

Activité biologique des sols et techniques simples qui en permettent l'évaluation

G. BACHELIER

Pédobiologiste ORSTOM (S.S.C. Bondy)

RÉSUMÉ

Le retour en Pédologie à une conception plus écologique des sols, devrait déterminer un regain d'intérêt pour les questions d'ordre biologique.

Dans cette optique, l'auteur analyse d'abord le concept d'activité biologique globale des sols, puis, passant rapidement sur la notion d'abondance, analyse ensuite plus en détail le concept de diversité et les lois biocénotiques qui s'y rapportent.

Quelques remarques concernant l'action de l'homme sur le potentiel de fertilité des sols rappellent la nécessité de juger de toute action sur le sol, non seulement en fonction du bénéfice immédiat qu'on peut en tirer, mais aussi en fonction de ses conséquences plus ou moins lointaines sur la qualité du sol, et notamment son potentiel biotique.

Un choix de quelques techniques simples concernant l'évaluation de l'activité biologique des sols est proposé pour finir.

ABSTRACT

In the field of pedology, the return to a more ecological conception of soils should lead to a renewal of interested in questions of biological order.

From this point of view, the author first analyzes the concept of global biological activity of soils, covers briefly the notion of abundance and then analyzes in greater detail the concept of diversity and the biocenotic laws which relate to it.

A few remarks concerning the action of man on soil fertility potential recalls the necessity of judging any effect on soils, not only in relation to the immediate benefit that one can draw, but also to the more or less remote consequences on the quality of the soil and, notably, its biotic potential.

At end of the text, one finds a few simple techniques concerning the evaluation of the biological activity.

PLAN

INTRODUCTION

ACTIVITÉ BIOLOGIQUE GLOBALE DES SOLS

ABONDANCE ET DIVERSITÉ DES POPULATIONS

Abondance

Diversité

ACTION DE L'HOMME SUR LE POTENTIEL DE FERTILITÉ DES SOLS

CHOIX DE QUELQUES TECHNIQUES SIMPLES CONCERNANT L'ACTIVITÉ BIOLOGIQUE ET RENTRANT DANS LE CADRE DE CETTE PUBLICATION

Apport de litière et vitesse de minéralisation

Dégagement de CO₂ *in situ* et en laboratoire

Absorption d'oxygène en flacon d'eau

Activité déshydrogénasique

Abondance des populations

Diversité des populations

BIBLIOGRAPHIE

INTRODUCTION

L'importance de la vie, tant bactérienne que fongique et faunique, a souvent tendance dans les travaux de Pédologie à être délaissée au profit des données physicochimiques jugées plus fructueuses, et à tout le moins plus fondamentales.

Les pédologues connaissent cependant bien le rôle essentiel de la vie dans la formation et le maintien des écosystèmes pédologiques.

Quand DOKOUCHAEV, à la fin du 19^e siècle, jeta les bases historiques de la Pédologie en définissant les cinq facteurs essentiels de la formation des sols, la vie (flore et faune) venait pour lui tout de suite après le climat et la roche-mère, et avant la topographie et l'âge du sol ; ordre dans lequel d'ailleurs on étudie toujours ces cinq facteurs.

Les conceptions, déjà très écologiques, de Dokouchaev suscitèrent un grand intérêt dans les milieux scientifiques de son époque et l'on a pu dire que l'influence de ses idées avait eu pour la Pédologie une importance comparable à celle des théories de Darwin en Biologie. Il est d'ailleurs curieux de constater qu'à la même époque, en 1881, Darwin publiait « *The Formation of Vegetable Mould through the Action of Worms* ».

Ces savants ne faisaient encore que pressentir l'importance de la vie dans la pédogenèse et la dynamique des sols. Mais, peu de temps après, les microbiologistes ne tardèrent pas à découvrir le rôle fondamental des « microbes » dans la destruction et l'humification des débris végétaux et les zoologistes se mirent rapidement à explorer la faune des sols. Ce n'est que plus récemment que les mycologues et les algologues, longtemps aux prises avec les difficultés de la systématique, ont commencé à apporter une contribution fondamentale à la connaissance des équilibres biopédologiques.

C'est aussi dans les cinquante dernières années que se sont développées, et que continuent à progresser actuellement, nos connaissances sur le rôle de la vie dans la formation et le maintien des écosystèmes pédologiques.

Les pédologues français s'intéressèrent de bonne heure à la Microbiologie, puis à l'action de la faune, et parfois aussi à l'action possible des champignons et des algues. Mais, dans l'ensemble les pédologues ont souvent été amenés à considérer que les diver-

ses techniques biologiques leur apportaient insuffisamment de données nouvelles, eu égard à la somme de travail qu'elles demandaient. La rentabilité des techniques ne semble pas, dans ce premier stade de l'étude des sols, avoir joué en faveur des techniques biologiques.

Une séparation s'est par suite plus ou moins créée ces dernières années entre, d'une part, les biologistes du sol qui s'intéressent à des problèmes bien particuliers se manifestant au sein du sol, en tant que milieu, et, d'autre part, les pédologues dont l'objectif demeure, non seulement la définition des sols en vue de leur cartographie et de leur utilisation, mais aussi la compréhension la plus complète possible de leur genèse et de leur dynamique saisonnière.

La description essentiellement physico-chimique des sols correspond de préférence à l'aspect recherche appliquée de la Pédologie, la connaissance de leur dynamique correspond plus à son aspect recherche fondamentale ; mais, comme toujours, la recherche fondamentale valorise la recherche appliquée, car la Pédologie se doit, avec la description des sols, d'en livrer aussi la clef de la fertilité. Or, celle-ci ne peut se maintenir, et éventuellement même s'améliorer, que si notamment les caractéristiques physico-chimiques des sols se trouvent entretenues par la vie. Il apparaît essentiel de savoir si un sol est vivant ou mort, car, vivant, il conservera ses qualités, alors que mort il en perdra plus ou moins rapidement l'essentiel.

Plus qu'une étude analytique de la vie et de ses mécanismes, c'est son importance et, nous le verrons, sa diversité, qui peuvent intéresser le pédologue. Le concept d'activité biologique globale des sols doit trouver sa place dans un regain d'intérêt des pédologues pour la Biologie ; regain d'intérêt qui s'effectuera en fonction des techniques simples et rapides, mais néanmoins valables, que cette discipline saura leur fournir.

Les tendances actuelles vont dans le sens d'un retour général à la Biologie : nous observons ainsi en Pédologie le retour à une conception plus écologique du sol considéré comme un écosystème au sein duquel les facteurs biotiques et les facteurs abiotiques se conditionnent mutuellement. Nous constatons aussi la nécessité d'étudier ces facteurs biotiques et abiotiques dans le temps, c'est-à-dire, pour une grande partie d'entre eux, d'en suivre les variations au cours des cycles annuels.

