

LA JACHÈRE ET LE FONCTIONNEMENT DES SOLS TROPICAUX : RÔLE DE L'ACTIVITÉ BIOLOGIQUE ET DES MATIÈRES ORGANIQUES

QUELQUES ÉLÉMENTS DE RÉFLEXION

Christian FELLER¹, Patrick LAVELLE², Alain ALBRECHT³ et Bernard NICOLARDOT⁴

RÉSUMÉ

La mise en jachère après culture induit une forte modification de l'activité biologique et des niveaux de restitution organique au sol. Il en résulte une modification du fonctionnement du sol : organisation des constituants, cycles bio-géochimiques et dynamique de l'eau. Quelques-uns de ces aspects sont illustrés à partir d'exemples choisis en Afrique de l'Ouest et aux Antilles : stockage et dynamique (C, N) des matières organiques, activité de la macro-faune des sols, propriétés physiques des horizons de surface. L'accent est mis sur l'analyse des interactions bio-organo-minérales et sur l'effet possible du raccourcissement des jachères.

Mots-clés : Matière organique des sols, activité faunique, minéralisation C et N, propriétés physiques, raccourcissement des jachères.

ABSTRACT : FOLLOWING AND FUNCTIONING OF TROPICAL SOILS. ROLE OF BIOLOGICAL ACTIVITY AND ORGANIC MATTER. SOME ELEMENTS FOR STUDY

Fallowing after cultivation induces a high modification in biological activity and in the levels of organic restitution to the soil. It brings about a modification in the functioning of the soil : distribution of the constituents, bio-geochemical cycles and water dynamics. Some of these aspects are illustrated through examples from the West Indies and the West Africa : storage and dynamics of organic matter (C,N), activity of the soil macro-fauna, physical properties of surface horizons. The authors emphasize the analysis of bio-organo-mineral interactions and the possible effect of a fallow shortening .

Key words : soil organic matter, activity of micro-organisms, C and N mineralization, physical properties, shortening of fallows.

¹ ORSTOM, Laboratoire d'étude du Comportement des Sols Cultivés, BP 5045, 34032 Montpellier, CEDEX

² E.N.S., CNRS-URA 258, Laboratoire d'Ecologie, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris, CEDEX 05

³ ORSTOM, Laboratoire Matière Organique des Sols Tropicaux, BP 8006, 97259, Fort de France, Martinique, CEDEX

⁴ INRA, Laboratoire de Microbiologie des Sols, B.V 1540, 21034 Dijon, CEDEX

INTRODUCTION

Les fonctions de la jachère, dans ce que l'on peut appeler des "systèmes de culture à jachère" et en attribuant au terme "jachère" la définition qui en a été donnée par SEBILLOTTE (1976), sont multiples et font l'objet de cet atelier. En tant que pédologues et biologistes du sol, nous ne débattons pas dans cet article de l'intérêt agronomique de la jachère (type, mode de gestion, durée de la jachère et effets sur la productivité végétale), mais nous souhaitons simplement fournir quelques éléments de réflexion sur les approches que l'on pourrait envisager en matière de recherche pour l'étude des effets de la jachère sur les propriétés et le fonctionnement des sols tropicaux. Cette réflexion se situe donc résolument en aval des thématiques des recherches agronomiques qui se dégageront lors de cet atelier. Dans les sols tropicaux, et en particulier pour les sols ferrugineux et ferrallitiques largement représentés en Afrique de l'Ouest, les relations entre les teneurs en matière organique (MO) et de nombreuses autres propriétés édaphiques (physiques, chimiques et biologiques) sont si étroites (FELLER *et al.*, 1991a) qu'une première approche de l'effet des jachères sur les propriétés des sols passe en priorité par des recherches sur :

- la dynamique des matières organiques des sols ;
- l'activité biologique au cours des différentes phases du cycle culture-jachère ;
- les interactions bio-organo-minérales qui en résultent et les incidences agro-écologiques que l'on peut en espérer.

