de cette situation représente moins de vingt pour cent des argiles texturales. À l'opposé, la totalité des argiles granulométriques du sol sous jachère de 3 ans sont dispersées par la méthode de fractionnement. Le vieillissement de la jachère permet la formation d'agrégat de taille supérieure à deux mille micromètres et diminue la fraction des argiles dispersables ; cette organisation différente dans les sols de ces deux situations entraîne diverses répercussions sur les autres caractéristiques des habitats ; Les composés organiques sont principalement localisés dans la fraction cinquante-deux mille micromètres dans la jachère de trois ans protégée (51 p. cent du sol total) ; dans la jachère de dix-neuf ans protégée, soixante-quinze pour cent du carbone du sol total est reparti en trois parts égales dans les habitats supérieurs à deux mille micromètres, cinquante-deux mille micromètres et deux-cinquante micromètres. La teneur en carbone du sol total du sol de la jachère de dix-neuf ans protégée est supérieure (11,3 mg C.g<sup>-1</sup> de sol) à celle du sol de la jachère de trois ans protégée (5,2 mg C.g<sup>-1</sup> de sol). D'un point de vue microbiologie, les micro-organismes sont significativement plus abondants dans la jachère la plus ancienne, à l'exception des bactéries du genre *Azospirillum* ; ces micro-organismes sont majoritairement associés aux argiles dispersables (entre 45 p. cent et 91 p. cent du nombre total selon l'organisme considéré) ; la comparaison des deux situations indique que l'augmentation du nombre de micro-organismes dans la jachère ancienne est majoritairement due aux micro-organismes associés à la fraction de la taille des argiles ; cette fraction, pondéralement moins abondante que dans la jachère la plus jeune, héberge une fraction non négligeable des micro-organismes ; il est possible d'expliquer ce résultat en s'appuyant sur le modèle proposé par Hattori (1988) ; ces

argiles sont en réalité associées à la surface externe des agrégats et entraînées lors du fractionnement ; dans cette position, les micro-organismes qui leur sont associés sont en contact direct avec les apports carbonés exogènes ; ils se multiplient rapidement ; cependant, ils contribuent très faiblement au fonctionnement du sol. À l'opposé, les micro-organismes qui colonisent les agrégats supérieurs à deux mille micromètres formés dans la jachère ancienne représentent moins de dix pour cent de l'augmentation des micro-organismes enregistrée lors du vieillissement de la jachère ; cependant, ces microorganismes, et tout particulièrement les fixateurs libres d'azote, trouvent des conditions très favorables à leurs activités dans ces nouvelles structures.

## **Discussion :** **recherche d'indicateurs biologiques de l'état des sols en jachère**

Les jachères peuvent être prises comme un modèle de succession d'états écologiques différenciés ; or, la succession constitue la réponse dynamique d'une communauté écologique des perturbations stochastiques. Les forces qui maintiennent la diversité et la structure des communautés sont supposées être les mêmes que celles qui conduisent à cette succession (Tilman, 1993). L'étude des changements induits par la mise en jachère implique la détermination des « indicateurs » dont les variations vont renseigner sur l'état et sur le fonctionnement du système, et, dans le cas des systèmes (sol-jachère), sur l'état de restauration des propriétés des sols (Pontanier & Roussel, 1998). Il existe deux démarches complémentaires d'identifications de tels indicateurs :

- l'une fondée sur une approche explicative qui repose sur la connaissance des mécanismes propres à certaines propriétés des sols ;
- l'autre, corrélative, fondée sur l'obtention de corrélation robuste, obtenue à partir d'un grand nombre de mesures réalisées lors d'expérimentations représentatives du milieu étudié ; cette démarche est largement utilisée pour définir par exemple la fertilité azotée des sols (Ruiz *et al.*, 1993) ou les seuils de matière organique des sols tropicaux (Feller, 1993).

Quelle que soit la démarche adoptée, la recherche d'indicateurs pertinents, qui renseignent sur l'état d'une fonction d'un système, repose sur la définition de ses mécanismes élémentaires. Parmi les multiples fonctions assumées par la jachère dans le système « rotation jachère-culture-sol », (Serpantié, 1993), on retiendra le principe de « gestion de la fertilité dans l'unité de production » à partir duquel les paysans, animés par une stratégie de production, fondent en grande partie leur décision de mise en jachère.

En matière de fonctionnement biologique, l'objectif d'une mise en jachère est donc de rétablir les chemins trophiques qui permettent au sol d'assurer sa fonction de production agricole et qu'une exploitation intense du milieu a altérés ; il s'agit de favoriser à la fois :

- le développement et les conditions d'activité des micro-organismes impliqués dans la libération des nutriments essentiels à la production de biomasse ;
- les conditions d'absorption de ces éléments par les racines des végétaux.

La jachère doit également permettre de réduire la pathogénie du peuplement nématologique ; en raison de leur action sur les racines, ces organismes peuvent être potentiellement responsables de la non-utilisation par la plante des nutriments présents dans la solution du sol. Les travaux conduits dans le cadre du programme *Jachère* se sont donc attachés à la définition d'indicateurs biologiques des sols propres à chacune de ces deux étapes de production et de valorisation des nutriments.

## Démarche corrélative : les niveaux seuils

### Macrofaune

L'abondance et la structure des peuplements de la macrofaune du sol peut varier de façon importante en fonction des conditions climatiques, du sol et de la végétation. Les densités (500 à 2000 individus.m<sup>-2</sup>) et les biomasses (10 à 40 g.m<sup>-2</sup>) de macro-invertébrés trouvées dans les jachères au Sénégal, dans le centre du bassin arachidier et en Haute-Casamance, sont relativement élevées compte tenu des conditions climatiques : période sèche d'une durée supérieure à six mois ; pluviométrie annuelle de sept cent cinquante millimètres dans le centre du bassin arachidier et de mille millimètres en Haute-Casamance ; ces densités et ces biomasses sont du même ordre de grandeur que celles de différents agro-écosystèmes tropicaux de zones plus humides (Lavelle & Pashanasi, 1989 ; Lavelle *et al.*, 1991 ; Gilot *et al.*, 1994) ; ces biomasses sont plus élevées que celles des vertisols du Cameroun septentrional où les précipitations sont de sept cent cinquante millimètres ; au Zimbabwe (850 mm de précipitation en 5 mois de saison des pluies), les peuplements de macro-invertébrés des savanes arbustives, dominés par les termites, ont des biomasses de l'ordre de dix grammes par mètre carré, liées à la moindre abondance des vers de terre (Dangerfield, 1990). Les faibles précipitations et la longueur de la période sèche, en particulier à Sonkonrong, ne laissent pas présager de si fortes densités et biomasses de vers de terre ; certaines espèces endémiques développent des adaptations contre la sécheresse (Reinecke, 1983). L'évolution des peuplements de la macrofaune du sol dans les jachères naturelles d'âge croissant est de faible amplitude ; les densités et biomasses des vers de terre et des termites sont maximales dans les jachères âgées de trois à quinze ans ; elles semblent diminuer dans les jachères plus âgées.

