

Conservation de la fertilité des sols de savane par la gestion de l'activité de la macrofaune du sol

Patrick Lavelle
Agnès Martin
Eric Blanchart
Cécile Gilot
Gloria Melendez
Beto Pashanasi

Résumé Dans les sols des savanes naturelles d'Afrique, la macrofaune des sols est abondante et diversifiée. Ces invertébrés jouent un rôle très important dans l'entretien de la structure physique du sol et la gestion de la matière organique. Les effets varient cependant suivant les échelles considérées et les stratégies écologiques de chaque espèce ou groupe d'espèces. Les vers de terre dominent tant que la pluviosité annuelle reste supérieure à 1 000 mm ; dans les savanes plus sèches, le rôle des termites devient prépondérant. Les pratiques culturales adoptées dans les zones tropicales ont généralement pour effet de détruire la faune du sol. Ce sont surtout le travail mécanique du sol et le bouleversement du microclimat du sol (température et régime hydrique) lorsqu'il n'est pas couvert qui affectent cette faune. Des espèces adaptées à ces conditions existent, mais pas forcément à proximité. Des expériences à échelle réduite montrent, par exemple, que l'activité de vers de terre adaptés peut aboutir à une augmentation très forte (+ 280 %) de la production de *Panicum maximum* et que le matériel végétal ainsi produit est plus riche en azote et en phosphore. Les perspectives offertes par la gestion de la macrofaune du sol sont discutées à la lumière de résultats de ce type. Les recherches à mener pour concrétiser cet objectif sont indiquées.

Introduction

Il est maintenant clairement établi que la plupart des méthodes utilisées actuellement pour la culture des sols tropicaux aboutissent, à brève échéance, à leur dégradation. Celle-ci se traduit par une baisse spectaculaire des réserves en matière organique par érosion ou surminéralisation (voir par exemple : AYODELE, 1986 ; BROSSARD *et al.*, 1988 ; PIERI, 1989). Une dégradation de la structure physique du sol accompagne généralement cette perte de matière organique (ALBRECHT, 1988) et le danger d'érosion est alors maximal.

Il a pourtant été montré que la culture intensive d'un ultisol amazonien pouvait se poursuivre 20 années durant tout en améliorant sa fertilité (SANCHEZ *et al.*, 1982). Dans ce cas particulier, toutefois, la qualité du suivi scientifique et l'importance des intrants étaient sans commune mesure avec ceux dont dispose la moyenne des agriculteurs des régions tropicales. De plus, la reproductibilité de ce système dans d'autres conditions pédoclimatiques reste à démontrer. Dans des cultures de maïs fertilisées sur des vertisols martiniquais, CHOTTE *et al.* (1990) montrent que l'essentiel de l'azote utilisé par la plante provient du sol (58 %) et que l'apport d'azote sous forme d'engrais augmente la quantité absolue d'azote tiré du sol, ce qui accélère la diminution des réserves organiques et donc, à terme, la dégradation physique du sol.

Il paraît clair, au vu de ce type de résultats, que le maintien de la fertilité des sols passe par une gestion du stock de matière organique qui en assure la conservation (SWIFT, 1984, 1987). Le maintien de la structure physique du sol lié à l'activité biologique paraît être l'une des clés du problème (ALBRECHT et RANGON, 1988). Les processus mis en jeu font intervenir le peuplement microbien du sol, mais aussi les «macroorganismes», invertébrés du sol et racines, qui jouent un rôle déterminant en régulant l'activité microbienne à des échelles très fines d'espace et de temps (LAVELLE, 1987 ; LAVELLE *et al.*, 1991).

Un autre processus clé est la synchronisation entre la libération des nutriments par la décomposition et leur utilisation par les plantes (SWIFT, 1984, 1987). Tout défaut d'ajustement de la quantité mais aussi de la distribution dans le temps et l'espace des nutriments libérés avec la demande des plantes peut entraîner leur perte par lessivage ou volatilisation, surtout lorsque des mécanismes compensateurs de réorganisation dans la biomasse microbienne n'interviennent pas.

L'objectif de cet article est d'évaluer la participation de la macrofaune du sol aux divers processus qui aboutissent au maintien de la fertilité des sols de savane en conditions naturelles. Les perspectives offertes par la manipulation de leurs peuplements pour promouvoir une production durable des sols cultivés sont discutées à la lumière de résultats expérimentaux récents.

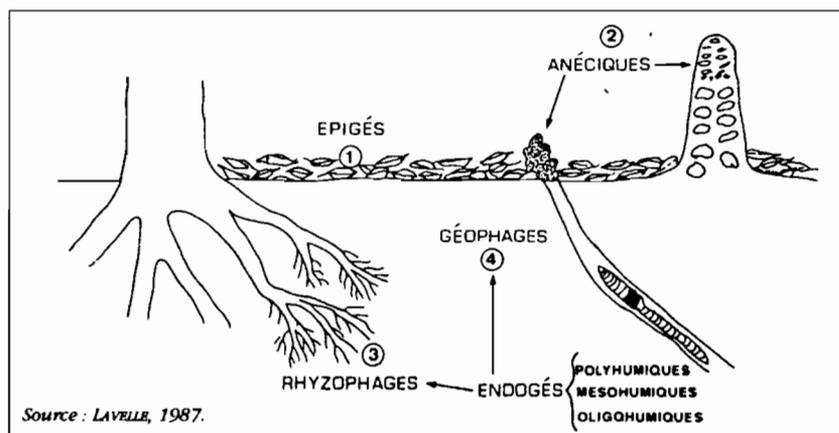
La macrofaune des sols des savanes africaines

Classification fonctionnelle de la faune du sol

La faune des sols peut être classée, suivant la taille, en trois catégories : la microfaune, d'une taille moyenne inférieure à 0,2 mm, qui regroupe des animaux entièrement aquatiques tels que les protozoaires et les nématodes ; la mésofaune, d'une taille moyenne comprise entre 0,2 et 2 mm, qui regroupe les microarthropodes (collemboles et acariens pour l'essentiel) et les petits oligochètes Enchytreidae, ces animaux vivant pour l'essentiel dans la litière et l'espace poral du sol au voisinage de la surface ; la macrofaune, qui regroupe les animaux d'une taille supérieure à 2 mm, qui vivent dans la litière ou dans le sol. Ces derniers, du fait de leur taille, ont la capacité d'aménager le sol en y creusant des galeries, éphémères ou semi-temporaires (vers de terre, termites), ou en construisant des nids épigés ou endogés (fourmis, termites). Ces animaux ont, en outre, la capacité d'exploiter efficacement la matière organique du sol grâce aux relations mutualistes très intenses qu'ils entretiennent avec la microflore du sol ou une microflore spécialisée dans le cadre de symbioses obligatoires.

La macrofaune des sols peut, elle-même, être divisée en trois grands groupes qui jouent des rôles différents dans l'écosystème (fig. 1) :

- Les épigés vivent dans la litière déposée à la surface du sol et s'en nourrissent. Ce sont essentiellement des arthropodes (diploptides, isopodes, larves de diptères, coléoptères) et des vers de terre de petite taille et pigmentés. Il convient aussi d'ajouter à ces saprophages le cortège de leurs prédateurs (chilopodes, fourmis, plus certains coléoptères). L'action des épigés résulte en un fractionnement progressif de la litière et sa décomposition sur place.



Source : LAVELLE, 1987.

Figure 1 Les différentes catégories écologiques de macroinvertébrés du sol.

- Les endogés vivent dans le sol et se nourrissent de matière organique ou de racines, mortes ou vivantes. Ce sont essentiellement des termites humivores et des vers de terre non pigmentés de tailles et de formes variables, des petites espèces filiformes de quelques centimètres de long vivant dans la rhizosphère aux espèces géantes (30 à 60 cm) qui colonisent les strates profondes (20 à 40 cm et plus) des savanes humides. Ces endogés peuvent marquer la structure du sol par la production de déjections, turricules ou boulettes fécales qui participent à l'agrégation du sol, par le creusement de galeries, de nids et de chambres diverses dans le sol et, finalement, par le rejet en surface de sol sous forme de turricules de vers de terre, de placages de termites ou de nids épigés de fourmis et de termites.

- Les anéciques vivent dans le sol, à l'abri de galeries ou de nids qu'ils ont eux-mêmes construits, mais ils se nourrissent de litière qu'ils vont prélever à la surface. Ce sont essentiellement des vers de terre (quoique les espèces appartenant à cette catégorie soient rares dans les savanes d'Afrique) et surtout la grande majorité des termites. L'effet principal de ces animaux sur le système sol est de soustraire de la litière du système litière proprement dit, pour l'introduire dans d'autres systèmes (sous-sol, termitière) où la dynamique temporelle et la distribution spatiale de la décomposition vont être fortement modifiées.

Composition des peuplements et abondance

La macrofaune des sols des savanes naturelles

La macrofaune du sol des savanes est dominée par les termites (qui représentent le plus souvent une proportion importante de la densité, sinon de la biomasse) et les vers de terre si la pluviosité est suffisante (tabl. I et fig. 2) (LAVELLE *et al.*, 1981 ; LAVELLE, 1983 a ; KOUASSI, 1987 ; DANGERFIELD, 1989 ; LEPAGE, comm. pers. et données non publiées). En Afrique de l'Ouest, dès que la pluviosité dépasse 1 000 à 1 100 mm, les peuplements de vers de terre deviennent importants et constituent plus de la moitié de la biomasse. Dans les savanes de Côte-d'Ivoire, leur contribution à la biomasse totale décroît de 87,5 % dans les savanes de Lamto, où la saison sèche est peu marquée, à 75,1 et 58,5 % dans les savanes de Foro-Foro (moyenne Côte-d'Ivoire) et de Booro-Borotou, au nord-ouest du pays, à mesure que s'allonge la saison sèche, la pluviosité moyenne annuelle variant peu. La densité des populations de vers de terre peut atteindre 400 individus par m² et leur biomasse 50 à 60 g en poids frais sur la même surface. Ce sont essentiellement des vers de terre géophages qui se nourrissent de la matière organique du sol, parfois jusqu'à des profondeurs où les réserves humiques sont très faibles. Ce régime alimentaire distingue clairement les vers des savanes africaines de leurs homologues des régions tempérées européennes ou nord-américaines qui sont dominés par des anéciques ou des épigés qui consomment essentiellement de la litière à des stades de décomposition variés, mais pas la matière organique du sol (LAVELLE, 1983 b). Il

faut aussi noter des différences importantes avec les peuplements de forêts tropicales où les consommateurs de litière peuvent être dominants. C'est le cas, par exemple, dans la forêt du Mayombe au Congo (LAVELLE et MONTADERT, non publié) ou dans la forêt amazonienne péruvienne (LAVELLE et PASHANASI, 1989 ; FRAGOSO et LAVELLE, 1991).