L'homme, par sa pullulation exponentielle, par sa consommation dévorante et par sa technologie de plus en plus polluante (COMMONER, 1972), a un

impact sur la nature de plus en plus dangereux pour sa propre existence. Des voix qualifiées s'élèvent chaque jour plus nombreuses pour annoncer les catastrophes écologiques qui nous menacent. Bien qu'il soit dans la destinée des Cassandre de n'être pas entendus, l'homme de la rue s'aperçoit cependant chaque jour un peu plus qu'il fait partie intégrante de la nature et que son avenir est lié à celle-ci. Ce n'est pas par hasard qu'on parle tant actuellement de pollution, de « lutte biologique » et de « culture biologique », mais bien parce que l'homme prend conscience qu'en empoisonnant le milieu, il en détruit la vie et crée un monde dégradé et de plus en plus hostile, dans lequel, à la limite, lui-même ne pourra plus vivre.

Le maintien d'une activité biologique importante et diversifiée au sein des écosystèmes, et notamment des sols, apparaît comme essentiel ; c'est la raison pour laquelle nous pensons que le pédologue, grâce à des techniques simples, devrait pouvoir régulièrement suivre l'activité biologique globale des sols et juger de l'importance et de la diversité des grands groupements biotiques qui en sont responsables.

ACTIVITÉ BIOLOGIQUE GLOBALE DES SOLS

Dans une précédente publication concernant le déterminisme de la faune du sol (BACHELIER, 1971-I), nous avons déjà considéré : premièrement que le potentiel énergétique des apports végétaux déterminait dans les sols la somme de vie théoriquement capable d'y exister, deuxièmement que les facteurs écologiques du milieu sélectionnaient, parmi les organismes qui peuvent y accéder, ceux qui sont capables de participer à son peuplement, troisièmement que le jeu des interactions multiples modelait en permanence les « foules » pour en faire des communautés organisées ou biocénoses, et enfin quatrièmement qu'au cours de l'année les variations climatiques et les cycles biologiques propres à chaque espèce remettaient à chaque instant en cause les équilibres biopédologiques.

C'est dans ce contexte général que nous envisageons d'abord l'activité biologique globale des sols, puis l'abondance et la diversité de leurs populations.

L'activité biologique d'un sol correspond au métabolisme de tout ce qui y vit, c'est-à-dire à l'ensemble des processus complexes de transformation de matière

et d'énergie, au cours des phénomènes d'anabolisme et de catabolisme qui s'effectuent au sein de son peuplement.

De même que le métabolisme d'un organisme est la somme du métabolisme de ses cellules, et de même que le métabolisme d'une colonie est la somme du métabolisme de ses organismes, de même le métabolisme d'un sol, qui dépend directement de l'apport énergétique reçu, peut être considéré comme la somme du métabolisme de ses diverses populations.

L'intérêt de connaître l'activité biologique globale des sols se justifie par le rôle de la vie dans la définition et le maintien des équilibres pédologiques, et plus particulièrement le maintien de leurs caractéristiques physico-chimiques. Nous avons déjà eu l'occasion de traiter assez longuement de cette action de la vie dans les sols au cours de diverses publications antérieures (BACHELIER, 1963, 1971-II, 1972).

Rappelons que la vie dans les sols est responsable de la dégradation des composés organiques qui y sont apportés : litière feuillue et herbacée, bois, racines, microflore morte et cadavres animaux. 20 % environ de l'apport énergétique est utilisé par la faune du sol, 80 % par la microflore, mais ceci le plus souvent au cours de chaînes alimentaires plus ou moins longues, plus ou moins rigides et généralement saisonnières.

Selon leur nature et leur action, les êtres vivants ont une influence plus ou moins marquée sur la morphologie des sols, leurs qualités physiques, leurs caractéristiques chimiques, leur dynamique et leur fertilité.

La faune du sol contribue grandement à la fragmentation des débris végétaux, et la microflore à sa minéralisation.

Les plus gros animaux, comme les vers de terre ou les termites, peuvent modifier considérablement la morphologie des profils pédologiques. D'une manière plus générale, par leur activité de fouissage ou de cimentation, par les transferts de sol qu'ils sont susceptibles d'effectuer, par leur action sur la dégradation des débris végétaux et par leur influence sur la microflore, les animaux peuvent modifier la porosité, la structure, le pouvoir de rétention d'eau, et même la nature des éléments chimiques libres ou adsorbés du sol.

La microflore, de son côté, accroît le potentiel enzymatique des sols, assure plus ou moins complètement les cycles biologiques de nombreux éléments minéraux (azote, carbone, soufre, phosphore, fer, manganèse, etc.), conditionne la synthèse et la dégra-

dation des substances humiques, joue un rôle dans la production et la biodégradation des complexes organo-métalliques, influe sur le pH et le potentiel d'oxydo-réduction du sol, et agit sur la genèse ou la dégradation de sa structure (DOMMERMUES, 1968).

La faune et la microflore sont d'ailleurs étroitement interdépendantes au sein des écosystèmes pédologiques.

En ce qui concerne les techniques permettant d'apprécier l'activité biologique globale des sols, nous ne ferons qu'en énumérer certaines qui, dans l'optique que nous avons choisie, nous apparaissent plus particulièrement intéressantes, renvoyant pour les détails de leur réalisation, ou les références les concernant, au dernier paragraphe de cette note.

Nous pensons que méritent plus particulièrement d'être retenues la mesure de l'apport énergétique au sol (litière et racines) et la mesure de sa vitesse de minéralisation apparente, ainsi que les mesures respirométriques du dégagement de gaz carbonique et de l'absorption d'oxygène. Les mesures microcalorimétriques sont trop complexes pour être retenues ici.

En ce qui concerne le dégagement de gaz carbonique, celui-ci peut être mesuré soit *in situ*, soit en laboratoire ;

In situ, le CO₂ dégagé du sol est recueilli dans une cloche de capture et ensuite dosé, soit par la méthode de la circulation d'air, avec capture à la sortie dans un barboteur à potasse ou à baryte, soit, plus simplement, par la méthode de l'enrichissement en CO₂ de l'atmosphère de la cloche de capture, avec prélèvement d'une fraction de cette atmosphère et dosage simultané de sa teneur en gaz carbonique à l'aide des tubes réactifs Drager (tubes gradués dans lesquels, sous l'influence du CO₂, se produit une transformation d'une combinaison de l'hydrazone qui est mise en évidence par un réactif coloré).

L'atmosphère du sol ne suit pas toujours l'activité biologique globale de celui-ci, ni son dégagement de CO₂. Il peut néanmoins être intéressant d'en suivre les variations en implantant dans le sol à diverses profondeurs des sondes fixes et en prélevant régulièrement des échantillons d'air à travers, là aussi, des tubes réactifs Drager (BACHELIER, 1968 b).