Bien que les termites représentent la pédofaune dominante du point de vue de la densité, dans les sites étudiés au Sénégal, aucune modification nette des densités de termites en fonction de l'âge des jachères n'est observée ; ainsi, à Sokonrong, la densité est équivalente une jachère de deux ans et une autre de dix-huit (Sarr *et al.*, 1998) ; dans les sites du Cameroun septentrional, la densité des termites, mesurée en mode diachrone sur plusieurs sites pendant trois ans, ne varie pas au cours des premières années de jachère (Duboisset, 1996) ; en revanche, l'étude en mode synchrone (comparaison des jachères au sein des mêmes années) montrent une baisse drastique de la densité dans les jachères âgées de plus de dix ans, comparable à celle qui a été observée à Saré Yorobona.

L'évolution des biomasses des organismes de la macrofaune lors de la mise en jachère des sols sableux tropicaux est de faible amplitude ; il est possible, que les systèmes de cultures à faibles apports d'intrant pratiqués en Afrique de l'Ouest ne provoquent pas l'éradication totale des macro-invertébrés, contrairement à ce qui est observé dans d'autres régions du monde (Lavelle & Pashanasi, 1989 ; Dangerfield, 1990) ; pour les vers de terre par exemple, les vitesses de colonisation sont trop faibles pour expliquer les densités enregistrées dans les jeunes jachères, si les densités n'avaient pas déjà été relativement importantes sous culture ; les niveaux seuils maximaux sont atteints dans les jachères de moins de dix ans ; au-delà, les résultats indiquent une diminution de ces biomasses.

### Nématodes phytoparasites

Contrairement à ce qui est généralement admis, la pratique d'une jachère naturelle ne s'accompagne pas d'une diminution du nombre de nématodes phytoparasites ; elle provoque une nette régression des deux espèces présentes dans les parcelles cultivées de cette zone, mais ces deux espèces sont remplacées par plusieurs autres, également phytoparasites. Une analyse en composantes principales révèle une relation entre certaines formes de matière organique des sols et la structure des peuplements (Manlay, 2000). Les genres comme *Pratylenchus* et *Ditylenchus* sont corrélées à la végétation herbacées des jachères jeunes ; au

contraire, *Helicotylenchus* et *Scutellonema* sont associées aux jachères anciennes. La multiplication de ce dernier semble être étroitement associée à la présence de racines fines des ligneux, alors que celle de *Helicotylenchus* est favorisée par les racines grossières.

La comparaison des peuplements nématologiques entre les deux sites et celle de leur évolution en fonction du temps de jachère, tend à montrer que le peuplement de Saré Yorabana, c'est-à-dire de la zone peu anthropisée et pluvieuse, est plus équilibré que celui de la zone très perturbée et plus sèche de Sonkorong ; ce dernier peuplement est constitué par un plus grand nombre d'espèces en proportion relativement similaire ; en outre, il faut une durée de jachère environ deux fois plus longue pour que les peuplements des deux sites présentent des caractéristiques maximales de diversité : approximativement dix ans à Saré Yorabana et vingt ans à Sonkorong ; de ce fait, la restauration de la fertilité du sol par la jachère naturelle, dans les régions soudano-sahéliennes fortement anthropisées, apparaît comme un processus beaucoup trop lent pour être envisageable, compte tenu de la pression humaine actuelle sur les sols cultivables.

Les travaux nématologiques indiquent que la notion de valeurs seuils du nombre de nématodes phytoparasites ne peut pas être retenue comme un indicateur de l'état de restauration de la fertilité des sols ; seule l'étude de la structure du peuplement nématologique permet de préciser les effets des pratiques agricoles sur ce compartiment biologique du sol.

## **Microorganismes**

### *Biomasse totale*

De nombreuses études se sont attachées à définir des indicateurs microbiologiques de l'état de fertilité de sols, en raison du rôle évident du compartiment microbien dans les processus de transformation et de libération des nutriments (Dick, 1992 ; Dick & Gupta, 1994). Le développement de méthodes rapides et fiables de détermination de la biomasse microbienne de sol ont favorisé l'utilisation de ce paramètre en tant qu'indicateur de la fertilité des sols (Elliott, 1994 ; Jordan *et al.*, 1995) ; la biomasse microbienne totale n'est cependant pas toujours un indicateur pertinent de l'activité des micro-organismes, car elle intègre de nombreux paramètres (teneur en carbone, humidité, texture) dont les effets sur la fertilité des sols peuvent être opposés (Sparling, 1992). Chaussod *et al.* (1986) privilégient un indicateur plus dynamique, fondé sur le rapport du flux de gaz carbonique sur la biomasse totale. Cette nécessité d'intégrer, dans la définition d'un indicateur microbiologique, à la fois une mesure statique du compartiment microbien et une mesure de l'un des produits de son activité est reprise dans les travaux d'autres auteurs sur les activités enzymatiques (Nannipieri, 1994).

Les travaux conduits dans les situations du programme *Jachère* n'ont pas permis, à partir des mesures de biomasse, de définir des seuils critiques ; si la mise en jachère a entraîné des effets positifs sur ce compartiment biologique du sol à Sonkorong, elle n'en a eu aucun à Saré Yorabana ; sur ce site, la biomasse microbienne est faiblement corrélée à la quantité de litière (Manlay, 2000). Il est à noter que les effets des pratiques culturales dans ces sols sableux sont moindres sur les stocks organiques que ceux enregistrés dans des sols argileux (Manlay, 2000 ; Manlay *et al.*, *soumis* ; Feller, 1994) ; dans ce contexte, il paraît plus pertinent d'adopter un indicateur qui intègre la biomasse microbienne et un paramètre de son activité ; cette démarche, initiée lors de ce programme, se poursuit actuellement.