Tableau 1 Composition et abondance de la macrofaune (g en poids frais/m²) dans diverses savanes arbustives naturelles d'Afrique et pâturages tropicaux.

Sites	Lamto (Côte-d'Ivoire)	Foro-Foro (Côte-d'Ivoire)	Booro-Borotou (Côte-d'Ivoire)	Marondera (Zimbabwe)	Marondera (Zimbabwe)	Laguna Verde (Zimbabwe)
Type de végétation	Savane	Savane	Savane	Miombo	Mais	Pâturages
Pluviosité (mm)	1 200	1 100	1 300	850	850	1 600
Durée s. sèche (mois)	2	4	5	7	7	4
Vers de terre	56,7	22,3	25,6	4	0	47
Termites	5,6	2,8	9,2	0,8	0	0
Fourmis	2,7	2,1	0,73	n.d.	n.d.	1,09
Coléoptères	0,61	1,3	5,3	3,4	0,9	45
Myriapodes	0,2	0,73	0,3	5,7	0	0,7
Arachnides	0,11	0,1	0,03	0,15	0,07	0,9
Autres	0,26	0,35	0,12	1,55	0,24	1,3
Total	64,79	29,7	43,74	12,48	1,14	96

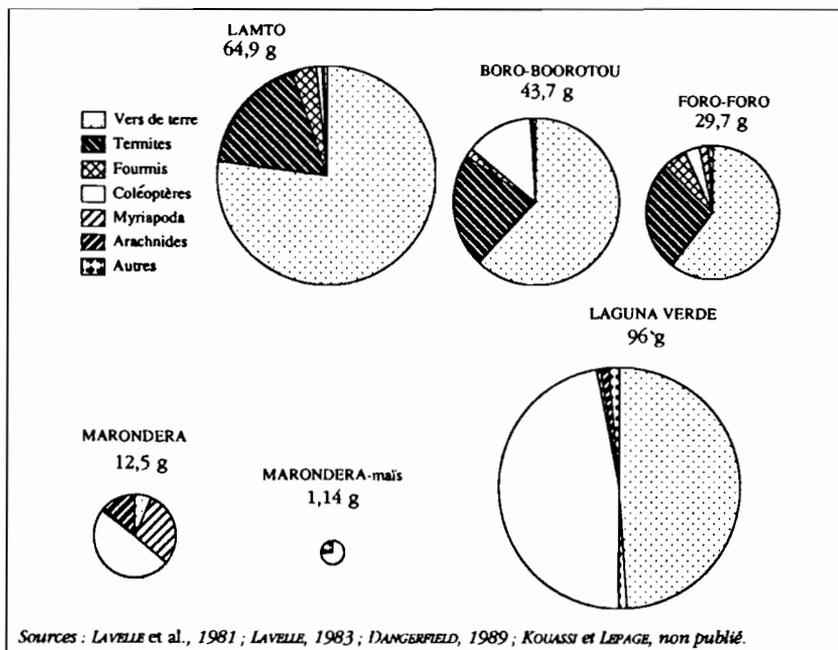


Figure 2 Biomasse totale (poids frais en g/m²) et composition de la macrofaune des sols de savanes et pâturages tropicaux.

Lorsque le climat s'assèche, les peuplements de vers de terre se réduisent et ne comptent plus que des espèces se nourrissant de litière ou d'une terre riche en matière organique. A Marondera (Zimbabwe), l'abondance des vers est très limitée (DANGERFIELD, 1989), et on ne les trouve plus dans les savanes plus arides de l'Afrique du Sud, à Nylsvley, où tombent 600 mm de pluie annuellement (SCHOLES et LAVELLE, non publié). De fait, lorsque la pluviosité annuelle moyenne tombe en dessous de 800 mm environ, les vers de terre disparaissent des savanes et les termites deviennent l'élément essentiel.

Les termites sont, en Afrique, un élément essentiel et omniprésent de la macrofaune du sol, probablement plus que les simples chiffres de densité et de biomasse ne l'indiquent. Ces valeurs sont en effet fréquemment sous-estimées parce que l'on échantillonne le sol à l'extérieur des grosses termitières (DANGERFIELD, 1989) ou bien parce que le tri manuel, fréquemment employé, ne permet pas, bien souvent, de récolter plus d'un tiers des individus suivant la méthode adoptée. De plus, à biomasse égale, les termites sont bien plus actifs que les vers de terre, du fait de la faible taille des individus, qui leur confère un métabolisme plus élevé, et aussi parce que, à la différence des vers de terre, leur activité n'est pas interrompue au moment des saisons sèches (KOUASSI, 1987).

Les termites sont un groupe très diversifié. Les modes de vie, et donc l'effet sur le sol, des quelque 3 000 espèces qui peuplent les régions tropicales sont très variés.

Les termites consomment du matériel végétal frais, ou à des degrés divers de décomposition. Les xylophages mangent du bois qu'ils digèrent en symbiose avec des protozoaires qui peuplent la partie postérieure de leur tube digestif. Les champignonnistes fabriquent, à partir de débris de bois et de litière, des meules qu'ils abritent dans des chambres souterraines. Elles sont ensemencées avec un champignon symbiote qui va effectuer une digestion partielle du matériel cellulosique grâce à une cellulase spéciale, complémentaire de celle sécrétée par le termite (ROULAND *et al.*, 1988). Les fourrageurs s'alimentent de feuilles et de tiges de graminées qu'ils récoltent à l'abri de placages de terre qu'ils construisent pour s'abriter du soleil et de la sécheresse atmosphérique. Les humivores, enfin, vivent dans le sol et se nourrissent de la matière organique du sol. Il semblent toutefois capables de choisir dans le sol les zones ou les particules plus riches en matière organique, à l'instar de certains vers de terre (polyhumiques).

La proportion relative de ces divers types de termites varie avec la pluviosité : les humivores et les champignonnistes diminuent en importance relative avec la pluviosité ; vers les zones les plus arides, au contraire, ce sont les fourrageurs qui dominent, les xylophages ayant un type intermédiaire de distribution (LEPAGE cité par MENAUT *et al.*, 1985).

La macrofaune du sol compte aussi, parfois en abondance, des larves de coléoptères souvent rhizophages (qui constituent plus de la

moitié de la biomasse dans les savanes semi-arides de Nylsvley en Afrique du Sud et de 26 à 44,3 % dans les pâturages tropicaux de Laguna Verde au Mexique) et une faune d'arthropodes consommateurs de litière et leur cortège de prédateurs. L'importance de cette faune épigée semble croître lorsque la proportion de ligneux dans la végétation augmente et que l'abondance des termites diminue.

Effet des pratiques culturales sur la macrofaune du sol

La mise en culture des sols a le plus souvent pour effet de détruire la faune du sol. C'est particulièrement vrai pour les cultures céréalières (maïs, riz pluvial), sous lesquelles l'essentiel de la faune, à commencer par les vers de terre, a disparu (CRITCHLEY *et al.*, 1979 ; DANGERFIELD, 1989). Suivant les cas, une proportion variable des termites et des larves de coléoptères peut subsister. Les conditions de la culture et le type de faune présent à l'origine déterminent en grande partie le devenir de la faune du milieu originel. Le travail mécanique du sol, l'apport de pesticides, particulièrement les nématicides et les fongicides, et l'adoption de techniques qui laissent le sol à nu durant de longues périodes sont particulièrement néfastes. A l'inverse, le maintien d'une couche de résidus végétaux en surface permet de maintenir des conditions microclimatiques et nutritionnelles favorables à la faune épigée et à certaines espèces de vers de terre. A Yurimaguas, dans l'Amazonie péruvienne, des populations du ver géophage *Pontoscolex corethrus* ont pu être maintenues dans une culture de maïs en supprimant le labour et en maintenant une couche de résidus de récolte à la surface du sol. Une population de 357 kg par hectare (en poids frais) avait été introduite. A la fin de la première culture de maïs, on a retrouvé respectivement 409 kg, 441 kg et 407 kg dans la culture avec sol nu, celle avec apport de résidus de récolte de maïs et celle avec résidus de maïs plus engrais vert de légumineuses (PASHANASI, MELENDEZ, SCHAEFER et LAVELLE, données non publiées). La présence de nombreux cocons (forme de reproduction des vers de terre) atteste de la bonne implantation de ces populations. Dans des conditions de culture identiques, mais sous un climat plus chaud, avec un sol très argileux, la même espèce n'a pu se maintenir (CINCO, BAROIS et FRAGOSO, données non publiées).

Les études menées à Yurimaguas montrent que c'est dans les cultures associant des ligneux à une couverture de légumineuses (kudzu) que l'on trouve la plus forte biomasse de macroinvertébrés. Les peuplements associent alors des composants purement forestiers à des espèces opportunistes formant un ensemble très actif (fig. 3).

Il faut enfin noter que les pâturages induits des zones tropicales humides ont très souvent, à l'instar des savanes humides naturelles, des peuplements en vers de terre très abondants. Des biomasses très élevées ont été observées en période humide : de 430 à 1 218 kg (poids frais) (pâturages mexicains sur sol jeune, LAVELLE *et al.*, 1981), 780 à 1 530 kg (pâturages de l'Amazonie péruvienne, LAVELLE et PASHANASI, 1989) et jusqu'à 3 664 kg dans un pâturage sur vertisol magnésien de la

Martinique (BAROIS *et al.*, 1988). Il s'agit le plus souvent de peuplements très fortement dominés par une espèce à large distribution capable de s'adapter à des conditions de milieu très variées et, par-dessus tout, capable de constituer une population abondante en très peu de temps grâce à sa reproduction parthénogénétique et à sa forte fécondité (LAVELLE *et al.*, 1987 ; SENAPATI, 1990).