Notre exposé sera donc centré sur ces trois aspects. On ne s'intéressera ici qu'à des situations aux températures moyennes annuelles supérieures à 21°C (exclusion des tropiques d'altitude), à érosion limitée, et à des sols ferrugineux, ferrallitiques et vertisols non gravillonnaires, non carbonatés et non hydromorphes dans les horizons de surface. Les exemples sont choisis essentiellement en Afrique de l'Ouest et aux Antilles.

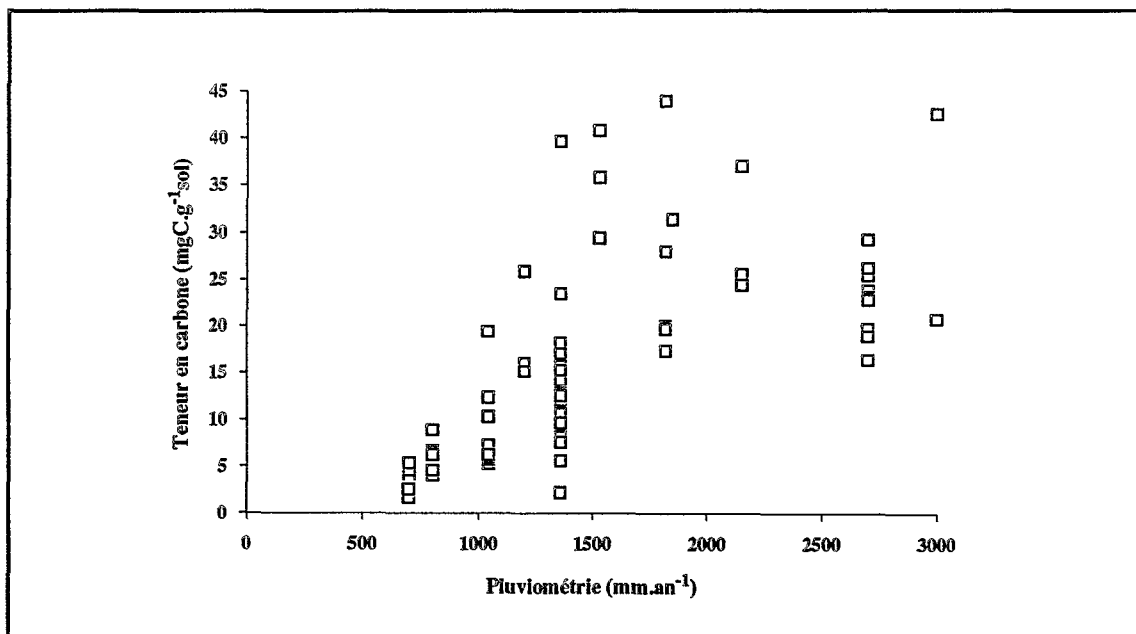


Figure 1 a : Relation teneur en carbone-pluviométrie moyenne annuelle.

Horizons 0-10 cm. Situations d'Afrique de l'Ouest, des Petites Antilles et du Brésil.