### *Champignons mycorhiziens*

Les jachères de longue durée entraînent une baisse de la biodiversité des espèces végétales et il a été montré que ces longues périodes d'abandon des cultures aboutissaient à une diminution de la présence et de l'activité de la symbiose mycorhizienne (Thompson, 1994). Les résultats obtenus dans ce programme indiquent que le nombre de spores est maximal

dans les jachères de moins de cinq ans; cela suggère que le phénomène symbiotique peut être optimisé sur une courte période; ce phénomène peut être accentué lorsque la végétation est protégée de l'impact des populations (feux de brousse, passage de troupeaux, etc.); en conséquence, afin de stimuler le développement des champignons mycorhiziens dans les sols de jachère, il est recommandé que les manipulations de jachères (jachères améliorées, systèmes agro-forestiers) soient raisonnées en utilisant des plantes dont on connaît la forte dépendance mycorhizienne (Plenchette *et al.*, 1983).

### Démarche explicative : les espèces ou les taxa clés

Le sol est parcouru par un flux d'énergie et de matière générés par un ensemble de processus au centre desquels les processus initiés par les communautés microbiennes occupent un rôle essentiel; ces micro-organismes font eux-mêmes partis d'un réseau d'interactions (trophiques ou non) dont la nature et l'intensité contribuent significativement à ces flux; en conséquence, l'identification des espèces ou taxa clés responsables de ces processus coïncide parfaitement avec la démarche explicative; cette démarche, appliquée à des micro-organismes isolés et cultivés sur milieu, a fait l'objet de très nombreux travaux. Les techniques de biologie moléculaire ont permis de compléter les approches phénotypiques par des informations d'ordre génétique; force est de constater cependant que les résultats obtenus ne sont que très parcellaires dans la mesure où moins de dix pour cent des micro-organismes du sol sont cultivables (Head *et al.*, 1998); en outre, si les récents développements, fondés sur l'étude de la diversité génétique après extraction de l'ADN microbien, ont permis d'éviter l'étape d'isolement et de culture des micro-organismes, ces méthodes posent la question de la stratégie d'échantillonnage (taille du sol analysé, fréquence des prélèvements...) qui peut rendre compte de l'hétérogénéité du sol et des communautés qui le colonisent (Grundmann & Gourbière, 1999); malgré les progrès rapides des techniques de caractérisation des communautés microbiennes, la définition d'espèces microbiennes indicatrices est un chantier qui est en cours.

Cette démarche explicative peut néanmoins s'appliquer à d'autres groupes biologiques du sol; il est possible en outre d'obtenir indirectement des indications sur le compartiment microbien dans la mesure où ces groupes biologiques ont une action connue sur lui; dans ce domaine, les travaux sur les nématodes non phytoparasites constituent une très bonne illustration (Bongers, 1990; Ritz & Trudgill, 1999; Yeates & Bongers, 1999). L'étude de la nématofaune non phytophage du sol (nématodes bactériophages, fongivores, prédateurs et omnivores) a été approfondie lors de la remise en culture des différentes jachères du site de Sonkorong (Villenave *et al.*, en préparation). Seuls les termites et les nématodes phytoparasites font l'objet d'une discussion sur ce sujet.

### Termites

Le choix des termites comme taxa clé se justifie par le fait qu'ils sont :

- les principaux décomposeurs de la matière organique disponible;
- liés aux flux d'énergie en tant que médiateurs des flux de carbone (Jones, 1990);
- l'élément principal de la macrofaune du sol (Sarr *et al.*, 1998).

L'entité «termite» n'est pas un groupe écologiquement homogène et son suivi peut masquer les profondes variations de répartition des différents groupes trophiques. On constate que certains groupes trophiques sont plus sensibles que d'autres à l'âge de la jachère : par exemple les xylophages stricts, comme l'espèce *Ancistrotermes crucifer*, dont le bois constitue l'habitat, disparaissent sous l'effet de la pression anthropique. Ces espèces sont donc de bonnes indicatrices des jachères âgées et (ou) protégées (exemple de *Ancistrotermes crucifer* présent uniquement dans la jachère de 10 ans). Les espèces aux régimes alimentaires plus diversifiées (litière, bois, plante sur pied) qui vivent dans le sol, comme celles des

genres *Microtermes* ou *Odontotermes*, semblent plus ubiquistes. Des espèces, comme *M. grassei*, peu sensibles à l'anthropisation, sont indicatrices des jachères jeunes (à Saré Yorobana) ou fortement perturbées (à Sonkorong). Les termites humivores représentent le groupe le plus sensible à l'âge de la jachère ; du point de vue de la diversité spécifique, ils constituent le deuxième groupe trophique, mais ils sont largement supplantés par les termites lignivores ; ils sont particulièrement présents dans les jachères âgées et ils constituent le groupe dominant dans la jachère protégée à Sonkorong ; ces résultats semblent indiquer que ce groupe trophique est un bon indicateur des jachères âgées et protégées ; une analyse plus fine montre cependant qu'on peut distinguer deux sous-groupes :

- le premier, qui est caractéristique des jachères jeunes, les Apicotermitinae ;
- le second, qui est constitué par la sous-famille des Termitinae, est plus caractéristique des jachères protégées ou faiblement perturbées.

La présence des Apicotermitinae dans les jachères jeunes de Sonkorong pourrait être dû à leur mode de vie souterrain et à leur alimentation plus diversifiée (Brauman *et al.*, 1999) ; dans leur majorité, les termites humivores du second groupe (sous-famille des Termitinae) vivent dans des nids épigés et se nourrissent exclusivement de sol relativement riche en matière organique ; ces caractéristiques les rendent vulnérables à toutes perturbations du milieu ; cette « sensibilité » est particulièrement spectaculaire en forêt tropicale humide où les termites humivores qui représentent quatre-vingts pour cent des cent quatorze espèces de forêt, disparaissent complètement des zones défrichées (Eggleton *et al.*, 1995) ; ce groupe trophique représente donc un indicateur biologique potentiel de l'état de perturbation du système ; leurs faibles densités à Sonkorong, cependant, à l'exception des jachères mises en défens, impliquent qu'ils représentent plus un indicateur qu'un véritable acteur de la restauration du sol de ces jachères arides.