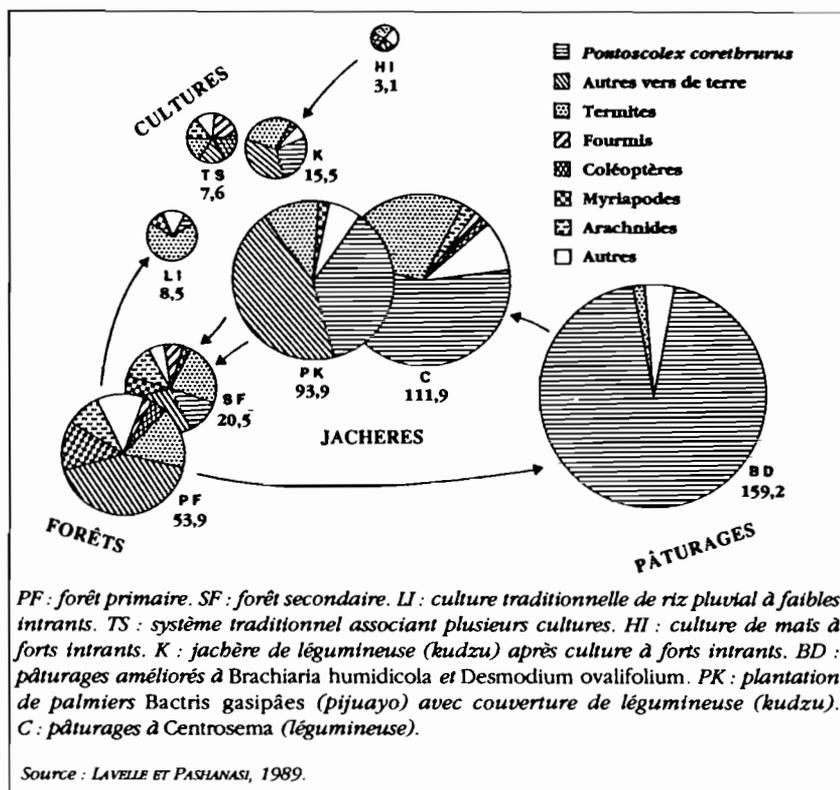


Figure 3 Effet de divers types d'utilisation du sol sur la macrofaune du sol à Yurimagas, Amazonie péruvienne.

Rôle de la macrofaune du sol dans la conservation de la fertilité

Dans les sols de savanes humides, deux processus essentiels de la conservation de la fertilité – la protection physique de la matière organique et l'entretien de la structure physique du sol – sont très largement déterminés par l'activité des macroorganismes, c'est-à-dire des racines et de la macrofaune du sol (LAVELLE *et al.*, 1991). Ceci est dû, en particulier, à l'activité des termites et des vers de terre, qui dominent les peuplements d'invertébrés du sol.

Entretien de la structure physique

L'action de la macrofaune du sol dans les savanes affecte les états de surface, donc l'infiltration de l'eau et l'érodibilité, et l'agrégation du sol, donc la porosité et son organisation.

Les vers de terre : effets drilosphériques

On définit comme la drilosphère l'ensemble du sol et des microorganismes soumis à l'action des vers de terre. La drilosphère comprend ainsi toutes les déjections (turricules) récentes ou en voie de désagrégation et les galeries

Quantité de terre ingérée et structures créées

Dans les savanes africaines, les peuplements en vers de terre sont dominés par des espèces endogées géophages qui ingèrent journellement l'équivalent de 5 à 30 fois leur propre poids de terre sèche (LAVELLE, 1975, 1978). On a ainsi estimé entre 800 et 1 250 tonnes de terre sèche par hectare, suivant le type de savane, la quantité qui passe à travers le tube digestif des vers de terre durant une année normalement pluvieuse.

- Les turricules

La plus grande partie de cette terre est rejetée à l'intérieur même du sol ; dans les savanes guinéennes de Lamto, en Côte-d'Ivoire, seulement 1,7 à 3,5 %, selon le type de savane et l'année, sont rejetés à la surface sous forme de turricules. Dans ces savanes, 25 à 30 tonnes de sol sont ainsi remontées annuellement à la surface. Des valeurs comparables ont été signalées pour des savanes humides du Cameroun (KOLLMANSPERGER, 1956). Les turricules des vers ont généralement une granulométrie plus fine que celle du sol environnant ; un résultat important de ce «tri granulométrique» que semblent effectuer de nombreuses espèces est la plus grande richesse en matière organique et nutriments de ces turricules, ainsi que leur meilleure rétention de l'eau (WASAWO et VISSER, 1959 ; LAVELLE, 1978 ; DE VLEESCHAUWER et LAL, 1981).

Les turricules produits appartiennent à deux types que leurs caractères physiques opposent : des turricules globuleux et compacts formés d'unités arrondies et coalescentes ; des turricules granulaires, formés d'une accumulation de granules fragiles à faible stabilité. Alors que les premiers peuvent dans certains cas former une couche presque continue qui protège la surface du sol de l'érosion due au ruissellement, les seconds sont désagrégés et entraînés par la pluie ; ils peuvent ainsi constituer un facteur d'érosion supplémentaire, d'autant plus important qu'ils ont une granulométrie plus fine, en général, que celle du sol environnant (LAVELLE, 1971).

- Les galeries

Il n'existe guère, dans la faune des vers de terre de l'Afrique, pour autant qu'on le sache, d'espèces qui construisent et entretiennent des réseaux de galeries. La plupart des espèces étudiées à ce jour ingèrent

la terre et la rejettent dans la portion de galerie qu'elles viennent de creuser. Ces galeries ne sont cependant pas toujours intégralement rebouchées et de nombreux macropores subsistent (fig. 4).

Conséquences pour la structure physique du sol

- Etats de surface et infiltration de l'eau

Il existe une relation très nette, à l'échelle de l'Afrique entre, la présence des vers de terre et les taux d'infiltration mesurés (CASENAVE et VALENTIN, 1988) (tabl. II).

Tableau II Relation entre états de surface et infiltration de l'eau dans divers sols d'Afrique de l'Ouest contenant moins de 40 % de charge grossière : effet des structures superficielles de vers de terre (turricules) et de termites (placages).

Type de surface	% surface occupé par		Ki (%)	Pis (mm)
	turricules de vers	placages de termites		
ERO	< 20		10-20	2-6
DES	< 20		40-75	10-30
Vers	> 20	< 30	70-85	10-20
Termites + vers	> 20	> 30	85-100	25-35

Source : CASENAVE et VALENTIN, 1988.

ERO : présence d'une croûte d'érosion. DES : croûte de dessèchement. Couvert végétal de 50 à 100 %. Vers : même surface avec plus de 20 % de la surface couverte de turricules. Termites + vers : présence de turricules et placages de termites. Ki : proportion de l'eau infiltrée. Pis : hauteur de pluie nécessaire pour imbiber un sol sec.

Le taux d'infiltration, qui est de 40 à 75 % dans les milieux non cultivés couverts d'une végétation dense, passe à 70-85 % lorsque l'activité des vers de terre entraîne le dépôt de turricules à la surface du sol, et 85 à 100 % lorsque s'y ajoute une activité importante de termites, sous la forme de placages.

Plusieurs auteurs ont vérifié, à des échelles plus petites, et dans des milieux naturels ou cultivés, qu'une activité importante des vers de terre allait toujours de pair avec une meilleure infiltration de l'eau (WILKINSON, 1975 ; LAL, 1974 ; AINA, 1984). On sait cependant que lorsque l'activité des vers de terre devient excessive une couche compacte et collante se forme en surface et l'infiltration est fortement ralentie. Une telle situation a été observée dans des cultures de Papouasie-Nouvelle-Guinée après l'introduction accidentelle de *Pontoscolex corethrurus*, une espèce de ver de terre douée d'une capacité reproductrice rare (ROSE et WOOD, 1980). De tels inconvénients restent cependant exceptionnels.

- Macroagrégation du sol et porosité

Le résultat le plus spectaculaire de l'activité des vers de terre en savane est la formation d'une structure macroagrégée. Dans les savanes

de Lamto, en Côte-d'Ivoire, les agrégats d'une taille supérieure à 2 mm représentent, suivant la saison et la profondeur, 17 à 32 % du sol des savanes herbeuses et 25 à 54 % de celui des savanes arbustives. Ce sont des valeurs remarquablement élevées compte tenu de la faible abondance des argiles (respectivement 5 et 10 % de kaolinite) et des faibles réserves organiques (1 à 2 %). Des expériences menées au laboratoire et sur le terrain ont démontré que l'agrégation de ces sols était due à l'activité des vers de terre (BLANCHART *et al.*, 1990 ; BLANCHART, 1990).

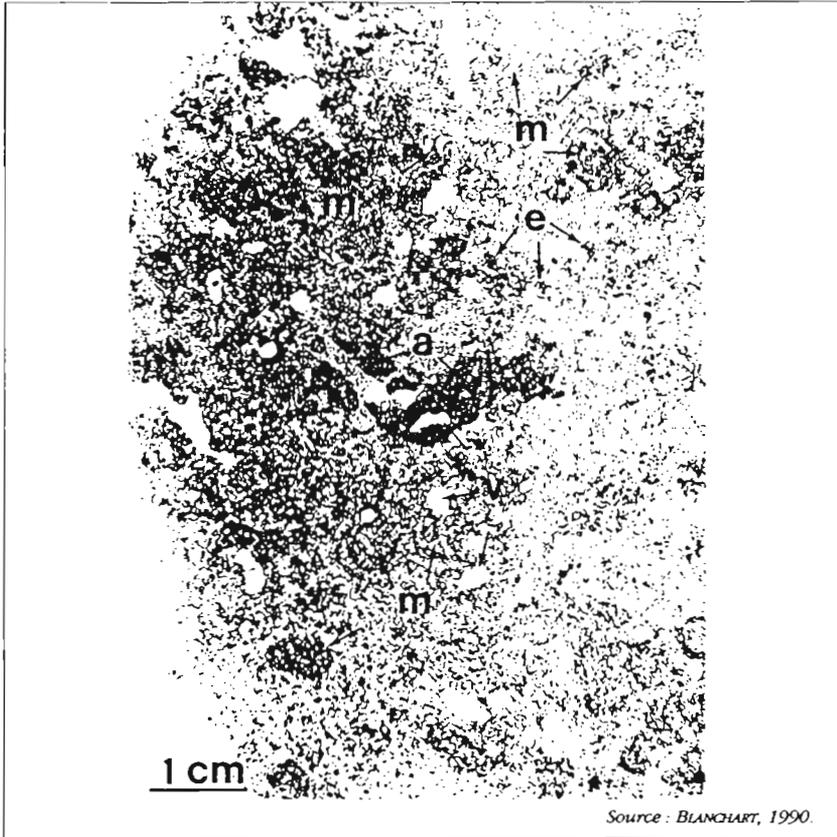


Figure 4 Photo de lame mince de sol de savane guinéenne de Lamto montrant les agrégats créés par les vers de terre (turricules e et m) et les macropores laissés par leurs passages ou construits par les termites et les fourmis (galeries).