En laboratoire, la mesure du dégagement de CO₂ d'un sol en récipient fermé correspond en fait à l'évaluation de son potentiel d'activité biologique ; celui-ci dépend du carbone minéralisable présent, qui n'est lui-même qu'en partie fonction de l'activité biologique globale du sol (BACHELIER, 1966 et 1968 a).

En effet, un fort dégagement de CO₂ correspondant à la réhumidification d'un échantillon de sol desséché peut indiquer : soit que cet échantillon de sol avait un métabolisme très actif, était traversé par un flux énergétique important et présentait de fortes teneurs en carbone minéralisable rapidement renouvelable, soit, au contraire, que cet échantillon de sol était le siège de biostasies microbiennes que le dessèchement a plus ou moins cassées en libérant les substances énergétiques de type glucidique qui s'y trouvaient bloquées avec l'engorgement du flux énergétique.

La mesure de l'absorption d'oxygène en flacon d'eau est aussi une mesure très simple du potentiel d'activité biologique des sols ; nous en avons donné un mode opératoire détaillé dans BACHELIER, 1968 b.

Dans le cadre des mesures de l'activité biologique globale des sols, la mesure en laboratoire de l'activité déshydrogénasique par le TTC (1), en tant qu'accepteur d'hydrogène, a suscité beaucoup d'espoir, surtout de 1955 à 1965, date à laquelle KISS et BOARU en ont fait une étude bibliographique. Malheureusement, de nombreuses observations ont montré depuis, que cette technique donnait parfois des résultats très discutables et qu'elle demandait à être utilisée avec circonspection. STEVENSON (1959) a noté qu'il n'y avait souvent pas de relation dans les sols entre les variations de l'activité déshydrogénasique et celles de leur population bactérienne.

Nous-mêmes avons déjà observé en 1967 que le TTC (et même le TPF qui en est la forme réduite) pouvaient être détruits dans les sols biologiquement trop actifs ; le TPF n'est d'ailleurs qu'un stade intermédiaire dans la réduction du TTC et, selon les types de sol, se trouve à son tour plus ou moins rapidement réduit.

Nous avons aussi observé que le TTC pouvait subir une évolution abiotique en TPF au contact de la montmorillonite. GALSTYAN et AVUNDZHAYAN (1970) ont confirmé depuis l'action très efficace des argiles à fort pouvoir adsorbant et ont notamment mis en évidence l'importance de la nature des composés adsorbés sur l'activité déshydrogénasique des sols.

En dépit de ces réserves, nous pensons cependant que la mesure de l'activité déshydrogénasique des sols

(1) Le T.T.C. est le chlorure de 2, 3, 5 triphényltetrazolium, qui est incolore en solution aqueuse et s'avère peu soluble dans l'acétone. Il est réduit par l'hydrogène en triphénylformazan ou T.P.F. de couleur rouge, insoluble dans l'eau, mais soluble dans l'acétone, où il est dosé par colorimétrie.

demeure intéressante, si elle est utilisée avec discernement, pour des sols de même nature, et conjointement à d'autres techniques.

L'expérience nous a montré que le TTC à 0,5 %, imbibant à la rétention des sols de nature très variée, n'en modifiait pas le dégagement de CO₂, et donc la valeur de l'activité biologique.

Les mesures en continu de la respiration des sols et l'évaluation de leur quotient respiratoire sortent du cadre de cet article (STOTZKY, 1965 ; BACHELIER, 1968 a).

ABONDANCE ET DIVERSITÉ DES POPULATIONS

Abondance

Une population peut être plus ou moins abondante par son nombre d'individus et plus ou moins diversifiée par son nombre d'espèces. La notion d'abondance est importante, mais celle de diversité l'est peut-être encore plus et s'avère complémentaire de la première.

L'abondance d'un groupement biotique ne reflète pas obligatoirement l'importance de l'activité biologique globale du milieu, car elle dépend aussi des facteurs abiotiques de celui-ci. Un sol riche en matières organiques peut par exemple être fortement peuplé en microarthropodes, mais presque dépourvu de nématodes si le milieu est trop sec, ou de bactéries si le milieu est trop acide. Les interactions entre organismes contribuent essentiellement à organiser le peuplement, quels que soient les grands groupements biotiques qui le constituent (BACHELIER, 1971-1).

Pour le pédologue, il sera donc intéressant après avoir jugé de l'activité biologique globale d'un sol, d'y rechercher l'abondance possible d'un certain nombre de populations reflétant non pas une fonction déterminée (cas des Cellulolytiques ou des Azotobacter par exemple), mais traduisant plutôt, dans le cadre des caractéristiques physico-chimiques du sol, son activité biologique globale.

Ce travail ne peut être entrepris par le pédologue, que s'il dispose pour cela de techniques simples et rapides, mais néanmoins suffisamment valables.

Diverses techniques peuvent être ainsi citées, tels, en Microbiologie, les comptages microbiens par la technique moderne des membranes filtrantes (Millipore ou Sartorius par exemple), et, en Faune des sols,

l'extraction des nématodes par la technique du flacon retourné, l'extraction des enchytreides par l'entonnoir à eau, l'extraction des vers de terre in situ, etc. Nous reverrons plus loin et plus en détail ces diverses techniques.

Diversité

Si l'activité biologique globale du sol traduit l'abondance du peuplement, et si l'abondance des diverses populations qui constituent ce peuplement est à la fois en rapport avec l'activité biologique globale et les conditions écologiques du milieu, la diversité, elle, apparaît une notion beaucoup plus riche.

C'est en 1920 que THIENEMANN a établi ce qu'on a appelé depuis les deux premières lois biocénétiques fondamentales.

Première loi : « plus les conditions de vie sont variables dans un milieu biologique, plus grand est le nombre d'espèces de la communauté vivante qui le caractérise ».

Deuxième loi (qui est en partie la réciproque de la première) : « plus les conditions de vie d'un biotope s'écartent de la normale et des conditions optimales de la plupart des animaux, plus la biocénose devient pauvre en espèces, plus elle devient caractéristique et plus la densité des espèces présentes s'élève ».

Nous ne pensons pas utile de nous attarder sur cette première loi et sa réciproque qui relèvent du simple bon sens. Nous avons déjà considéré plus haut que « les facteurs écologiques du milieu sélectionnent parmi les organismes qui peuvent accéder au milieu ceux qui sont capables de participer à son peuplement ». Plus ou moins d'espèces peuvent donc peupler un milieu naturel en fonction de la sévérité du filtre que constitue l'ensemble de ses facteurs écologiques.