La diversité des termites lignivores ou xylophages ne semblent pas directement corrélée à l'âge des jachères, mais leurs densités semblent affectées par le degré de perturbation anthropique ; ce groupe trophique est le troisième du point de vue de la diversité mais il peut devenir dominant ; ainsi, les lignivores qui dominent la jachère jeune de Sonkorong sont représentés presque exclusivement par deux espèces (*Eremotermes* sp. et *Amitermes spinifer* ; Sarr *et al.*, 1998) ; leur répartition selon l'âge de la jachère dépend surtout de la disponibilité en bois au sol ; dans une jachère du même âge (17 ans), leurs fréquences relatives augmentent de trente pour cent dans la jachère mise en défens ; ce groupe est donc particulièrement sensible à l'activité anthropique, notamment aux brûlis, défrichage et prélèvements de bois ; cette sensibilité varie cependant en fonction des espèces : celles qui vivent dans le sol, comme *Amitermes evuncifer*, sont moins sensibles que celles qui forment des nids de type stercoral (*Microcerotermes* sp.) ou celles qui vivent dans le bois (*Amitermes guineensis*).

### **Nématodes phytoparasites**

La plupart des espèces qui se développent pendant la phase de jachère : *Helicotylenchus dihystera*, *Pratylenchus pseudopratensis*, *Tylencho-rhynchus mashoodi* et *+iphinema* spp., sont susceptibles, au moins pour les trois premières (Baujard, 1986), de parasiter le mil et les autres plantes de la rotation ; leur disparition apparaît plutôt liée à des questions de compétitions inter-spécifiques ou de perturbation du milieu tellurique (destruction de la structure du sol par les techniques culturales) ; de ce fait, ces espèces – en particulier celles du genre *+iphinema* – constituent de bons indicateurs de stabilisation de l'écosystème ; en

outre, l'augmentation de la fréquence relative de l'espèce *Helicotylenchus dihystera*, faiblement pathogène, semble être un indicateur de la diminution de la pathogénie du peuplement; *Helicotylenchus dihystera* pourrait jouer un rôle modérateur au sein du peuplement auquel elle appartient (Villenave & Cadet, 1998).

## Références

- Abbadie L., Mariotti A. & Menaut J.-C. (1992). « Independence of savanna grasses from soil organic matter for their nitrogen supply », *Ecology*, n° 73 : pp. 608-613.
- Agboba C. & Roy-Noël M. (1982). « L'attaque des arbres par les termites dans la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). III. Cas du parc forestier de Dakar-Hann sur sables ogoliens », *Bulletin de l'Ifan*, n° 44 : pp. 342-364
- Alexander M. (1997). *Introduction to Soil Microbiology*, 2<sup>e</sup> éd., New York, John Wiley & Sons.
- Amann R.I., Ludwig W. & Scheidler K.H. (1995). « Phylogenetic identification & in situ detection of individual microbial cells without cultivation », *Microbiol Rev.*, n° 59 : pp. 143-169.
- Amato M. (1983). « Determination of carbon <sup>12</sup>C and <sup>14</sup>C in plant and soil », *Soil Biology & Biochemistry*, n° 15 : pp. 611-612.
- Anderson J.M. & Ingram J.S.I. (1992). *A handbook of methods*, Oxford, Cab.
- Balandreau J., N'dri Allou R., Villemin G., Weinhard P. & Villecourt P. (1976). « Fixation rhizosphérique de l'azote [C<sub>2</sub>H<sub>2</sub>] en savane de Lamto », *Revue Écologie Biologie du Sol*, n° 13 : pp. 529-544.
- Barbault R. (1992). *Écologie des peuplements*, Paris, Masson, 273 p.
- Barea J.M., Azcon-Aguilar C. & Azcon R. (1987). « Vesicular-arbuscular mycorrhiza improve both symbiotic N<sub>2</sub> fixation and N uptake from soil as assessed with a <sup>15</sup>N technique under field conditions », *New Phytologist*, n° 106 : pp. 717-725.
- Barea J.M., El-Atrach F. & Azcon R. (1991). « The role of VA mycorrhizas in improving plant N acquisition from soil as assessed with <sup>15</sup>N », in Flitton (éd., 1991) : pp. 677-808.
- Barois I. & Lavelle P. (1986). « Changes in respiration rate and some physicochemical properties of a tropical soil during transit through *Pontosclex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) », *Soil Biol. Biochem.*, n° 18 : pp. 539-541.
- Baujard P. (1986). « Écologie des nématodes dans le bassin arachidien du Sénégal », *Revue Nématol.*, n° 9 : p. 288.
- Beare M.H., Coleman D.C., Crossley Fr.D.A., Hendrix P.F. & Odum E.P. (1995). « A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling », *Plant and Soil*, n° 170 : pp. 5-22.
- Belsky A.J., Mwonga A.M., Amundson R.G., Duxbury J.M. & Ali A.R. (1993). « Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high- and low-rainfall savannas », *J. Appl. Écol.*, n° 30 : pp. 413-155.
- Bergersen F., éd. (1980). *Methods for evaluating biological Nitrogen fixation*, Chichester, John Wiley & Sons.
- Bernhard-Reversat F. (1982). « Biogeochemical cycle of nitrogen in a semi-arid savanna », *Oikos*, n° 38 : pp. 321-332.
- Bethlenfalvay G.J. & Linderman R.G. (1992). « Mycorrhizae in sustainable agriculture », Madison (Wisconsin, É.-U.A.), *ASA Special Publication*, n°54.
- Blanchart E., Albrecht A., Alegre J., Duboisset A., Gilot C., Pashanasi B., Lavelle P. & Brussaart L. (1999). Effects of earthworms on soil structure and physical properties in Lavelle *et al.* (éd., 1999) : pp. 173-197.
- Blanchart E., Bruand A. & Lavelle P. (1993). « The physical structure of casts of *Millsonia anomala* (Oligochaeta : Megascolecidae) in shrub savanna soils (Côte-d'Ivoire) », *Geoderma*, n° 56 : pp. 119-132.
- Bolan N.S. (1991). « A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plant », *Plant and Soil*, n° 134 : pp. 189-207.
- Bongers T. (1990). « The maturity index : an ecological measure of environment disturbance based on nematodes species composition », *Oecologia*, n° 83 : pp. 14-19.