La réagrégation d'un sol tamisé à deux millimètres peut être très rapide en présence de vers de terre. Des taux d'agrégats supérieurs à 2 mm comparables aux valeurs naturelles s'observent au bout de deux mois au laboratoire (avec une biomasse de vers de terre quatre fois supérieure à la moyenne annuelle). Dans les conditions de terrain, on retrouve ces valeurs au bout de 12 mois avec une biomasse initiale

égale à deux fois la biomasse moyenne annuelle, et près de 30 mois en laissant recoloniser le sol par la faune environnante (fig. 5). Dans les deux expériences, l'agrégation n'a pas dépassé 15 % dans les témoins sans vers, mais avec plantes, que ce soit *Panicum maximum* dans l'expérience menée au laboratoire ou les graminées de savane dans l'expérience de plein champ. De plus, les agrégats formés en présence de plantes se sont avérés beaucoup plus fragiles que ceux formés par les vers.

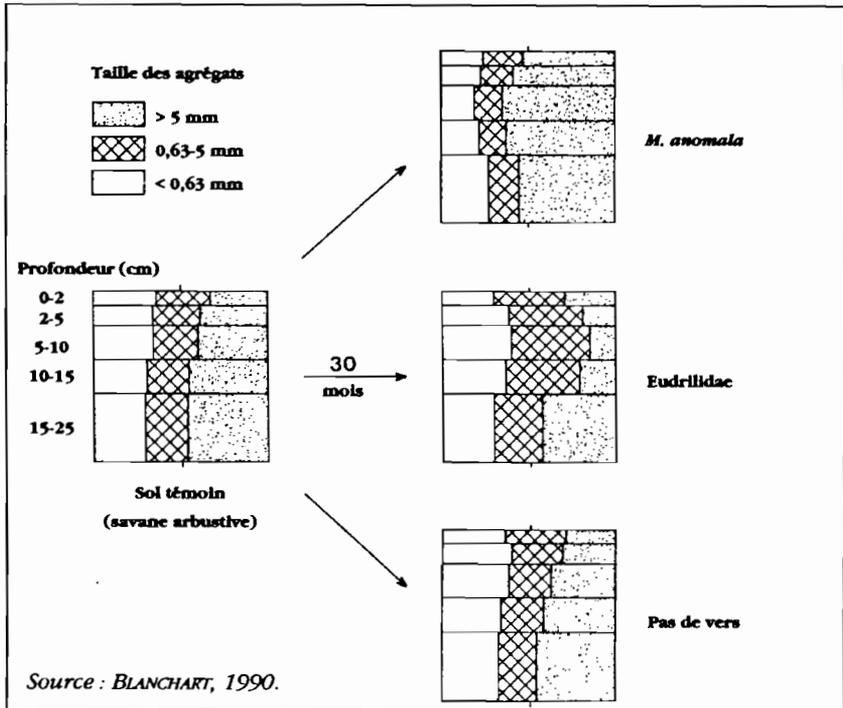


Figure 5 Evolution de l'agrégation d'un sol de savane guinéenne après l'élimination des vers de terre ou la réintroduction sélective de gros Megascolecidae (*M. anomala*) ou de petits vers filiformes (Eudrilidae).

On a pu montrer que cette structure en macroagrégats construite par les vers de terre est stable dans le temps. Dans des monolithes de sol d'où les vers de terre avaient été exclus, la structure initiale s'est maintenue pendant deux années. Ce n'est qu'au bout de 30 mois que les premiers signes d'une désagrégation sont apparus dans les premiers centimètres de sol (BLANCHART, 1990). Cette stabilité de la structure s'explique par la solidité des turricules des vers de terre, qui se sont avérés particulièrement résistants aux tests d'éclatement, de microfissuration et d'agitation définis par LE BISSONNAIS (1988) à partir du test de HENIN et MONNIER (1956). L'alternance de phases d'humectation et de dessiccation favorise l'acquisition de cette résistance au cours du temps.

C'est seulement lorsque de petits vers de terre filiformes de la famille des Eudrilidae étaient introduits dans le monolithe que la désagrégation s'accélérait, avec des effets significatifs visibles au bout d'un an (fig. 5). Ce résultat montre qu'une interaction pourrait exister entre ces deux espèces de vers pour réguler le degré de macroagrégation du sol et ainsi éviter qu'une agrégation excessive n'entraîne une dégradation des propriétés hydriques du sol.

La réorganisation du sol par la formation de macroagrégats et la présence de fragments de galeries incomplètement rebouchées affectent profondément la porosité des sols. L'effet varie, cependant, suivant que l'on considère des vers de grande taille produisant des turricules globuleux de grande taille ou des vers filiformes produisant des turricules en petits granules dispersés. Dans le premier cas, le sol ingéré est rejeté sous forme de turricules compacts d'une densité apparente comprise entre 1,8 et 2,0 g/cm³, les proportions de macropores et de micropores augmentent aux dépens des pores de taille moyenne et la porosité globale diminue ; la réserve d'eau utile du sol augmente cependant de 10 à 14 % en réponse à la modification de la distribution de la porosité. Dans le second cas, à l'inverse, la porosité augmente, essentiellement par le biais d'une augmentation de la macroporosité, alors que la microporosité diminue du fait de la désagrégation du sol. De ce fait, on peut s'attendre à des effets contrastés suivant la composition et l'abondance des peuplements. Les quelques résultats disponibles actuellement montrent cependant que la présence de vers de terre, particulièrement dans les sols de culture, va de pair avec une diminution de la densité apparente et une augmentation particulière de la macroporosité (AINA, 1984 ; LAL, 1987).

Les termites : effets termitosphériques

Les termites affectent l'organisation physique du sol par la construction de nids épigés, par l'agrégation du sol et par le creusement de réseaux de galeries et de chambres souterraines.

Les termitières

Les termitières peuvent être nombreuses, dépassant plus de 5 000 nids par hectare (ALONI et SOYER, 1987). La masse de terre ainsi mobilisée peut atteindre 2 400 t/ha et recouvrir de 0,8 à 10 (MEYER, 1960) et même 33 % de la surface du sol. Ce sont en général des structures massives, riches en argiles et minéraux fins, que les termites remontent souvent des horizons profonds.

Les termites mélangent à ces minéraux la matière organique de leurs boulettes fécales et les termitières peuvent ainsi être considérées comme l'accumulation des éléments de la fertilité du sol : argiles, matière organique et minéraux nutritifs. Cet effet varie cependant suivant les espèces considérées et le type de sol (LEE et WOOD, 1971 ; GARNIER-SILLAM *et al.*, 1987). A la mort de la colonie, la termitière s'érode lentement, libérant peu à peu les éléments accumulés. Ce processus peut durer de 10 (ALONI

et SOYER, 1987) à 100 ans et plus (WATSON, 1972 ; GRASSE, 1984) et donner lieu à la formation de buttes dont le sol, plus fertile, porte souvent des formations arbustives plus denses que dans le reste de la savane. A Lamto (Côte-d'Ivoire), ces buttes représentent un volume de plus de 300 m³/ha et la densité des ligneux y est trois fois plus forte que dans le reste de la savane (LEPAGE, non publié).

Agrégation du sol

Les boulettes fécales de certains termites ont une structure en microagrégats organominéraux (GARNIER-SILLAM *et al.*, 1985) et, bien souvent, il existe une similarité entre les microagrégats du sol et ceux que l'on trouve dans les murailles des termitières qui peuplent ces sols (ESCHENBRENNER, 1986). Ces effets, cependant, dépendent dans une large mesure des stratégies écologiques développées par les espèces, et beaucoup reste à faire pour avoir une vision d'ensemble de ces phénomènes.

Galleries et chambres

L'effet des termites sur la macroporosité et les propriétés hydrauliques dépend beaucoup de leur abondance et du type de structures qu'ils construisent. Le diamètre des galeries peut varier de 1 à plus de 20 mm (GRASSE, 1984), leur longueur peut atteindre 7,5 km/ha (DARLINGTON, 1982 ; WOOD, 1988). Certains Macrotermitinae des savanes sahéniennes ouvrent à la surface des trous par lesquels ils sortent récolter. La surface de ces trous ouverte annuellement peut atteindre 2 à 4 m² par hectare. Un tel travail du sol explique pourquoi l'élimination des termites peut parfois entraîner une augmentation de la densité apparente, une diminution des taux d'infiltration de l'eau et une érosion accrue (ELKINS *et al.*, 1986). Ces effets, toutefois, varient en fonction des stratégies écologiques des termites et beaucoup reste à faire pour avoir une vision synthétique de ces effets en fonction des groupes taxonomiques.

Gestion des réserves organiques du sol

Effets drilosphériques

L'effet des vers de terre géophages sur la dynamique de la matière organique se manifeste différemment suivant les processus et les échelles considérés : transit intestinal, turricules vieillissant et profil de sol.

A l'échelle du transit intestinal, l'activation fulgurante de la microflore ingérée avec le sol dans le tube digestif provoque une minéralisation intense de la matière organique. En l'espace d'une demi-heure à deux heures, de 3 à 9 % de la matière organique d'un sol de savane pauvre en matière organique sont assimilés par *Millsonia anomala*, l'espèce dominante des savanes guinéennes de Lamto (Côte-d'Ivoire) (LAVELLE, 1978 ; MARTIN, 1989). Des éléments minéraux, particulièrement l'azote ammoniacal et le phosphore assimilable, sont présents dans les

turricules frais. Des teneurs en ammonium de 150 ppm ont ainsi été mesurées dans les turricules de *Pontoscolex corethrurus* nourri d'un sol ferrallitique amazonien contenant 2 % de matière organique environ (LAVELLE, MELENDEZ et PASHANASI, non publié).