Plus intéressante est l'idée nouvelle, qui apparaît à la fin de la seconde loi de THIENEMANN, à savoir que dans les milieux naturels à faible valence écologique (1) la pauvreté en espèces s'accompagne de l'abondance de celles-ci.

En effet, si les espèces constituant les chaînes alimentaires (ou chaînes trophiques), au travers desquelles se dégrade l'apport énergétique, sont nombreuses, chaque espèce disposera en moyenne d'un apport énergétique limité et les espèces seront

(1) valence écologique = amplitude des conditions du milieu dans lesquelles un organisme ou une fonction biologique peuvent exister.

donc représentées par peu d'individus. Inversement, si les espèces sont peu nombreuses, chacune bénéficiera d'un apport énergétique plus important et tendra donc à être représentée par de nombreux individus. La « pression interspécifique » sera forte dans le premier cas et faible dans le second.

On en arrive ainsi à la conception du schéma suivant :

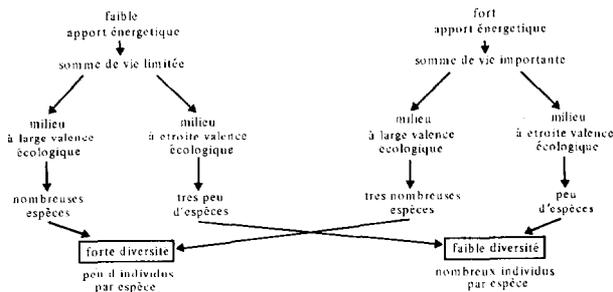


FIG. 1. — Schéma du déterminisme de la diversité.

FRANZ en 1953 a proposé une troisième loi biocénotique « Plus les conditions du milieu d'une station ont évolué avec continuité et plus les conditions de l'environnement se sont développées harmonieusement, plus la communauté sera riche en espèces, plus elle sera équilibrée et stable ».

Deux nouvelles idées sont apportées là, à savoir : premièrement que l'évolution normale d'un sol vers son climax s'accompagne d'une plus grande variabilité des conditions de vie qu'il offre, et donc, d'après la loi de THIENEMANN, de la diversité de son peuplement. Nous avons déjà eu l'occasion dans une précédente publication d'envisager l'évolution théorique d'un sol vers son climax (BACHELIER, 1971-II), aussi passerons-nous tout de suite à la seconde idée qui est que la diversité rend la communauté plus équilibrée et plus stable.

En effet, la diversité permet une complexité plus grande dans les interrelations, une spécialisation accrue dans les chaînes trophiques et donc un « tamponnage » biologique du milieu plus affirmé.

L'équilibre d'un milieu est d'autant plus fragile que ce milieu est plus sélectif, car la disparition d'une espèce entraîne alors la disparition d'un grand nombre d'individus. Inversement, plus un milieu est complexe, plus peut en être variée sa population, plus stable son équilibre, et donc plus grande sa possibilité de résister aux modifications nocives du peuplement.

La disparition des prédateurs-consommateurs de 3^e ordre, liée à une simplification des chaînes alimentaires, s'avère par exemple nuisible au bon équilibre biologique, car le consommateur de 3^e ordre contribue très souvent à maintenir l'équilibre entre les consommateurs d'ordre inférieur dont il se nourrit proportionnellement à leur importance. Tel est par exemple le rôle de la grenouille des champs étudié par ZIMKA (1966) ou encore celui de la fourmi *Formica polyctena* Forst étudié par TOROSSIAN et PEONNET (1968).

Ayant une action prédatrice peu spécifique ou même aveugle, ces animaux réalisent une « menace potentielle » qui constitue une garantie naturelle contre les éventuelles pullulations.

MALDAGUE en 1970 a proposé une quatrième loi biocénotique disant que « Plus un milieu est biologiquement actif, plus la circulation de la matière et la dissipation de l'énergie y sont grandes et plus la fertilité y est élevée ».

Ce texte n'inclut pas le concept de diversité développé dans les trois précédentes lois.

Nous préférierions personnellement une 4^e loi ainsi rédigée : « Plus un milieu a un peuplement diversifié, meilleur est son rendement dans l'exploitation de l'apport énergétique, meilleur est l'ensemble de son turnover, et plus grande est sa fertilité, pour autant que ses caractéristiques physico-chimiques n'en soient pas facteur limitant ».

Nous pensons que ce dernier texte reflète mieux les conceptions d'ODUM (1959, 1960) et de MARGALEF (1969) et qu'il constitue une suite plus logique aux trois précédentes lois.

Nous avons déjà vu que la diversité consolide l'équilibre du peuplement et rend le milieu plus stable et plus apte à résister aux pullulements et aux invasions d'éléments vivants nocifs.

La diversité, liée à la multiplication des niches écologiques, crée la spécialisation fonctionnelle des espèces et permet un meilleur rendement dans la dégradation énergétique, qui s'effectue alors sans engorgement au long des chaînes trophiques.

De plus, les populations très diversifiées subissent une forte « pression interspécifique » et tendent donc à être plus jeunes et donc à manifester un métabolisme plus actif que les populations peu diversifiées.

$$\text{Le rapport } Q = \frac{\text{productivité primaire}}{\text{biomasse totale}} \text{ est d'autant}$$

plus faible que l'écosystème est plus complexe et donc

plus riche en espèces. C'est-à-dire, qu'à productivité primaire égale, la biomasse sera plus élevée dans les écosystèmes complexes, car dans ceux-ci l'utilisation de la productivité primaire s'effectuera avec un meilleur rendement, les espèces étant plus nombreuses et donc plus diversifiées dans leurs fonctions.

Il est de même facile à concevoir que plus la vie sera abondante et diversifiée, plus facilement s'effectueront au sein des sols les cycles naturels des divers éléments minéraux. La fertilité de ces sols s'en trouvera alors améliorée, pour autant que les caractéristiques physico-chimiques n'en soient pas limitantes ; encore qu'il est à considérer que la vie, tant par son abondance que par sa diversité, peut agir sur le maintien, et éventuellement l'amélioration, de la valeur des caractéristiques abiotiques du sol.

Le schéma suivant résume cet exposé de nos conceptions et doit nous aider à mieux comprendre ensuite l'action possible de l'homme vis-à-vis de la fertilité du sol.

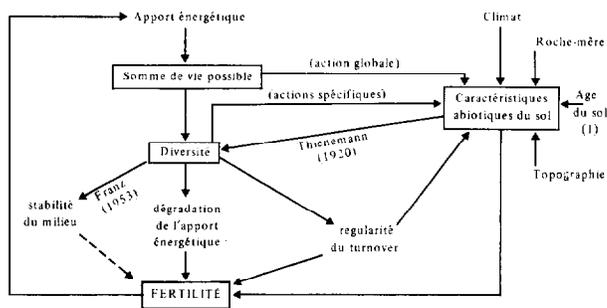


FIG. 2. — Abondance et diversité de la vie dans le sol.