- Bottner P. & Billès G. (1987). «La rhizosphère : site d'interactions biologiques», *Rev. Écol. Biol. Sol*, n° 24 : pp. 369-388.
- Brauman A. & Fall S. (1998). «Influence of soil feeding termite and their associated microflora on the soil organic matter transformation», Congrès mondial de sciences du sol, Montpellier, 20-26 août 1998 : p. 9.
- Brauman A., S. Fall & J.-L. Chotte, 1999. «Comparaison du compartiment physique organique et microbien des termitières de deux régimes alimentaires dominants (champignoniste et humivore) des jachères de Haute-Casamance (Sénégal)», *La jachère en Afrique tropicale*, Dakar, 13-16 avr. 1999.
- Brian M.V., éd. (1978). *Production Ecology of ants and termites*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Brussaard L. & Ferrera-Cerrato R. (éd.) (1997). *Soil ecology in sustainable agricultural systems*, New York, Lewis publishers.
- Bullock S.H., Mooney H.A. & Medina E. (éd.) (1995). *Seasonally dry tropical forests*, Cambridge University Press.
- Bürkert B. & Robson A. (1994). «Zn uptake in subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) by three vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a root free sandy soil», *Soil Biology & Biochemistry*, n° 26 : pp. 1117-1124.
- Cadet P. & Pate E. (1998). «Jachères et nématodes», *Raccourcissement du temps de jachère : Biodiversité et Développement durable en Afrique centrale (Cameroun) et en Afrique de l'Ouest (Sénégal, Mali)*, Contrat CEE TSA-CT93 (DG 12) : pp. 131-135.
- Cadet P. (1986). «Évolution des nématodes ectoparasites dans la rhizosphère de la canne à sucre au Burkina Faso», *Revue Écol. Biol. Sol*, n° 23 : pp. 205-213.
- Chaussod R., Nicolardot B., Catroux G. & Chrétien J. (1986). «Relations entre les caractéristiques physico-chimiques et microbiologiques de quelques sols cultivés.», *Science du sol, Bulletin AFES*, n° 2 : pp. 213-226.
- Chotte J.-L., Schwartzman A., Bailly R. & Jocteur Monrozier L., *soumis*. «Changes in bacterial communities and Azospirillum diversity in a tropical soil under 3yr and 19yr natural fallow assessed by soil fractionation», *Soil Biology & Biochemistry*.
- Chotte J.-L., Villemin G., Guilloiré P. & Jocteur Monrozier L. (1994). «Morphological aspects of microorganism habitats in a vertisol», in Ringrose-Voase & Humphreys (éd., 1994) : pp. 395-403.
- Chotte J.-L., Ladd J.N. & Amato M. (1998). «Sites of microbial assimilation and turnover of <sup>14</sup>C soluble and particulate substrates decomposing in a clay soil», *Soil Biol. & Biochem.*, vol. XXX n° 2, pp. 205-218.
- Cirad (éd.) (1990). *Savanes d'Afrique, terres fertiles*, Montpellier.
- Cogle A.L., Redy M.V.R., Rao K.P.C., Smith G.D., McGarry D. & Yule D.F. (1995). «The role of biological practices and the soil biota in management of sealing, crusting and hard setting soils», in So *et al.* (éd., 1995) : pp. 305-324.
- Colleuille H., Kaloga B., Braudeau É. & Grimaldi M. (1994). «Critères physiques de différenciation des sols ferrallitiques et des sols ferrugineux», *C.R. Acad. Sci.*, sér. II : pp. 1375-1382.
- Cooper K.M. (1984). «Physiology of VA mycorrhizal associations», in Powell & Bagyaraj (éd., 1984) : pp. 155-188.
- Dangerfield J.M. (1990). «Abundance, biomass and diversity of soil macrofauna in savanna woodland and associated managed habitats», *Pedobiologia*, n° 34 : pp. 141-150.
- Dehne H.W. (1982). «Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens», *Phytopathology* n° 72 : pp. 1115-1119.
- Diatte M. (1994). *Mise en défens et techniques agroforestières a Siné Saloum (Sénégal)*. Effet sur la conservation de l'eau, du sol et sur la production primaire, th. doct., univers. Strasbourg-I, 202 p.
- Dick R.P. (1992). «A review : Long terms effects of agricultural system on soil biochemical and microbial parameters. Agriculture», *Ecosystems and Environment*, n° 40 : pp. 25-36.
- Dick R.P. & Gupta V.V.S.R. (1994). «A conceptual model for the role of abiotic soil enzymes in microbial ecology : a potential analogue for soil quality», in Pankhurst *et al.* (éd., 1994) : pp. 167-168.
- Döbereiner J. & Pedrosa F.O. (1987). «Nitrogen fixing bacteria in nonleguminous crop plants», *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, n° 43 : pp. 951-955.
- Dommergues Y. & Mangenot F. (1970). *Écologie microbienne du sol*, Paris, Masson, 796 p.