Cette digestion atteint également les diverses fractions de matière organique obtenues par fractionnement à dispersion maximale. Ce résultat est très important car il signifie que, pour cette espèce de ver, et dans ce type de sol, il n'y a pas de matière organique résistant au processus digestif (MARTIN *et al.*, 1991).

Dans les turricules déposés dans le sol, la minéralisation de la matière organique est vite stoppée à cause de leur structure compacte et de la faible porosité. Les éléments minéraux sont progressivement réorganisés dans la biomasse microbienne, s'ils ne sont pas utilisés par les plantes. Une expérience d'incubation a été réalisée durant 420 jours au laboratoire (à 28 °C et pF 2,5) pour comparer la dynamique de la matière organique dans un sol témoin tamisé à 2 mm non digéré par les vers et des turricules de *Millsonia anomala* (MARTIN, 1989) (fig. 6). Après 50 jours, la teneur en matière organique des turricules est de nouveau égale à celle du sol témoin. Après 420 jours, la teneur totale était de 10 % supérieure dans les turricules. L'analyse fine de la teneur en matière organique des diverses fractions granulométriques montre que cet effet de protection affecte surtout la fraction grossière (> 250 µ), qui est de 63 % plus abondante dans les turricules que dans le témoin. Tous les vers de terre, cependant, ne produisent pas forcément des turricules aussi gros et compacts ; il est vraisemblable que, dans les turricules finement granuleux et peu compacts des espèces filiformes qui peuplent la même savane, des effets différents pourraient s'observer.

A l'échelle plus large de l'évolution des stocks de matière organique, l'effet des vers de terre n'a pas encore été mesuré. Il est loisible de penser qu'il est important dans cette savane, où 60 % de la matière organique des 10 premiers centimètres de sol transitent annuellement par le tube digestif des vers de terre. Dans la savane de Lamto, l'utilisation du marquage naturel ¹³C dans des zones de recrû forestier a permis d'estimer la vitesse de renouvellement de la matière organique du sol (MARTIN *et al.*, 1990) : en 16 ans, 65 % de la matière organique des 10 premiers centimètres avaient été renouvelés. La durée de demi-vie des fractions grossières (> 50 µ) était de moins de 1,5 ans, alors que celle des fractions fines était de plus de 18 ans. Il est tentant de rapprocher ces vitesses de «turn-over» si élevées de l'intense activité des vers de terre, particulièrement après avoir montré que toutes les fractions granulométriques, même celles réputées résistantes, étaient assimilées avec la même efficacité par les populations de l'espèce de vers dominante. Cependant, seules des expériences menées sur le terrain, comportant des parcelles d'où les vers ont été exclus, sont à même de tester cette hypothèse de façon certaine.

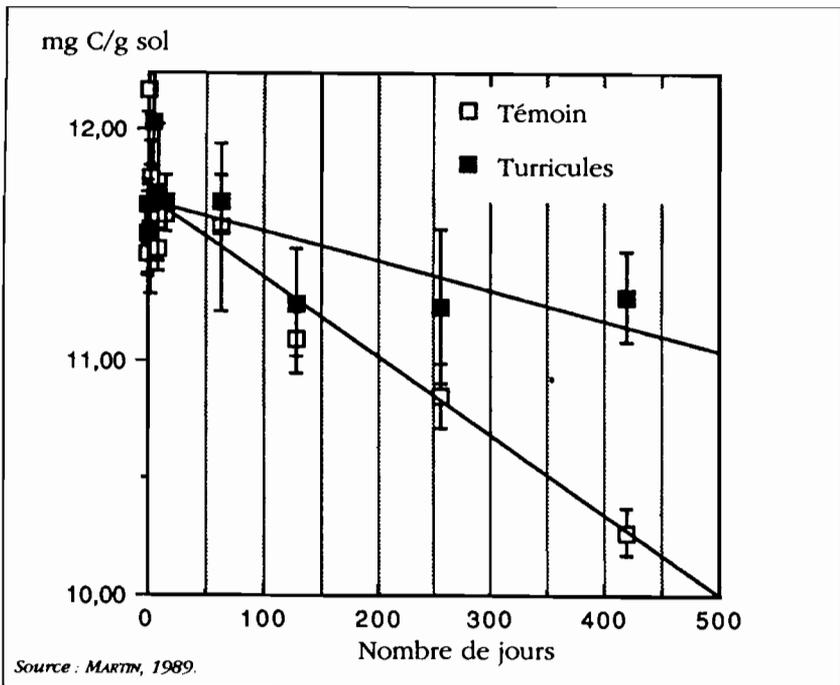


Figure 6 Evolution de la teneur en carbone d'un sol de savane guinéenne (sol ferrugineux tropical sableux à 5 % d'argile kaolinitique) témoin (tamisé à 2 mm) consommé par le ver de terre *Millsonia anomala* et transformé en turricules d'un diamètre moyen égal à 1 cm.

Effets termitosphériques

L'effet des termites sur la matière organique peut également se concevoir aux trois échelles identifiées pour les vers de terre. La digestion, fondée sur une relation mutualiste active avec divers types de microorganismes, se traduit par l'assimilation de 54 à 93 % de la matière organique ingérée (WOOD, 1978). Cette minéralisation semble se poursuivre dans certaines structures, telles les parois des chambres à meules des termites champignonnistes (ABBADIE et LEPAGE, 1989). A plus long terme, la matière organique non digérée peut être incluse dans les parois des nids et conservée sous forme de complexes argilo-humiques résistant à la décomposition. C'est ce que font en particulier les termites humivores de l'espèce *Thoracotermes macrothorax* (GARNIER-SILLAM *et al.*, 1990). La teneur en matière organique des murailles est plus élevée que celle du sol environnant et cette matière organique forme avec les composés stables à C/N bas (voir, par exemple : LEE et GARNIER-SILLAM *et al.*, 1985, 1987 ; OKWAKOL, 1987 ; ARSHAD *et al.*, 1987). Certains champignonnistes, tel *Macrotermes mulleri*, qui ne pas leurs fèces aux constructions bâtissent des nids plus riches en matière organique que le sol environnant et ne semblent

pas exercer, à long terme, d'effet protecteur de la matière organique. De plus, le sol environnant, lui-même, est appauvri.

A grande échelle, l'effet des termites est encore très mal connu. L'absence de termites dans des sols semi-désertiques a pu être reliée à une augmentation de la matière organique du sol dans des sols semi-désertiques (PARKER *et al.*, 1982), ou à l'accumulation de litière en surface (MOORE *et al.*, 1967).

Manipulation de la macrofaune du sol pour conserver la fertilité

Résultats expérimentaux

Les résultats exposés ci-dessus montrent que l'effet de la macrofaune sur les processus de la fertilité peut être très grand dans les sols naturels de savane. A l'échelle de leurs activités (de quelques jours à quelques années, et de quelques centimètres à quelques mètres suivant les organismes), les propriétés physiques et chimiques du sol sont largement déterminées par leurs activités digestives et l'aménagement physique de leur environnement. A l'échelle de l'ensemble du sol, leur rôle est, à quelques exceptions près, plus supposé que réellement mesuré. Des expériences d'exclusion, à des échelles de temps et d'espace suffisantes, ou d'introduction manquent encore pour vérifier que la somme des activités mesurées à des échelles petites est significative en regard des autres facteurs qui agissent à des échelles plus grandes (LAVELLE *et al.*, 1991). Il reste aussi à démontrer que le potentiel de fertilité acquis par le sol se traduit bien, à court et à long terme, par une amélioration de la production des récoltes. Des expériences à petite échelle ont déjà été réalisées ; d'autres, à plus grande échelle, sont en cours.

Effets des termites

Il n'existe pas encore d'exemple d'expériences de manipulation directe des peuplements de termites. De telles manipulations, même dans des expériences de laboratoire, se heurtent au caractère complexe des sociétés de termites, qui vouent tout individu ou groupe d'individus isolés à une mort certaine. Le sol des termitières est parfois utilisé comme engrais. Il a été, de fait, démontré que la croissance d'une légumineuse fourragère (*Stylosanthes hamata*) et celle d'une graminée (*Digitaria ciliaris*) étaient significativement améliorées lorsqu'elles étaient cultivées avec un sol prélevé sur une termitière de l'espèce fourragère *Amitermes laurensis*, commune dans les milieux herbacés semi-arides du Nord-Est australien (fig. 7). Pour cette espèce, l'effet est sensible jusqu'à 1 m de la termitière dans l'horizon A12 et jusqu'à 50 cm dans le A21.

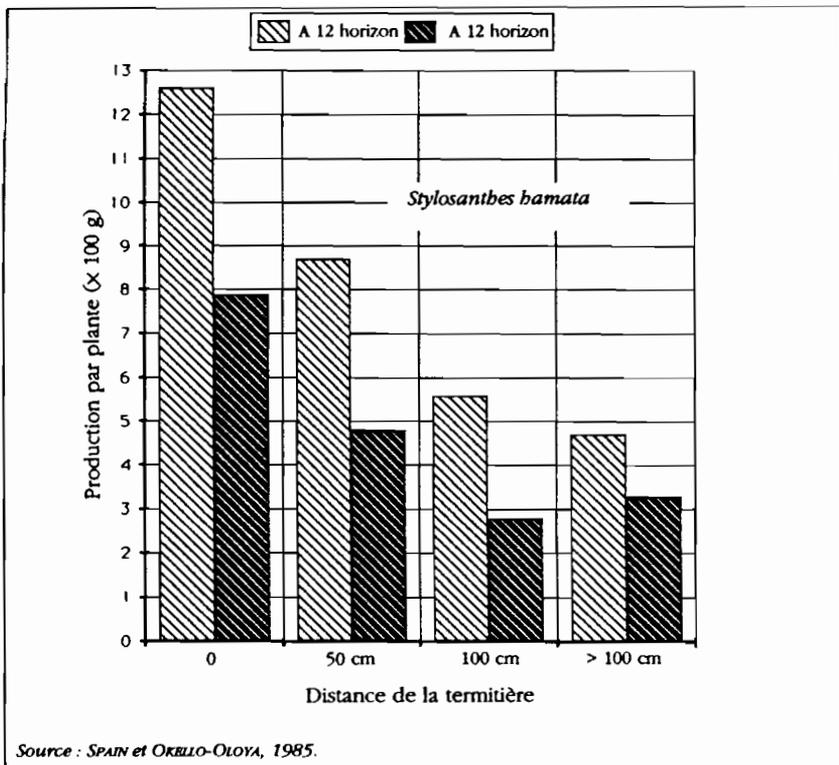
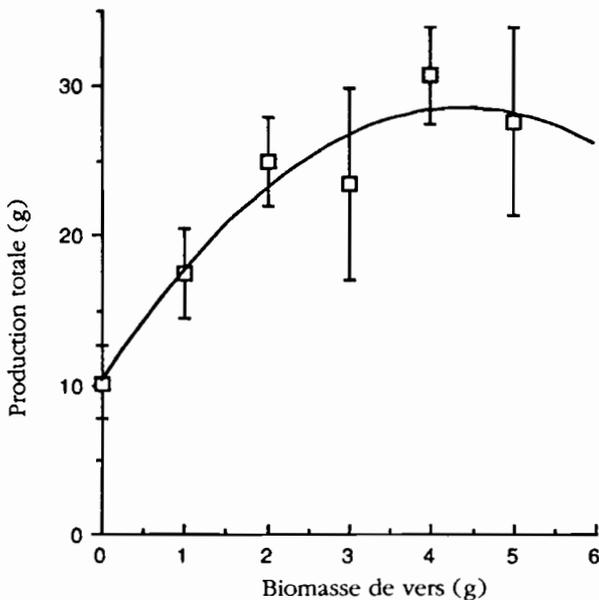