La diversité peut s'exprimer mathématiquement : en fonction du nombre d'espèces et du nombre d'individus constituant la population (indice de WILLIAMS, 1951, valable seulement pour les sols fortement évolués, ou « mature »), en fonction du nombre d'individus de chaque espèce et du nombre d'individus constituant la population (SIMPSON, 1949) ou encore en fonction du nombre d'espèces et du nombre d'individus par espèce (MCINTOSH, 1967).

Les Microarthropodes sont couramment utilisés pour juger de la diversité des populations au sein d'un sol, mais c'est là un travail très long et très minutieux

(1) cf. BACHELIER (1971-II) pour le schéma de l'évolution du sol vers son climat.

réservé à des spécialistes. Nous pensons qu'il est néanmoins possible de se faire une idée de la diversité des Microarthropodes par la technique des inclusions massives ; technique que nous avons mise au point au laboratoire et qui fait l'objet d'une note technique dans ce même cahier.

ACTION DE L'HOMME SUR LE POTENTIEL DE FERTILITÉ DES SOLS

L'homme peut détruire les sols brutalement par le goudron et le ciment (plus de deux fois la surface de la France a été ainsi supprimée dans le monde), il peut aussi en favoriser l'érosion, notamment par le déboisement (20 millions de km² ont été ainsi perdus en un siècle), mais il peut aussi plus insidieusement contribuer à la dévalorisation de ses sols en les rendant plus ou moins abiotiques, ou même plus simplement en diminuant la diversité de leurs populations.

L'homme, poussé par sa croissance démographique (50 000 à 100 000 hommes de plus chaque jour, 7 milliards d'hommes en l'an 2 000 !) ne peut que modifier de plus en plus le milieu naturel pour en détourner à son profit le maximum de la productivité ; encore faut-il qu'il sache transformer ce milieu sans le détruire et l'exploiter tout en lui conservant sa fertilité.

L'homme crée des milieux dont la productivité peut lui servir directement (cultures) ou indirectement (pâturages et cultures industrielles). Il cherche aussi à utiliser au mieux les milieux dont la productivité ne sert pas directement à son alimentation (forêts). Mais, dans tous les cas, il faut que ses pratiques agricoles puissent maintenir élevé et diversifié le niveau biotique des divers écosystèmes pédologiques dont il tire profit.

L'action des engrais est à juger non seulement sur les bénéfices immédiats qu'ils peuvent procurer avec l'augmentation des récoltes, mais aussi sur l'évolution pédologique qu'ils peuvent entraîner à plus longue échéance ; leur action sur la vie du sol est notamment essentielle.

L'apport de nitrates, par exemple, accroît la productivité des cultures, mais il contrecarre la fixation biologique de l'azote atmosphérique effectuée naturellement dans le sol par diverses bactéries, plusieurs algues et de nombreux champignons (PRÉVOT, 1970). Dans les cas de trop forts épandages, les nitrates peuvent même rendre facilement toxiques les eaux des

rivières et des sources causant de nombreux ennuis, dont entre autres la méthémoglobinémie infantile (COMMONER, 1972).

Certains sols trop lourds ne peuvent digérer facilement les apports végétaux qui, enfouis mécaniquement, y déterminent des phénomènes de réduction éminemment nocifs, mais si ces sols, quand c'est possible, étaient progressivement rendus plus vivants et qu'une faune appropriée puisse y incorporer l'apport végétal en les travaillant et en les aérant, n'y aurait-il pas bénéfice ?

Quant aux insecticides, nématicides et autres pesticides, certains, dont en tout premier ceux qui les vendent, vont jusqu'à affirmer qu'il n'y aurait plus de culture possible sans eux, et que l'homme serait alors réduit à la famine.

Il est vrai qu'il serait parfois difficile maintenant d'obtenir une récolte valable sans ces produits. Mais, sans parler de l'entraînement plus ou moins lointain de nombre de ces poisons par les eaux et de leur concentration possible au long des chaînes biologiques (il existe maintenant du DDT dans la graisse des pingouins de l'Antarctique !), il faut aussi considérer que ces poisons détruisent plus ou moins la faune du sol et, à coup sûr, en bouleversent l'équilibre biologique.

La plante peut dans l'immédiat bénéficier de la lente minéralisation des cadavres de la faune, et évidemment voir ses parasites momentanément diminuer, mais les pesticides sélectionnent souvent des parasites de plus en plus résistants, et qui surtout ne trouvent plus dans le milieu leurs prédateurs naturels. Avec la diminution de la vie, se détériorent les caractéristiques physiques et chimiques des sols, diminue leur valence écologique, diminue la diversité de leurs populations et diminue en fin de compte leur résistance naturelle... leur « tamponnage » biologique, d'où la nécessité bien connue « d'augmenter les doses »... et c'est le cercle vicieux. La lutte biologique coûte cher et ne peut généralement être mise au point que par des services spécialisés, mais elle est toujours à rechercher.

Souvent d'ailleurs les fumures, quand elles sont équilibrées et appropriées au sol, suffisent, d'une part, à rendre la plante plus résistante et, d'autre part, à modifier l'équilibre du sol aux dépens de l'agent pathogène.

Ces quelques remarques ne veulent que rappeler la nécessité de juger toute action sur le sol non seulement en fonction du bénéfice immédiat qu'on peut en tirer,

mais aussi en fonction de ses conséquences plus ou moins lointaines sur la qualité du sol, et notamment son potentiel biotique. Là encore apparaît l'intérêt de disposer de techniques simples permettant de suivre l'évolution biologique des sols.

CHOIX DE QUELQUES TECHNIQUES SIMPLES CONCERNANT L'ACTIVITÉ BIOLOGIQUE ET RENTRANT DANS LE CADRE DE CETTE PUBLICATION

Nous ne pouvons dans ce dernier paragraphe que fournir quelques indications et remarques concernant diverses techniques, en renvoyant généralement pour leur mode opératoire à des publications antérieures.

Les divers auteurs ayant travaillé dans le domaine de ces techniques sont, pour la plupart, eux et leurs travaux, déjà cités dans ces publications. Nombre d'entre eux ont d'ailleurs, pour le besoins de leurs recherches, utilisé ou élaboré des techniques beaucoup plus perfectionnées que celles proposées ici.

Apport de litière et vitesse de minéralisation

La récolte sous forêt des retombées au sol en vue de leur pesée peut aisément s'effectuer dans des cadres en toile métallique d'au moins un mètre carré, munis d'un rebord d'environ 25 cm pour éviter les entraînements par le vent, et légèrement surélevés du sol pour éviter l'action immédiate des vers ou des termites. Elle peut aussi s'effectuer sur de grandes surfaces recouvertes d'un film de polyéthylène, en prévoyant l'écoulement des eaux.