- Dubois A. (1996). « Étude de l'activité et de la distribution de la macrofaune du sol en fonction du mode d'utilisation du sol », *Raccourcissement du temps de jachère : Biodiversité et Développement durable en Afrique centrale (Cameroun) et en Afrique de l'Ouest (Sénégal, Mali)*, rapport scient., Comm. des communautés europ., Contrat TSA-CT93 (DG 12) : pp. 49-53.
- Duponnois R. & Bâ A.M. (1998). « Influence of the microbial community of a sahel soil on the interactions between *Meloidogyne javanica* and *Pasteuria penetrans* », *Nematologica*, n° 44 : pp. 331-343.
- Duponnois R. & Cadet P. (1994). « Interactions of *Meloidogyne javanica* and *Glomus* sp. on growth and N<sub>2</sub> fixation of *Acacia seyal* », *Afro-Asian Journal of Nematology*, n° 4 : pp. 228-233.
- Duponnois R., Bâ A.M. & Mateille T. (1998). « Effects of some rhizosphere bacteria for the biocontrol of nematodes of the genus *Meloidogyne* with *Arthrobotrys oligospora* », *Fundamental & Applied Nematology*, vol. XXI, n° 2 : pp. 157-163.
- Duponnois R., Plenchette C., Thioulouse J. & Cadet P., *soumis*. « Infectivity and am fungal spore communities of different aged fallows in Sénégal », *Applied Soil Ecology*.
- Duponnois R., Cadet P., Senghor K. & Sougoufara B. (1997). « Étude de la sensibilité de plusieurs acacias australiens au nématode à galles *Meloidogyne javanica* », *Annales des Sciences forestières*, n° 54 : pp. 181-190.
- Eggleton P., Bignell D.E., Sands W.A., Waite T.G., Wood B. & Lawton J.H. (1995). « The species richness of termites (Isoptera) under differing levels of forest disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, Southern Cameroon », *Journal of Tropical Ecology*, n° 11 : pp. 85-98.
- Elliott E.T. (1986). « Aggregate structure and carbon, nitrogen, and phosphorus in native and cultivated soils », *Soil Sci. Soc. Am. J.*, n° 50 : pp. 627-633.
- Elliott E.T. (1994). « The potential use of soil biotic activity as an indicator of productivity, sustainability and pollution », in Pankhurst *et al.* (éd., 1994) : pp. 250-256.
- Elliott E.T. & Coleman D.C. (1988). « Let the soil work for us. », *Ecol. Bull.*, n° 39 : pp. 23-32.
- Fall S., Sarr M., Rouland C., Agbogba C. & Brauman A. (1999). « Effet de l'âge de la jachère et de la saison sur la densité et la biodiversité des termites : (Haute-Casamance, Sénégal) », in Floret & Pontanier (éd., 2000) : pp. 259-267.
- Feller C. (1993). « Organic input, soil organic matter and functional soil organic matter compartments in low-activity soils in tropical zones », in Mulongoy & Merckx (éd., 1993) : pp. 77-88.
- Ferris H., Venette R.C. & Lau S.S. (1997). « Population energetics of bacterial-feeding nematodes : carbon and nitrogen budgets », *Soil. Biol. Biochem.*, n° 29 : pp. 1183-1194.
- Flitton C. (éd.) (1991). *The Use of Stable Isotopes in Plant Nutrition, Soil Fertility and Environmental Studies*, Vienne, I.A.E.A.-F.A.O. Division.
- Floret Ch. & Pontanier R. (éd.) (2000). *La jachère en Afrique tropicale : Rôles, aménagement, alternatives*, Actes du séminaire international, Dakar, 13-16 avr. 1999.
- Floret Ch., Pontanier R. & Serpantié G. (éd.) (1993). *La Jachère en Afrique tropicale*, Mab 16 :
- Floret Ch. (éd.) (1996). *La jachère, lieu de production*, Coraf.
- Floret Ch. (éd.) (1998). *Raccourcissement du temps de jachère : Biodiversité et Développement durable en Afrique centrale (Cameroun) et de l'Ouest (Mali, Sénégal)*, rapport final, Bruxelles, UE/DG+II.
- Foster R.C. (1986). « The ultrastructure of the rhizoplane and the rhizosphere », *Ann. Rev. Phytopathol.*, n° 24 : pp. 211-234.
- Fournier A., Floret Ch. & Gnahoua G.M. (2000). « Végétation des jachères et succession post-culturale en Afrique tropicale », in Floret & Pontanier (éd., 2000) : pp. 123-168.
- Francis R. & Read D.J. (1994). « The contribution of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure », *Plant and Soil*, n° 159 : pp. 11-25.
- Frontier S. & Pichod-Viale D. (1995). *Écosystèmes structure, fonctionnement, évolution*, Paris, Masson, 445 p.
- Ganry F. & Campbell B. (éd.) (1993). *Sustainable land management in African semi-arid and subhumid regions*, Cijrad.
- George E., Haussler K., Vetterlein G., Gorgus E. & Marschner H. (1992). « Water and nutrient translocation by hyphae of *Glomus mosseae* », *Canadian Journal of Botany*, n° 70 : pp. 2130-2137.
- Gerdemann J.W. (1968). « Vesicular-arbuscular mycorrhizae and plant growth », *Annual Review of Phytopathology*, n° 6 : pp. 397-418.

- Gerdemann J.W. & Nicolson T.H. (1963). « Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting », *Transaction of the British Mycological Society*, n° 46 : pp. 235-244.
- Giller K.E., Beare M.H., Lavelle P., Izac A.M.N. & Swift M.J. (1997). « Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function », *Applied Soil Ecology*, n° 6 : pp. 3-16.
- Gilot C., Lavelle P., Blanchart E., Kouassi P. & Guillaume G. (1994). « Biological activity of soils in Hevea stands of different ages in Côte-d'Ivoire », *Acta Zoologica Fennica*, n° 196 : pp. 186-189.
- Gray T.R.G. & Williams S.T. (1971). *Soil Microorganisms*, Edimbourg (R.U.), Oliver & Boyd.
- Grundmann L.G. & Gourbière F. (1999). « A micro-sampling approach to improve the inventory of bacterial diversity in soil », *Applied Soil Ecology*, n° 13 : pp. 123-126.
- Gupta V.V.S.R. & Germida J.J. (1988). « Distribution of microbial biomass and its activity in different soil aggregate size classes as affected by cultivation », *Soil Biology & Biochemistry*, n° 20 : pp. 777-786.
- Hamel C.Y. Dalpé, Furlan V. & Parent S. (1997). « Indigenous populations of arbuscular mycorrhizal fungi and soil aggregate stability are major determinants of leek (*Allium porrum* L.) response to inoculation with *Glomus intraradices* Schanck & Smith or *Glomus versiforme* (Karsten) Berch. », *Mycorrhiza*, n° 7 : pp. 187-196.
- Harley J.L. & Smith S.E. (1983). *Mycorrhizal symbiosis*, Londres-New York, Academic Press.
- Hattori T. (1988). « Soil aggregates as microhabitats of microorganisms », in Hattori (éd., 1988) : pp. 49-62.
- Hattori T. (éd.) (1988). *Protozoa in Soil Microhabitat*, Sendai, Tohoku University.
- Hauser S., Vanlauwe B., Asawalam D.O. & Norgrove L. (1997). « Role of earthworms in traditional and improved low-input agricultural systems in west Africa », in Brussaard & Ferrera-Cerrato (éd., 1997) : pp. 113-137.
- Head I.M., Saunders J.R. & Pickup R.W. (1998). « Microbial evolution, diversity, and ecology : a decade of ribosomal RNA analysis of uncultivated microorganisms from soils », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 23 : pp. 217-225.
- Ingham E.R., Trofimow J.A., Ingham E.R. & Coleman D.C. (1985). « Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers : Effects on nutrient cycling and plant growth », *Ecol. Monogr.*, n° 55 : pp. 119-140.
- Jeffries P., Spyropoulos T. & Vardavarkis E. (1988). « Vesicular-arbuscular mycorrhizal status of various crops in different agricultural soils of northern Greece », *Biology and Fertility of Soils*, n° 5 : pp. 333-337.
- Jenkinson D.S. & Powlson D.S. (1976). « The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. V. A method for measuring soil biomass », *Soil Biology & Biochemistry*, n° 8 : pp. 209-213.
- Jones I.A. (1990). « Termites, soil fertility and carbon cycling in dry tropical Africa, a hypothesis », *Journal of Tropical Ecology*, n° 6 : pp. 291-305.
- Jordan D., Kremer R.J., Bergfield W.A., Kim K.Y. & Cacio V.N. (1995). « Evaluation of microbial methods as potential indicators of soil quality in historical agricultural fields », *Biology and Fertility of Soils*, n° 19 : pp. 297-302.
- Kabir M. D.M., Chotte J.-L., Rahman M., Bally R. & Jocteur Monrozier L. (1994). « Distribution of soil fractions and location of soil bacteria in a vertisol under cultivation and perennial grass », *Plant and Soil*, n° 163 : pp. 243-255.
- Kaire M. (1996). « La production ligneuse des jachères et son utilisation par l'homme en zone soudano-soudanienne et soudano-sahélienne du Sénégal », in Floret (éd., 1996) : pp. 1-16.
- Kilbertus G. (1980). « Étude des microhabitats contenus dans les agrégats du sol, leur relation avec la biomasse bactérienne et la taille des procaryotes présents », *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, n° 12 : pp. 363-374.
- Killham K., Amato M. & Ladd J.N. (1993). « Effect of substrate location in soil and soil pore-water regime on carbon turnover », *Soil Biology and Biochemistry*, vol. XXV, n° 1 : pp. 57-62.
- Lavelle P. & Pashanasi B. (1989). « Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto) », *Pedobiologia*, n° 33 : pp. 283-291.
- Lavelle P., Martin A., Martin S., Blanchart E. & Gilot C. (1991). « Conservation de la fertilité des sols de savane par la gestion de l'activité de la faune du sol », in Cirad (éd., 1990) : pp. 370-398.
- Lavelle P., Brussaard L. & Hendrix P. (éd.) (1999). *Earthworm management in tropical agroecosystems*, Wallingford (R.-U.), C. international.
- Lensi R., Clays-Josserand A. & Jocteur Monrozier L. (1995). « Denitrifiers and denitrifying activity in size fractions of a mollisol under permanent pasture and continuous cultivation », *Soil Biology & Biochemistry*, n° 27 : pp. 61-69.