Figure 7 Croissance comparée de la légumineuse fourragère *Stylosanthes hamata* aux horizons A1 et A2 d'un sol ferrallitique australien à différentes distances du centre de la termitière.

Effets des vers de terre

La production des plantes peut être fortement améliorée, qualitativement et quantitativement, par l'action des vers de terre. Dans une expérience de 70 jours, la croissance de *Panicum maximum* dans des pots contenant 7 kg de sol chacun s'est avérée très sensible à la présence de vers de terre géophages (SPAIN *et al.*, 1991). Le sol prélevé dans les savanes de Lamto est très sableux (80 % de sables, 5 à 10 % d'argiles du type kaolinite) et pauvre en matière organique (1 à 1,5 %) et en éléments minéraux. La production totale, aussi bien épigée qu'hypogée, a augmenté linéairement avec la biomasse de vers introduits jusqu'au maximum obtenu avec l'équivalent de 800 à 900 kg (poids frais) de vers de terre par hectare (soit deux à trois fois la biomasse moyenne annuelle). Avec une biomasse plus forte, on note une légère diminution de la production, qui traduit l'effet négatif d'une activité excessive des vers de terre (SPAIN et WOOD, 1980). L'analyse du matériel végétal produit montre une augmentation concomitante des teneurs en azote et en phosphore dans le matériel végétal, particulièrement nette dans les racines.



Source : SPAIN et al., 1991.

Figure 8 Croissance de *Panicum maximum* dans un sol ferrugineux tropical pauvre avec des biomasses croissantes de vers de terre (*Millsonia anomala*) (1 g correspond à 200 kg en poids frais par hectare environ).

Les traçages au ^{15}N après marquage de la biomasse microbienne ou des vers de terre ont permis de mettre en évidence une meilleure mobilisation de l'azote microbien en présence de vers. En effet, si la quantité d'azote total augmente de 1,44 fois dans les feuilles et 1,88 fois dans les racines lorsque l'on ajoute des vers de terre (à raison de 2 g de biomasse fraîche pour 7 kg de sol), les valeurs respectives de ces rapports pour le ^{15}N passent à 5,11 et 2,28, indiquant que cet azote récemment immobilisé dans le sol est plus facilement minéralisé en présence de vers de terre. On a aussi montré l'existence d'un flux direct d'azote depuis les vers de terre vers la plante : le ^{15}N perdu par des vers préalablement marqués a été retrouvé dans une proportion de 45 % dans le matériel végétal. Sachant que les vers de terre renouvellent entièrement l'azote de leur corps en l'espace de quelques semaines à quelques mois, il peut s'agir là d'un flux significatif en regard de la nutrition azotée des plantes (FERRIERE et BOUCHE, 1985).

Ces résultats confirment certaines observations montrant une meilleure croissance des plantes dans des expériences en pots de courte durée (voir, par exemple : PASHANASI *et al.*, 1991, pour des plantules d'arbres fruitiers tropicaux ; HAIMI et HUHTA, sous presse ; MARSHALL, 1971 ; la revue de LEE, 1985, pour diverses plantes de régions tempérées). Ces observa-

tions montrent que, à de courtes échelles de temps, dans des dispositifs où l'activité des vers de terre n'est pas limitée par les facteurs d'environnement habituels (sécheresse, nourriture) et où leur activité se déroule au contact des racines, des effets spectaculaires peuvent être obtenus sur la production végétale. Il est important de savoir si de tels phénomènes peuvent se manifester dans les conditions de plein champ et se prolonger de façon durable. Des expériences comparables ont été réalisées dans des pâturages de Nouvelle-Zélande qui, pour des raisons biogéographiques, avaient une faune en vers de terre peu active. L'introduction d'espèces d'origine européenne plus efficaces s'est traduite dans les premiers temps par un accroissement spectaculaire de la production, mais celle-ci est ensuite revenue à des valeurs proches des valeurs initiales car d'autres facteurs limitants sont alors apparus.

Des expériences comparant la croissance de plantes vivrières tropicales en présence et en l'absence de populations de vers de terre sont actuellement en cours (LAVELLE, 1990). Il a été montré que des espèces bien choisies pouvaient se maintenir parfaitement dans les conditions de ces cultures, à condition de limiter au maximum le travail du sol. A Yurimaguas (Amazonie péruvienne), les vers de terre se sont maintenus dans ces conditions, même dans les situations où aucun mulch n'était apporté en surface (PASHANASI, MELENDEZ, SCHAEFER et LAVELLE, données non publiées). A la première récolte de maïs (en culture traditionnelle sur brûlis sans apport d'engrais), la production de grain a augmenté de façon significative. L'amélioration de la production varie respectivement de 30,2 à 57 % suivant les traitements (tabl. III).

Tableau III Effet de la présence de vers de terre géophages (*Pontoscolex corethbrurus* à raison de 350 kg/ha) sur la production individuelle de grain par des plants de maïs dans un ultisol amazonien, sous différentes conditions de culture, sans engrais minéral.

Traitement	Poids moyen par pied (gps)	SE	Nombre de pieds	% augmentation en prés. de vers
C	16,88	2,99	33	57,0
CL	26,54	4,12	29	
CR	19,84	3,93	31	43,9
CRL	28,55	4,73	30	
CRV	27,78	4,97	29	30,2
CRVL	36,17	5,24	31	

C : sol nu. *R* : apport de résidus de maïs en surface (2,5 t (poids sec) par hectare). *V* : engrais vert de légumineuse (*Centrosema ovalifolium*). *L* : vers de terre présents. *gps* : g de poids sec. *SE* : erreur standard.

Les rendements obtenus sont équivalents à 1,20 t/ha pour C et 2,57 t/ha pour CRVL. Il est intéressant de noter que si l'effet des vers de terre dans ce système de culture sans engrais minéral est significatif partout, il décroît à mesure que des apports plus importants sont effectués.

Des modèles expérimentaux à la pratique de terrain

Les observations en milieu naturel montrent que, au moins dans certaines situations, le rôle de la faune du sol est déterminant dans le maintien de conditions de sol favorables à la production végétale. Leur effet sur la régulation de la porosité du sol, par exemple, ou la gestion qu'ils opèrent, à des échelles de temps et d'espace très fines, des réserves organiques sont très importants. Dès lors, il est loisible de penser que leur élimination peut entraîner à terme une dégradation du sol.

Il est cependant nécessaire de multiplier les observations pour préciser le modèle dans deux directions : d'une part, évaluer l'importance relative des activités de la faune pour la fertilité par rapport à d'autres déterminants de la fertilité qui opèrent à des échelles plus vastes : climat, minéralogie des argiles, environnement ionique et qualité chimique des apports organiques (litière naturelle ou résidus de récolte) ; d'autre part, poursuivre l'étude du rôle joué par la macrofaune vis-à-vis des paramètres de la fertilité. Les résultats sur lesquels s'appuie la synthèse présentée ci-dessus sont encore trop parcellaires pour déboucher sur des pratiques qui seront efficaces partout. De plus, le potentiel offert par la manipulation des peuplements est encore très réduit car l'écologie de catégories écologiques entières de termites, et même de vers de terre, est ignorée.

Dans l'état actuel des connaissances, on peut envisager trois types d'interventions qui utilisent, à des titres divers, l'action de la macrofaune du sol : maintenir la faune existante ou favoriser la colonisation naturelle d'espèces exotiques adaptées ; utiliser les structures créées par la faune (terre enrichie en argile et nutriments de certaines termitières) ; introduire des espèces actives adaptables aux conditions du milieu considéré (vers de terre).

Conservation de la faune existante

Le premier degré de la manipulation de la faune du sol consiste simplement à ne pas détruire la faune présente, lorsque c'est possible. L'élimination d'animaux réputés nuisibles (termites ou fourmis) devra être considérée avec prudence car leurs effets «utiles» peuvent être plus importants que les effets que l'on cherche à éliminer. Les principaux facteurs de destruction de la faune sont les suivants.

- L'utilisation de pesticides, principalement nématicides et fongicides, dont le spectre dépasse largement la cible déclarée. Il est possible, en se basant sur les résultats de la littérature (par exemple LEE, 1985, pour les vers de terre) et les notices techniques des fabricants ou certaines bases de données existantes, de sélectionner les produits qui auront le minimum d'effets sur la faune non ciblée, ou qui, dans le pire des cas, s'élimineront rapidement.

- Le travail mécanique du sol. Il a été largement démontré, dans les sols tropicaux et ailleurs, que les pratiques agricoles qui minimisent le

labour (*minimum tillage*) permettent le maintien ou le développement de la faune du sol, particulièrement des vers de terre (PARMERLEE et CROSSLEY, 1988 ; LAL, 1974, 1987 ; LEE, 1985).