L'évaluation de l'apport racinaire annuel est par contre plus délicat à réaliser (SCHURMAN et GOEDEWAAGEN, 1965 ; BONZON et PICARD, 1969 ; PICARD, 1969).

La vitesse de décomposition des matériaux végétaux peut être facilement suivie en disposant un poids connu de ces matériaux sur le sol préalablement nettoyé et égalisé, et en recouvrant ce dépôt d'une boîte sans fond pour éviter tout apport ou entraînement. Une comparaison avec le même poids de matériaux végétaux disposés à même le sol dans des filets en nylon (du genre filet à cheveux) est parfois intéressante à faire.

L'installation d'une station expérimentale en milieu naturel pour une étude intégrée d'Ecologie du sol a été publiée par LOSSAINT et RAPP en 1970.

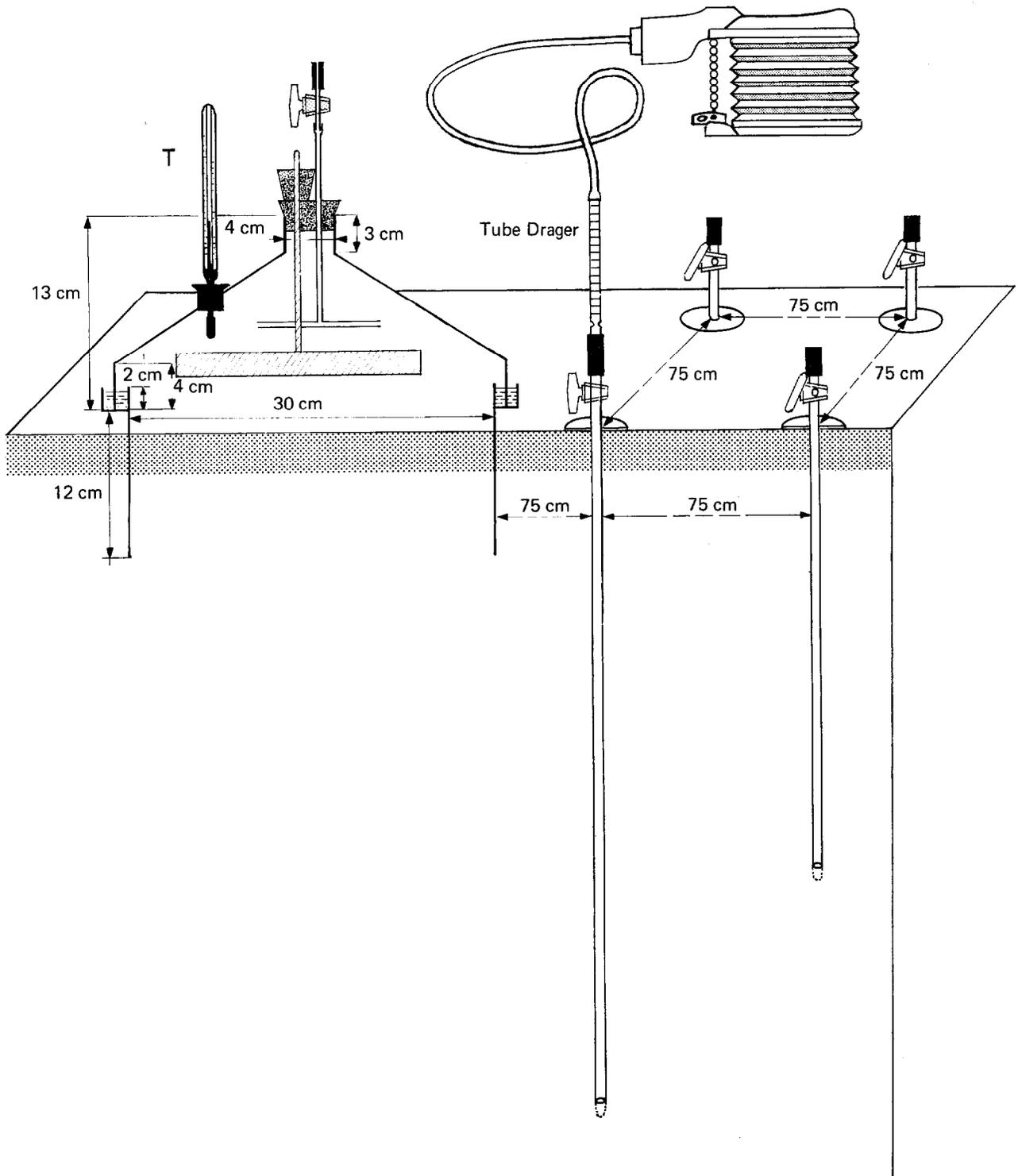


FIG. 3. — Schéma d'une installation simple destinée à la mesure *in situ* et à l'aide des tubes Drager du CO₂ dégagé par le sol et présent dans son atmosphère.

Dégagement de CO₂

1. *In situ* : Dégagement de CO₂ et atmosphère du sol

Nous avons brièvement résumé les diverses techniques de mesure du dégagement de CO₂ dans BACHELIER (1968 a). Nous dosions à l'époque le gaz carbonique dégagé dans la cloche de capture par l'ampoule de Koepf. Cette méthode de dosage de Koepf a été perfectionnée par BILLES en 1971, mais nous pensons maintenant que les tubes Drager offrent des possibilités beaucoup plus intéressantes que l'ampoule de Koepf et nous donnons sur la figure 3 le schéma d'une installation très simple destinée à mesurer *in situ*, tant le CO₂ dégagé par le sol, que celui présent dans son atmosphère (cf. pour l'atmosphère du sol, sa mesure et la mise en place des sondes de prélèvement BACHELIER 1968 b).

Pour le CO₂ dégagé dans la cloche de capture et dosé avec les tubes Drager gradués en % :

$$\text{mg CO}_2 \text{ p. m}^2 \text{ et h.} = \frac{(C-c) \times 1,964}{1+\alpha t} \times \frac{V}{100} \times \frac{60}{T} \times \frac{10\,000}{S}$$

avec C = teneur en CO₂ de l'air de la cloche de capture (en %)

c = teneur en CO₂ de l'air atmosphérique ($\approx 0,03$ %)

V = volume d'air emprisonné dans la cloche de capture (en ml)

S = surface de sol délimitée par l'anneau de la cloche (en cm²)

T = temps compris entre la mise en place de la cloche et le prélèvement de l'échantillon de gaz (en mn)

t = température de l'air dans la cloche de capture (en degrés centigrades) $\alpha \approx \frac{1}{273}$.

2. *En laboratoire*

Pour la réalisation du dosage en série du carbone minéralisable dans des bocaux d'un litre, se reporter à DOMMERMES (1960) et BACHELIER (1966).