- Lepage M. (1981). «L'impact des populations récoltantes de *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt) (Isoptera, Macrotermitinae) dans un écosystème semi aride (Kajiado, Kenya)», 1, «L'activité de récolte et son déterminisme», *Ins. Soc.*, n° 28 : pp. 297-308.
- Letey J., Jury W.A., Hadas A. & Valoras N. (1980). «Gas diffusion as a factor in laboratory incubation studies on denitrification», *J. Environ. Qual.*, n° 9 : pp. 223-226.
- Linn D.M. & Doran J.W. (1984). «Effect of water-filled pore space on carbon dioxide and nitrous oxide production in tilled and nontilled soils», *Soil Sci. Soc. Am. J.*, n° 48 : pp. 1267-1272.
- Lobry de Bruyn L.A. & Conacher A.J. (1994). «The bioturbation activity of ants in agricultural and naturally vegetated habitats in semi-arid environments», *Aust. J. Soil Res.*, n° 32 : pp. 555-570.
- Luc M., Sikora R.A. & Bridge J. (1990). *Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture*, Wallingford (R.U.), Cad International, 629 p.
- Manlay R. (2000). *Dynamique de la matière organique dans un terroir agro-pastoral de la savane ouest-africaine (Sud-Sénégal)*, thèse doctorat de l'Engref, 195 p. + annexes.
- Manlay R., Chotte J.-L., Masse D., Laurent J.-Y. & Feller C., *soumis*. «Carbon, Nitrogen and Phosphorus allocation in agro-ecosystems of a West African savanna», III, «The plant and soil components under continuous cultivation», *Agriculture, Ecosystems & Environment*.
- Manlay R., Cadet P., Thioulouse J. & Chotte J.-L. (2000). «Relationship between abiotic and biotic properties during fallow periods in the sudanian zone of Sénégal», *Applied Soil Ecology*, n° 14 : pp. 89-101.
- Martin A. (1991). «Short- and long-term effects of the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (Megascolecidae, Oligochaeta) of tropical savannas, on soil organic matter», *Biol. Fertil. Soils*, n° 11 : pp. 234-238.
- Martinez Yrisar A. (1995). «Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forests», in Bullock *et al.* (éd., 1995) : pp. 326-345.
- Menaut J.-C. & César J. (1979). «Structure and primary productivity of Lamto savannas, Ivory Coast», *Ecology*, n° 60 : pp. 1197-1210.
- Mulongoy K. & Merckx R. (éd.) (1993). *Soil Organic Matter Dynamics and Sustainability of Tropical Agriculture*, Chichester (R.U.), John Wiley & Sons : pp. 77-88.
- Newman E.I., Heap A.J. & Lawley R.A. (1981). «Abundance of mycorrhizas and root-surface microorganisms of *Plantago lanceolata* in relation to soil and vegetation : A multivariate approach», *New Phytologist*, n° 89 : pp. 95-108.
- Niang A. (1995). *Caractérisation pédohydrrique des sites des essais du Programme jachère au Sénégal, a Sonkorong (Nioro du Rip) et Saré Yorobana (Kolda)*, mém. ingén., Ucad, 45 p. + annexes.
- Nicolardot B., Chaussod R. & Catroux G. (1982). «Revue des principales méthodes disponibles pour la mesure de la biomasse microbienne et ses activités», *Bulletin de l'association Française pour l'étude du sol*, n° 4 : pp. 253-261.
- Pages A. L. (éd.) (1982). *Methods of Soils Analysis*, Part. 2, Madison (WI), American Society of Agronomy, 450 p.
- Pankhurst C.E., Doube B.M., Gupta V.V.S.R. & Grace P.R. (éd.) (1994). *Soil biota : Management in sustainable farming systems*, Australie, C.S.I.R.O.
- Pate E. (1997). *Analyse spatio-temporelle des peuplements de nématodes du sol dans les systèmes de cultures à jachère au Sénégal*, th. 3<sup>e</sup> cycle, univers. Claude-Bernard-Lyon-I, 175 p.
- Pate E., N'Diaye N., Gaudin R. & Cadet P. (1995). «Caractérisation et évolution des peuplements de nématodes en fonction de l'âge de la jachère au cours de la saison des pluies», *Raccourcissement du temps de jachère biodiversité et développement durable en Afrique Centrale (Cameroun) et en Afrique de l'Ouest (Sénégal, Mali)*, Contrat CEE TSA-CT93 (DG 12) : pp. 21-31.
- Pate E., Ndiaye-Faye N., Thioulouse J., Villenave C., Bongers T., Cadet P. & Debouzie D. (2000). «Successional trends in the characteristics of soil nematodes communities in cropped and fallow lands in Sénégal (Sonkorong)», *Applied Soil Ecology*, n° 14 : pp. 5-15.
- Plenchette C., Fortin J.A. & Furlan V. (1983). «Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions», *Plant and Soil*, n° 70 : pp. 199-209.
- Plenchette C., Perrin R. & Duvert P. (1989). «The concept of soil infectivity and a method for its determination as applied to endomycorrhizas», *Can. J. Bot.*, n° 67 : pp. 112-115.
- Pontanier R. & Roussel O. (1998). «Les indicateurs du système Culture-Jachère» in Floret (éd., 1998) : pp. 203-229.