- Le maintien d'une couverture végétale vivante ou morte à la surface du sol. Dans les cultures intensives, le sol reste parfois plusieurs mois sans couverture. Il s'ensuit un échauffement et un assèchement des horizons de surface, qui provoquent une migration de la faune en profondeur, où elle se maintient plus difficilement en raison de la faible qualité nutritive du sol. Par ailleurs, l'absence de litière en surface élimine de facto la faune épigée ou anécique, qui a un effet non négligeable sur les états de surface.

Utilisation du sol des termitières

Cette pratique, largement répandue dans certaines régions, pourrait être systématisée. Il faudrait pour cela analyser le sol accumulé dans les divers types de termitières et mettre au point des méthodes de prélèvement qui permettent la survie de la colonie.

Introduction de vers de terre

La manipulation des peuplements de vers de terre est, en l'état actuel, l'une des voies les plus avancées et les plus prometteuses. Ici encore, plusieurs niveaux d'action peuvent être envisagés : un niveau « passif », où sont créées les conditions d'une colonisation optimale à partir de populations situées dans des parcelles contiguës, et l'introduction d'espèces adaptées.

De telles pratiques doivent être envisagées au cas par cas et une connaissance minimale de la biologie des espèces est nécessaire. C'est dans les pâturages que l'introduction des vers de terre est la plus facile. La plupart des pâturages et des savanes humides tropicales ont des populations abondantes de vers de terre. Cependant, la colonisation d'un pâturage nouvellement créé, surtout dans une zone forestière ou fortement boisée, peut être lente, surtout si les espèces présentes au contact de la zone transformée ne s'y développent pas spontanément. Il faut alors aller chercher ailleurs la ou les espèces qui s'adapteront à ces nouvelles conditions. Il est relativement facile d'introduire *Pontoscolex corethrus*, une espèce à distribution pantropicale qui s'adapte à une grande variété de conditions de sol et de végétation (avec une prédilection marquée pour les pâturages), mais qui supporte mal la sécheresse ou les sols trop pauvres en matière organique (LAVELLE, 1987). Dans des sols très argileux, on recommande l'utilisation de *Polypheretima elongata*, autre espèce à très large distribution qui constitue des biomasses de plus de 3 000 kg en poids frais par hectare dans les vertisols de la Martinique (BAROIS *et al.*, 1988).

L'utilisation d'autres espèces de vers de terre et leur introduction dans les cultures vivrières ou pérennes est actuellement à l'étude dans le cadre d'un projet financé par la CEE (LAVELLE, 1990 ; programme STD). Il devrait permettre d'évaluer sur six récoltes successives, dans

trois zones agroécologiques différentes, la capacité de deux espèces de vers de terre (dont la biologie est bien connue) à assurer une production agricole soutenue. Un inventaire préliminaire des espèces utilisables dans ce contexte, de leurs besoins écologiques et de leurs performances sera dressé à partir de l'observation de leur distribution géographique, des caractères précis des sols qu'ils colonisent et de divers tests de laboratoire.

Au vu des résultats, on pourra envisager la mise au point de méthodes agricoles qui utilisent l'activité d'espèces adaptées aux conditions écologiques de chaque type de culture.

Conclusion

Dans les sols de savanes naturelles, la structure physique du sol et la gestion des réserves organiques sont très fortement déterminées par l'activité des macroinvertébrés. Lorsque les sols sont utilisés, l'évolution de ces peuplements peut prendre des directions très contrastées. Dans les pâturages, cette faune peut se maintenir (ou se développer), grâce notamment au développement des peuplements de vers de terre. Certaines espèces opportunistes à distribution pantropicale peuvent former des populations dont la biomasse atteint 1 à 3 tonnes en poids frais par hectare. Dans les cultures, la faune disparaît le plus souvent, d'autant plus complètement que le travail mécanique du sol est plus poussé et que le sol est laissé à nu. Cette disparition est certainement l'une des causes de l'effondrement rapide de la fertilité, particulièrement net dans les systèmes à faibles intrants.

Il semble raisonnable, au vu de ce que montre le fonctionnement des systèmes naturels, de maintenir, même dans les sols de culture, une activité importante de la faune. Il est permis d'espérer qu'une telle manipulation, combinée avec l'emploi de techniques de fertilisation adaptées (mulch en surface, engrais vert de légumineuses), permettra de soutenir la production bien au-delà des deux à quatre récoltes successives habituelles. Des expériences sont en cours pour tester cette hypothèse.

Il n'existe cependant pas, pour le moment, de techniques permettant une exploitation de la faune, à l'instar de ce qui est fait pour les caractères physiques et chimiques du sol (amendement, fertilisation, irrigation) ou pour l'amélioration de la plante à cultiver (sélection de cultivars performants). Les premiers résultats expérimentaux obtenus dans divers sites sont très prometteurs puisque des augmentations significatives de la production (jusqu'à 57 % en plein champ) ont été obtenues.

Bibliographie

- ABBADIE, L., LEPAGE M., 1989. The role of subterranean fungus comb chambers (Isoptera, Macrotermitinae), in soil nitrogen cycling in a preforest savanna (Côte-d'Ivoire). *Soil Biol. Biochem.*, **21** : 1067-1071.
- AINA P.O., 1984. Contribution of earthworms to porosity and water infiltration in a tropical soil under forest and long-term cultivation. *Pedobiologia*, **26** : 131-136.
- ALBRECHT A., 1988. Influence du système de culture sur l'agrégation d'un vertisol et d'un sol ferrallitique (Antilles). *Cab. ORSTOM, Sér. Pédol.*, **24** (4) : 351-353.
- ALBRECHT A., RANGON L., 1988. Matière organique et propriétés physiques de quelques types de sols. p. 55-68. In : Rapport final projet CEE-ORSTOM n° TSDA-0178 F.
- ALONI K., SOYER J., 1987. Cycles des matériaux de construction des termitières d'humivores en savane au Shaba méridional (Zaïre). *Revue Zool. Afr.*, **101** : 329-357.
- ARSHAD M.A., SCHNITZER M., PRESTON C.M., 1988. Characterization of humic acids from termite mounds and surrounding soils, Kenya. *Geoderma*, **42** : 213-225.
- AYODELE O.J., 1986. Effect of a continuous maize cropping on yield, organic carbon mineralization and phosphorus supply of savannah soils in western Nigeria. *Biol. Fert. Soils*, **2** : 151-155.
- BAROIS I., CADET P., ALBRECHT A., LAVELLE P., 1988. Systèmes de culture et faune des sols. Quelques données. In : FELLER C., éd. Fertilité des sols dans les agricultures paysannes caribéennes. Effets des restitutions organiques. Fort-de-France, ORSTOM, p. 85-96.
- BAROIS I., VERDIER B., KAISER P., MARIOTTI A., RANGEL P., 1987. Role of the tropical earthworm *Pontoscolex corethrurus* in the nitrogen cycle and particularly in the anaerobic nitrogen fixation. In : BONVINICI PAGLIAI A., OMODEO P., eds. On Earthworms, Modena, Mucchi editore, p. 281-296 (Selected Symposia Monographs, 2).
- BLANCHART E., LAVELLE P., SPAIN A.V., 1989. Effects of two species of tropical earthworms (Oligochaeta : Eudrilidae) on the size distribution of aggregates in an African soil. *Revue Ecol. Biol. Sol*, **26** (4) : 417-425.
- BLANCHART E., LAVELLE P., SPAIN A.V., 1990. Effects of biomass and size of *Millsonia anomala* (Oligochaeta, Acanthodrilidae) on particle aggregation in a tropical soil in the presence of *Panicum maximum*. *Biol. Fert. Soils*, **9** (in press).
- BLANCHART E., 1990. Effets des vers de terre endogés sur la construction et l'entretien de la structure en macroagrégats d'un sol de savane (Lamto, Côte-d'Ivoire). Thèse Univ. Rennes, 234 p.
- BROSSARD M., LOURY J., ALBRECHT A., CHOTTE J.L., LAURENT J.Y., FELLER C., 1988. In : FELLER C., éd. Fertilité des sols dans les agricultures paysannes caribéennes. Effets des restitutions organiques. Fort-de-France, ORSTOM, p. 47-54.
- CASENAVE A., VALENTIN C., 1988. Les états de surface de la zone sahélienne. Leur influence sur l'infiltration. Bondy, ORSTOM, 202 p.
- CHOTTE J.L., FELLER C., MARIOTTI A., HETIER J.M., 1990. Bilans ¹⁵N après une culture de maïs pour quatre types de sols tropicaux et divers précédents culturaux. Effet du niveau de matière organique du sol. Soumis à *Plant and Soil*.
- CRITCHLEY B.R., COOK A.G., CRITCHLEY U., PERFECT T.J., RUSSELL-SMITH A., YEADON R., 1979. Effects of bush clearing and soil cultivation on the invertebrate fauna of a forest soil in the humid tropics. *Pedobiologia*, **19** : 425-438.
- DANGERFIELD J.M. 1989 Abundance, biomass and diversity of soil macrofauna in savanna woodland and associated managed habitats. *Pedobiologia*, **34** : 141-150.

DARLINGTON J.P.E.C., 1982. The underground passages and storage pits used in foraging by a nest of the termite *Macrotermes michaelsoni* in Kajiado, Kenya. *J. Zool., Lond.*, **198** : 237-247.

ELKINS N.Z., SABOL G.V., WARD T.J., WHITFORD W.G., 1986. The influence of subterranean termites on the hydrological characteristics of a Chihuahuan desert ecosystem. *Oecologia* (Berlin), **68** : 521-528.

ESCHENBRENNER V., 1986. Contribution des termites à la micro-agrégation des sols tropicaux. *Cab. ORSTOM, Sér. Pédol.*, **22** : 397-408.

FERRIERE G., BOUCHE M.B., 1985. Première mesure écophysiological d'un débit d'élément dans un animal endogé : le débit d'azote de *Nicodrilus longus longus* (Ude) (Lumbricidae, Oligochaeta) dans la prairie de Citeaux. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **301**, III, 17 : 789-794.

FRAGOSO C., LAVELLE P., 1991. Earthworm communities of tropical rainforests. *In* : International symposium on earthworm ecology, Avignon, France, June 1990. *Soil Biol. Biochem.* (in press).

GARNIER-SILLAM E., VILLEMIN G., TOUTAIN F., RENOUX J., 1985. Formation de micro-agrégats organo-minéraux dans les fèces de termites. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **301**, III, 5 : 213-218.