Au cours de notre étude sur le carbone minéralisable des sols (BACHELIER, 1968 b), il nous est apparu qu'il était nécessaire, pour la mesure en récipient fermé du dégagement de CO₂, de ne comparer entre eux que des échantillons prélevés à la même saison et séchés d'une manière identique, c'est-à-dire à l'abri

du soleil, en faible épaisseur, et éventuellement, en pays humide, sous le vent modéré d'un ventilateur.

Il est bon, après séchage des échantillons, de les conserver dans une pièce fraîche à hygrométrie peu élevée et non exposée à des variations intempestives de température et d'humidité.

Il est enfin préférable d'effectuer les mesures sur échantillons séchés, après un même laps de temps d'environ deux à trois mois.

Absorption d'oxygène en flacon d'eau

L'application de cette technique aux sols avait été primitivement suggérée par DUCHE en 1958. Nous avons eu en 1960 l'occasion d'étudier cette technique (BACHELIER, 1960) et nous en avons donné un mode opératoire détaillé revu et corrigé dans BACHELIER, 1968 a - annexe 4.

Cette technique nous apparaît simple et intéressante.

Activité déshydrogénasique

Nous avons déjà eu dans le corps de cet article l'occasion d'exprimer de très sérieuses réserves concernant la mesure de l'activité déshydrogénasique du sol à l'aide du TTC.

Depuis l'étude bibliographique qu'en ont faite KISS et BOARU (1965), de nombreux auteurs ont continué à étudier cette technique, dont notamment THALMANN (1966) et KLEIN, LOH et GOULDING (1971).

Chaque auteur a sa méthode : l'un rajoute du calcaire, l'autre du glucose, un troisième aussi de la peptone. Certains travaillent en aérobiose, d'autres en anaérobiose, mais la plupart se contentent de recouvrir la terre avec la solution de TTC et de bien boucher le tube qui les contient. Pour le pH, les auteurs ont de même leurs préférences, mais la plupart s'accordent cependant pour un pH voisin de la neutralité ou même légèrement basique ; THALMANN (1966) amène ainsi la solution de TTC à un pH de 7,6 avec du tri-hydroxy-méthyl-amino-méthane.

Tous ces apports au sol (à l'exception, avons-nous vu, du TTC) doivent cependant en modifier fortement l'activité biologique naturelle, aussi préférons-nous personnellement nous en tenir à la méthode simple suivante :

10 g de sol tamisé à 2 mm, frais ou séché dans des conditions bien définies (cf. mesure du dégagement de CO₂ en laboratoire), sont mis dans un tube de centrifugeuse de 50 ml au contact de 10 ml d'une solution de T.T.C. à 0,5 %.

méthode, pour efficace qu'elle soit, n'est malheureusement pas facilement réalisable par le pédologue qui devra le plus souvent s'en tenir à la simple extraction au formol suivie d'un bêchage plus ou moins profond.

Pour une surface délimitée de 80 × 80 cm (ne pas oublier de multiplier les résultats par 1,562 pour les ramener au m²), il est nécessaire d'arroser le sol avec 5 l d'eau à 0,6 % de formol du commerce (soit 30 ml). Après 20 mn, recommencer avec cinq nouveaux litres d'eau formolée et attendre encore 10 mn. La surface du sol doit être protégée du soleil pendant l'extraction des vers. Diviser ceux-ci en 4 à 5 catégories de taille et les compter.

Il est à signaler que LAVELLE (1971) a constaté l'échec de la méthode d'extraction au formol dans des sols de Côte d'Ivoire ; échec dû, d'après l'auteur, à ce que les vers présents (Acanthodrilidae et Eudrilidae) ne faisaient pas de réseau de galeries bien défini.

Tous les comptages ou biomasses d'animaux doivent être ramenés au mètre carré sur une profondeur définie, et pour cela, il est absolument nécessaire de connaître l'humidité des échantillons et leur densité apparente. Cette possibilité de ramener les résultats à des surfaces et à des volumes devrait d'ailleurs aussi toujours exister pour les données chimiques.

Diversité des populations

— Indice α de Fischer (WILLIAMS, 1951)

Cet indice n'est utilisable que pour une répartition logarithmique des espèces à même nombre d'individus, et donc pour des sols très évolués, proches du pédoclimax.

$$S = \alpha \log_e \left(1 + \frac{\alpha}{N} \right)$$

S = le nombre des espèces

N = le nombre des individus

et avec deux volumes de sol S_2 et S_1 , dont l'un est double de l'autre.

$S_2 - S_1 = 0,69 \alpha$ (cf. pour détails BACHELIER, 1963).

— Indice de SIMPSON (1949)

$$D = \frac{N(N-1)}{\sum n(n-1)}$$

N = le nombre d'individus dans la population

n = le nombre d'individus de chaque espèce (variation de 1 à l'infini).

— Indice de MCINTOSH (1967)

$$\sqrt{\frac{s}{\sum_{i=1}^s n_i^2}}$$

S = le nombre des espèces

n = le nombre des individus de chaque espèce

n_i = une mesure individuelle

cf aussi BACHELIER (1973) - Technique d'extraction et d'inclusion globale des Microarthropodes du sol en vue d'en évaluer la diversité (notice technique publiée dans ce même cahier, XI, 1, 1973).

Manuscrit reçu au S.C.D. le 6 juin 1973.

BIBLIOGRAPHIE

AUSMUS (B.S.), 1971. — Adenosine triphosphate. A mesure of active microbial biomass. *Soil Biol. (Ass. Int. Sci. Sol-Comm. III)*, 14, pp. 8-9.

BACHELIER (G.), 1960. — Détermination biologique du pouvoir nutritif d'un sol par développement conditionné des microorganismes et dosage de l'oxygène qu'ils absorbent. *Agron. Trop.*, 5, pp. 525-542.

BACHELIER (G.), 1963. — *La Vie animale dans les sols*. Coll. Init. Doc. techn. n° 3, ORSTOM, Paris, 279 p.

BACHELIER (G.), 1966. — Dosage en série du carbone minéralisable (Notice technique) *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, IV, 2, pp. 99-101.

BACHELIER (G.), 1968a. — *Contribution à l'étude de la minéralisation du carbone des sols*. Mémoire ORSTOM, n° 30, Paris, 145 p.

BACHELIER (G.), 1968b. — Problèmes relatifs à l'atmosphère du sol et utilisation possible d'un détecteur de gaz pour la mesure de sa teneur en gaz carbonique. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, VI, 1, pp. 95-104.

Cah. ORSTOM, série Pédol., vol. XI, n° 1, 1973 : 65-77.