- Powell C.L. & Bagyaraj D.G. (éd.) (1984). *VA mycorrhiza*, Boca Raton (Floride), C.R.C. Press.
- Read D. J., Koucheiki H.K. & Hodgson J. (1976). « Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. I. Occurrence of infection », *New Phytologist*, n° 77 : pp. 641-653.
- Reinecke A.J. (1983). « The ecology of earthworms in Southern Africa », in Satchell (éd., 1983) : pp. 195-207.
- Reynaud P. (1987). « Ecology of nitrogen-fixing cyanobacteria in dry tropical habitats of West Africa : a multivariate analysis », *Plant and Soil*, n° 98 : pp. 203-220.
- Ringrose-Voase A.J. & Humphreys G.S. (éd.) (1994). *Soil Micromorphology : Studies in Management and Genesis, Developments in Soil Science*, 22, Amsterdam, Elsevier.
- Ritz K. & Trudgill L. (1999). « Utility of nematode community analysis as an integrated measure of the functional state of soils : perspectives and challenges », *Plant and Soil*, n° 212 : pp. 1-11.
- Roberston G.P. & Rosswall T. (1986). « Nitrogen in West Africa : the regional cycle », *Ecological Monographs*, n° 56 : pp. 43-72.
- Rogerš S.L. & Burns R.G. (1994). « Changes in aggregate stability, nutrient status, indigenous microbial populations, and seedling emergence following inoculation with *Nostocmuscorum* », *Biology and Fertility of Soils*, n° 187 : pp. 219-215.
- Ruiz L., Ganry F., Waneukem V., Oliver R. & Siband P. (1993). « Recherche d'indicateurs de la fertilité azotée des terres », in Ganry & Campbell (éd., 1993) : pp. 111-121.
- Sarr M., Agbogba C. & Russell-Smith A. (1998). « The effects of length of fallow and cultivation on termite abundance and diversity in the sahelian zone of Senegal : A preliminary note », *Pedobiologia*, n° 42 : pp. 56-62
- Satchell J.E. (éd.), (1983). *Earthworm ecology. From Darwin to vermiculture*, Londres, Chapman and Hall.
- Sauerbeck D.R. & Johnen B.G. (1976). « Root formation and decomposition during plant growth », Colloque I.A.E.A.-SM-211/16 : pp. 141-147
- Schultze E.D. & Mooney H.A. (éd.), (1993). *Biodiversity and ecosystem function, Ecological studies*, Springer Verlag, n° 99.
- Seifert J. (1964). « Influence of the size of soil structural aggregate on the degree of nitrification », *Folia microbiol.*, n° 9 : pp. 365-377.
- Seinhorst J.W. (1962). « Modifications of the elutriation method for extracting nematodes from soil », *Nematologica*, n° 8 : pp. 117-128.
- Serpantié G. (1993). « Rôles et significations de la jachère dans les systèmes de production agricole en Afrique de l'Ouest. problématique de son remplacement », in Floret *et al.* (éd., 1993) : pp. 55-84.
- So H.B., Smith G.D., Raine S.R., Schafer B.M. & Loch R.J. (éd.), (1995). *Sealing, Crusting and Hardsetting Soil : Productivity and Conservation*.
- Sparling G.P. (1992). « Ratio of microbial biomass carbon to soil organic carbon as a sensitive indicator of changes in soil organic matter », *Australian Journal of Soil Research*, n° 30 : pp. 195-207.
- Swift M.J., Heal O.W. & Anderson J.M. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems : Studies in Ecology volumes*, Blackwell Scientific Publication, 370 p.
- Sylvia D.M., & Jarstfer A.G. (1992). « Sheared-root inocula of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi », *Appl. Environ. Microbiol.*, n° 58 : pp. 229-232.
- Tabatabai M.A. (1982). « Soil enzymes », in Pages (éd., 1982).
- Thompson J.P. (1994). « Inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi from cropped soil overcomes long-fallow disorder of linseed (*Linum usitatissimum* L.) by improving P and Zn uptake », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 26 : pp. 1133-1143.
- Tilman D. (1993). « Community diversity and succession; the role of competition, dispersal and habitat modification », in Schultze & Mooney (éd., 1993) : pp. 327-344.
- Turner G.L. & Gibson A.H. (1980). « Measurement of nitrogen fixation by indirect means », in Berghersen (éd., 1980) : pp. 111-138.
- Verhoef H.A. & Brussaard L. (1990). « Decomposition and nitrogen mineralization in natural and agro-ecosystems : the contribution of soil animals », *Biogeochemistry*, n° 11 : pp. 175-211.
- Villenave C. & Cadet P. (1998). « Interaction of *Helicotylenchus dihystera*, *Pratylenchus pseudopraetensis*, and *Tylenchorhynchus gladiolatus* on two plants from the soudano-sahelian zone of West Africa », *Nematologica*, n° 28 : pp. 31-39.
- Villenave C., Charpentier F., Lavelle P., Feller C., Brussaard L., Pashanasi B., Barois I., Albrecht A. & Patron J.C. (1999). « Effects of earthworms on soil organic matter and nutrient dynamics fol-

- lowing earthworm inoculation in field experimental situations », in Lavelle *et al.* (éd., 1999) : pp. 173-197.
- Villenave C., Bongers T., Ekschmitt K., Djigal D. & Chotte J.-L., *en prép.* « Cultivation of soils after different lengths of fallow : changes in nematode communities », *Applied Soil Ecology*.
- White F. (1986). *La végétation de l'Afrique*, Paris, Orstom-Unesco, 384 p.
- Woese C.R. (1987). « Bacterial evolution », *Microbiological Reviews*, vol. LI, n° 2 : pp. 221-271.
- Woods T.G. & Sands W.A. (1978). « The role of termites in ecosystems », in Brian (éd., 1978) : pp. 245-292.
- Yeates G.W. & Bongers T. (1999). « Nematodes diversity in agroecosystems », *Agriculture, Ecosystems & Environments*, n° 74 : pp. 113-135.