GARNIER-SILLAM E., VILLEMIN G., TOUTAIN F., RENOUX J., 1987. Contribution à l'étude du rôle des termites dans l'humification des sols forestiers tropicaux. *In* : FEDOROFF N., BRESSON L.M., COURTY M.A., éd. Micromorphologie des sols. Plaisir, AFES, p. 331-335.

GARNIER-SILLAM E., TOUTAIN F., RENOUX J., 1990. Répartition des différentes formes de l'azote organique dans les sols soumis à l'influence d'un termite humivore, *Thoracotermes macrothorax*. *Soil Biol. Biochem.* (sous presse).

GRASSE P.P., 1984. Termitologie. Paris, Masson (vol. 2).

HAIMI J., HUHTA V., 1991. Effect of *Lumbricus rubellus* on the growth and N-content of birch seedlings. *In* : International symposium on earthworm ecology, Avignon, France, June 1990. *Soil Biol. Biochem.* (in press).

HENIN S., MONNIER G., 1956. Evaluation de la stabilité de la structure du sol. p. 49-52. *In* : Comptes Rendus du 6^e Congrès International de science du Sol, vol. B, Paris.

KOLLMANSPERGER, 1956. Lumbricidae of humid and arid regions and their effect on soil fertility. *In* : Comptes Rendus du 6^e Congrès International de science du Sol, vol. C, Paris. p. 293-297.

KOUASSI P., 1987. Etude comparative de la macrofaune endogée d'écosystèmes guinéens naturels et transformés de Côte-d'Ivoire. Thèse doctorat 3^e cycle, Univ. Abidjan, 129 p.

LAL R., 1974. No-tillage effects on soil properties and maize production in western Nigeria. *Pl. Soil*, **40** : 321-331.

LAL R., 1987. Tropical ecology and physical edaphology. Chichester, John Wiley and Sons, 732 p.

LAVELLE P., 1975. Consommation annuelle de terre par une population naturelle de vers de terre (*Millsonia anomala* Omodeo, Acanthodrilidae, Oligochètes) dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Revue Ecol. Biol. Sol*, **12** (1) : 11-24.

LAVELLE P., 1978. Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Paris, ENS, 301 p. (Publ. du Laboratoire de Zoologie de l'ENS, n° 12).

LAVELLE P., 1983 a. The soil fauna of tropical savannas. II. The earthworms. *In* : BOURLIÈRE F., ed. Tropical savannas. The Hague, Elsevier, p. 485-504.

LAVELLE P., 1983 b. The structure of earthworm communities. *In* : SACHELL J.E., ed. *Earthworm ecology : from Darwin to vermiculture*. London, Chapman and Hall, p. 449-466.

LAVELLE P., 1987. Biological processes and productivity of soils in the humid tropics. *In* : LOVELOCK J., DICKINSON, eds. *Geophysiology of Amazonia*. New York, John Wiley and Sons, p. 175-213.

LAVELLE P., éd., 1990. Conservation of soil fertility in low input agricultural systems of the humid tropics by manipulating earthworm communities. Brussels, ECC (Programme science et technique au service du développement).

LAVELLE P., BLANCHART E., MARTIN A., MARTIN S., SPAIN A., TOUTAIN F., BAROIS I., SCHAEFER R., 1991. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems : application to soils of the humid tropics. *Biotropica* (in press).

LAVELLE P., MAURY M.E., SERRANO V., 1981. Estudio cuantitativo de la fauna del suelo en la region de Laguna Verde, Veracruz, Epoca de lluvias. *Inst. Ecol. Publ.* (Mexico), 6 : 75-105.

LAVELLE P., PASHANASI B., 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia*, 33 : 283-291.

LE BISSONNAIS Y., 1988. Analyse des mécanismes de désagrégation et de la mobilisation des particules de terre sous l'action des pluies. Thèse doctorat, Univ. Orléans, 225 p.

LEE K.E., 1985. Earthworms : their ecology and relationships with soil and land use. London, Academic Press, 400 p.

LEE K.E., WOOD T.G., 1971. Termites and soils. London, Academic Press.

MARSHALL V.G., 1971. Effects of soil arthropods and earthworms on the growth of black spruce. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 71 (7) : 109-117.

MARTIN A., 1989. Effet des vers de terre tropicaux géophages sur la dynamique de la matière organique du sol dans les savanes humides. Univ. Paris-XI, 213 p.

MARTIN A., MARIOTTI A., BALESDENT J., LAVELLE P., VUATTOUX, 1990. Estimate of organic matter turnover rate in a savanna soil by ¹³C natural abundance measurements. *Soil Biol. Biochem.*, 22 (4) : 517-523.

MARTIN A., MARIOTTI A., BALESDENT J., LAVELLE P., 1991. Estimate of soil organic matter assimilation by ¹³C natural abundance. *Ecology*, (in press).

MENAUT J.C., BARBAULT R., LAVELLE P., LEPAGE M., 1985. African savannas : biological systems of humification and mineralization. *In* : TOTHILL I.C., MOTT J.J., eds. *Management of the world savannas*. Canberra, Australian Academy of Sciences, p. 14-33.

MEYER J.A., 1960. Résultats agronomiques d'un essai de nivellement des termitières réalisé dans la cuvette centrale congolaise. *Bull. Agric. Congo belge*, 51 : 1047-1059.

MOORE A.W., RUSSELL J.S., COLDRAKE J.E., 1967. Dry matter and nutrient content of a subtropical semiarid forest of *Acacia harpophylla* F. Muell. (Brigalow). *Aust. J. Bot.*, 15 : 11-24.

OKWAKOL M., 1987. Effects of *Cubitermes testaceus* (Williams) on some physical and chemical properties of soil in a grassland area of Uganda. *Afr. J. Ecol.*, 25 : 147-153.

PARKER L.W., FOWLER H.G., ETTERS HANK G., WHITFORD W.G., 1982. The effects of subterranean termites removal on desert soil nitrogen and ephemeral flora. *Journal of Arid Environments*, 5 : 53-59.

- PARMERLEE R.W., CROSSLEY D.A., 1988. Earthworm production and role in the nitrogen cycle of a no-tillage agroecosystem on the Georgia Piedmont. *Pedobiologia*, **32** : 353-361.
- PASHANASI B., MELENDEZ G., SZOTT L., LAVELLE P., 1991. Effect of *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) on growth of fruit-tree seedlings in an Amazonian ultisol. In : International symposium on earthworm ecology, Avignon, France, June 1990. *Soil Biol. Biochem.* (in press).
- PEDRO G., 1968. Distribution des principaux types d'altération chimique à la surface du globe. Présentation d'une esquisse géographique. *Revue Géog. phys. Géol. dyn.*, **10** (5) : 457-470.
- PIERI C., 1989. Fertilité des terres de savanes. Bilan de trente ans de recherche et de développement agricoles au sud du Sahara. Paris, Ministère de la Coopération et du Développement, CIRAD, 444 p.
- ROSE C.J., WOOD A.W., 1980. Some environmental factors affecting earthworm populations and sweet potato production in the Tari Basin, Papua New Guinea Highlands. *Papua New Guinea Agric. J.*, **31** : 1-13.
- ROULAND C., CIVAS A., RENOUX J., PETEK F., 1988. Synergistic activities of the enzymes involved in cellulose degradation, purified from *Macrotermes mülleri* and from its symbiotic fungus *Termitomyces* sp. *Comp. Biochem. Physiol.*, **91B**, 3 : 459-465.
- SANCHEZ P.A., BANDY D.E., VILLACHICA J.H., NICHOLAIDES J.J., 1982. Amazon basin soils : management for continuous crop production. *Science*, **16** : 821-827.
- SANCHEZ P.A., GICHURU M.P., KATZ L.B., 1982. Organic matter in major soils of the tropical and temperate regions. In : Transactions of the 12th International Congress of Soil Science, New Delhi, Symposia Papers 1, p. 99-114.
- SPAIN A.V., LAVELLE P., MARIOTTI A., 1991. Preliminary study of the effect of some tropical earthworms on plant growth. In : International symposium on earthworm ecology, Avignon, France, June 1990. *Soil Biol. Biochem.* (in press).
- SPAIN A.V., OKELLO-OLOYA, 1985. Variation in the growth of two tropical pasture plants on soils associated with the termitaria of *Amitermes laurensis* (Isoptera : Termitinae). In : CHAPMAN B., ed. Proceedings of the 4th Australasian conference on grassland invertebrate ecology. Christchurch, Caxton Press, p. 141-145.
- SWIFT M.J., ed., 1984. Soil biological processes and tropical soil fertility : a proposal for a collaborative programme of research. *Biol. Int.*, **5** : 1-38.
- SWIFT M.J., ed., 1987. Tropical soil biology and fertility (TSBF). Planning for research. *Biol. Int.*, **9** : 24 p.
- VLEESCHAUWER D. (de), LAL R., 1981. Properties of worm casts in some tropical soils. *Soil Sci.*, **132** : 175-181.
- WASAWO D.P.S., VISSER S.A., 1959. Swampworms and tussock mounds in the swamps of Teso, Uganda. *East Afr. Agric. J.*, **25** : 86-90.
- WATSON J.A.L., 1972. An old mound of the spinifex termite, *Nasutitermes triodiae* (Frogatt) (Isoptera : Termitidae). *J. Aust. Ent. Soc.*, **11** : 79-80.
- WILKINSON G.E., 1975. Effects of grass fallow rotations on the infiltration of water into a savanna zone soil of northern Nigeria. *Trop Agric.*, **52** : 97-103
- WOOD T.G., 1978. Food and feeding habits of termites. In : BRIAN M.V., ed. Production ecology of ants and termites. Cambridge, Cambridge University Press., p. 55-80.
- WOOD T.G., 1988. Termites and the soil environment. *Biol. Fert. Soils.* **6** : 228-236.

Lavelle P., Martin A., Blanchart Eric, Gilot Cécile, Melendez G., Pashanasi B.

Conservation de la fertilité des sols de savane par la gestion de l'activité de la macrofaune du sol.

In : Savanes d'Afrique, terres fertiles. Paris (FRA) ; Montpellier : MCD ; CIRAD, 1991,

p. 371-398. Savanes d'Afrique, Terres Fertiles : Actes de Rencontres Internationales, Montpellier (FRA), 1990/12/10-14.