- BACHELIER (G.), 1971. — La vie animale dans les sols. I. Déterminisme de la faune des sols. II. Action de la faune dans l'évolution des sols considérés en tant qu'équilibres naturels. in « *La Vie dans les sols. Aspects nouveaux. Etudes expérimentales* ». Gauthiers Villars éd., Paris, pp. 1-43 et pp. 45-82.
- BACHELIER (G.), 1972. — *Etude expérimentale de l'action des animaux sur l'humification des matériaux végétaux. I. Premières expériences et conclusions préliminaires*. Coll. Trav. Doc. n° 14, ORSTOM, Paris, 175 p.
- BILLES (G.), 1971. — Améliorations techniques de la méthode de Koepf pour la mesure du dégagement du CO₂ des sols. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, VIII, 2, pp. 235-241.
- BONZON (B.), PICARD (D.), 1969. — Matériel et méthodes pour l'étude de la croissance et du développement en pleine terre des systèmes racinaires. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 9, pp. 3-18.
- BOUCHE (M.B.), 1969. — L'échantillonnage des peuplements d'Oligochètes terricoles. in : *Problèmes d'Ecologie : L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson éd., Paris, pp. 273-287.
- COMMONER (B.), 1972. — L'encerclement. Problèmes de survie en milieu terrestre. Ed. du Seuil, Paris, 304 p.
- DOMMERMUES (Y.), 1960. — La notion de coefficient de minéralisation du carbone dans les sols. Un exemple d'utilisation des techniques biologiques dans la caractérisation des types pédologiques. *Agron. Trop.*, 1, pp. 54-60.
- DOMMERMUES (Y.), 1968. — *La Biologie des Sols*. Coll. « Que sais-je ? », n° 399, Paris, 128 p.
- DUCHE (J.), 1958. — Sur une nouvelle méthode d'évaluation de l'humus en rapport avec la fertilité des sols. *C.R. Acad. Agr. Paris*, 44, pp. 667-669.
- FRANZ (H.), 1953. — Dauer und Wandel der Lebensgemeinschaften. *Schr. Ver. Verbr. naturw. Kenntn.*, Wien, Ber. 93. Vereinsjahr, pp. 27-45.
- GALSTYAN (A.Sh.), AVUNDZHIAN (Z.S.), 1970. — Dehydrogenases in the clay fraction of soils. *Soviet Soil Sci.*, 2, 6, pp. 721-723.
- GRAY (T.R.G.), WILLIAMS (S.T.), 1971. — *Soil Micro-organisms*. Univ. Rev. in Botany-2 ; Oliver & Boyd éd., Edinburgh, 240 p.
- KERMARREC (A.), BERGE (J.B.), 1972. — Méthodes d'estimation des populations de nématodes des sols et des racines. *Bull. Soc. Ecologie*, III, 2, pp. 151-169.
- KISS (S.), BOARU (M.), 1965. — Méthodes pour la détermination de l'activité déshydrogénasique. in : *Symposium on methods in Soil Biol.* (Bucarest), pp. 137-143.
- KLEIN (D.A.), LOH (T.C.), GOULDING (R.L.), 1973. — A rapid procedure to evaluate the dehydrogenase activity of soils low in organic matter. *Soil Biol. and Biochemistry*, 3, 4, pp. 385-387.
- LAVELLE (P.), 1971. — Etude démographique et dynamique des populations de *Millsonia anomala* (Acanthodrilidae-Oligochètes). Thèse, Paris, 19 avril 1971, 88 p.
- LOSSAINT (P.), RAPP (M.), 1970. — Un exemple d'installation d'une station expérimentale en milieu naturel pour une étude intégrée d'Ecologie du sol. in « *Méthodes d'Etude de l'Ecologie du Sol* ». UNESCO, Paris, pp. 81-89.
- McINTOSH (R.P.), 1967. — An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology*, 48, 3, pp. 392-404.
- MALDAGUE (M.E.), 1970. — *Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers*. Inst. Nat. pour l'Etude Agr. du Congo (I.N.E.A.C.), (Rép. Dém. Congo). Publ. Ser. sci. n° 112 Bruxelles, 245 p.
- MARGALEF (R.), 1969. — Diversity and Stability : A practical Proposal and a Model of Interdependence. in : « *Diversity and Stability in Ecological Systems* » Brookheven Symposia in Biology, Brookheven Nat. Lab. (Upton, New York 11973), n° 22, pp. 25-37.
- ODUM (E.P.), 1959. — *Fundamentals of Ecology*, 2^e éd. W.B. Saunders Co., Philadelphia, XVII, 546 p.
- ODUM (E.P.), 1960. — Organic production and turnover in old field succession. *Ecology*, 41, pp. 34-49.
- PICARD (D.), 1969. — Comparaison de deux techniques de prélèvement d'échantillons de racines. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, Paris, 9, pp. 19-31.
- PREVOT (A.R.), 1970. — *Humus, Biogenèse, Biochimie, Biologie*. Ed. de la Tourelle, St-Mandé, 344 pages.
- SCHURMAN (J.J.), GOEDEWAAGEN (M.A.J.), 1965. — *Methods for the examination of root systems and roots*. Centre for Agr. Publ. and Doc., Wageningen, 86 p.
- SIMPSON (E.H.), 1949. — Measurement of Diversity. *Nature (Lond.)*, 163, p. 688.
- STEVENSON (I.L.), 1959. — Dehydrogenase activity in soils. *Can J. Microbiol.*, 5, 2, pp. 299-235.
- STOTZKY (G.), 1965. — Microbial respiration. in : « *Methods of soil analysis* » 2^e partie : Chemical and microbiological properties. *Agronomy*, C.A. Black éd., n° 9, Amer. Soc. Agron., Madison Wisconsin, pp. 1550-1572.
- THALMANN (A.), 1966. — Zur Bestimmung der Dehydrogenaseaktivität im Boden Mittels T.T.C. (Triphenyltetrazoliumchlorid). *Soil Biol.* (Ass. Int. Sci. Sol - Comm. III), n° 6,, pp. 46-47.
- THIENEMANN (A.), 1920. — Die Grundlagen der Biocoenotik und faunistische Prinzipien. *Festschr. f. Zschokke.*, IV, pp. 1-14.
- TOROSSIAN (C.), PEPPONNET (F.), 1968. — *Rôle de Formica polyctena* Forst. dans le maintien des équilibres biologiques forestiers des forêts de feuillus du plateau du Lannemezan. *Ann. Epiphyties*, 19, 1, pp. 97-111.
- WILLIAMS (C.B.), 1951. — Diversity as a measurable character of an animal or plant population. *L'année biologique*, 3^e série, 27, 2, pp. 129-141.
- ZIMKA (J.), 1966. — The predacity of the field frog (*Rana arvalis*, Nilson) and food levels in communities of soil macrofauna of forest habitats. *Ekologia Polska*, sér. A, XIV, 30, pp. 589-605.