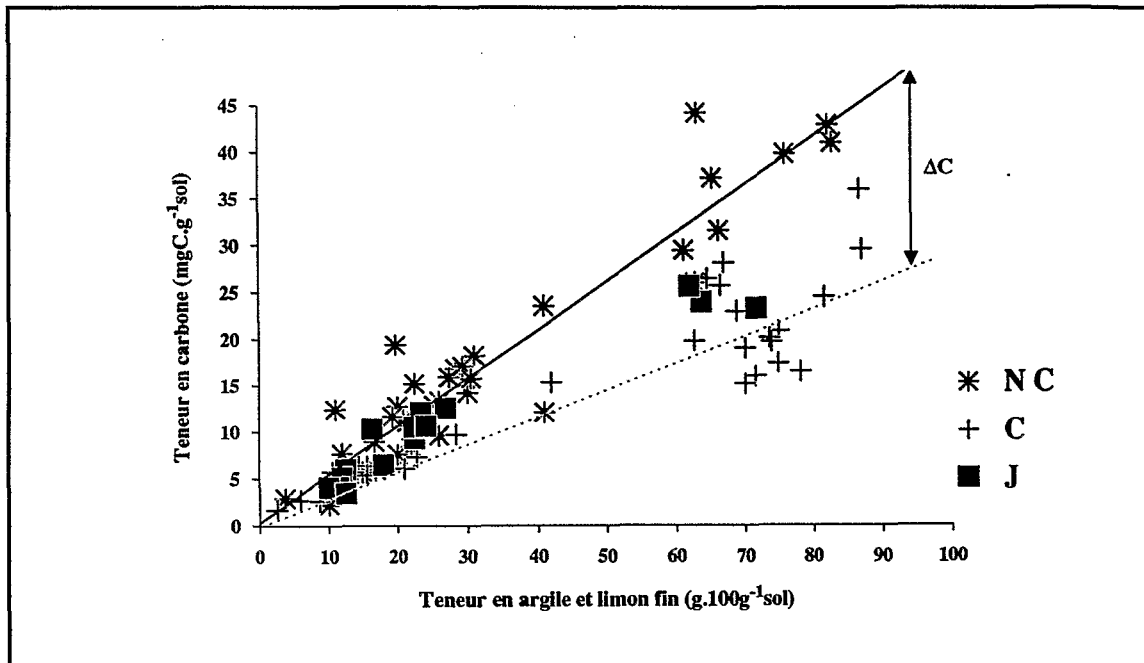


Figure 1b : Relation teneur en carbone-teneur en argile + limon fin (0-20 μm).

Abréviations : NC = non cultivé (forêt, savane, jachère > 10 ans, prairies > 10 ans) ; C = cultures annuelles (avec durées jachères inférieures à 5 ans) ; J = jachères (durées comprises entre 5 ans et 10 ans).

LA JACHÈRE ET LA DYNAMIQUE DES MATIÈRES ORGANIQUES (C, N) DES SOLS

La jachère et les teneurs en matière organique des horizons de surface

De manière générale, de nombreux paramètres interfèrent dans la détermination du niveau des stocks organiques d'un sol tel que : le climat (température, pluviométrie), la végétation native (déterminée elle aussi par le climat), la nature des sols (texture, minéralogie, hydromorphie), leur position dans le paysage (possibilité d'érosion), leur mode de gestion (JENNY *et al.*, 1948 ; LAUDELOUT *et al.*, 1960 ; CHARREAU et NICOU, 1971 ; JONES, 1973 ; ROOSE, 1977 et THENG *et al.*, 1989, par ex.) et l'activité de leur macrofaune (invertébrés d'une taille supérieure à 2 mm) (LAVELLE, 1987 ; MARTIN, 1991).

Pour les situations qui nous intéressent (FELLER *et al.*, 1991a), la température moyenne annuelle est élevée et relativement constante, de 25 à 29°C. Or, des travaux de LAUDELOUT *et al.* (1960), il ressort que l'effet de la température ne s'exprime nettement sur les niveaux des stocks organiques des sols que pour les tropiques d'altitude, lorsque les températures moyennes sont inférieures à 18-20°C. La température n'est donc pas un facteur important de différenciation des stocks organiques des sols pour les différentes situations considérées ici.

La relation entre pluviométrie et teneur en carbone des horizons 0-10 cm est présentée sur la figure 1a (situations d'Afrique de l'Ouest, des Antilles et du Brésil). On constate que la liaison entre ces deux grandeurs

est faible malgré les très fortes variations pluviométriques considérées. Ainsi, pour une situation du Nord de la Côte-d'Ivoire (HYPERBAV, 1990), on retrouve sous la même pluviométrie ($P = 1340$ mm), et au seul niveau d'un petit bassin versant, toute l'étendue des variations des teneurs en carbone observées pour l'ensemble des situations.

Par contre, il existe une relation étroite (figure 1b) entre teneur en carbone et texture -argile et limon fin- ($r^2 = 0,801$; $n = 59$). La corrélation n'est pas notablement améliorée ($r^2 = 0,805$; $n = 59$) si l'on considère la régression multiple entre teneur en carbone, éléments fins (0-20 μm %) et pluviométrie (P mm). Dans ce dernier cas, on obtient l'équation :

$$C (\text{mg.g}^{-1}\text{sol}) = 0,47 (0-20 \mu\text{m} \%) + 0,002 (P \text{ mm}) - 1,74$$

Ces résultats vont dans le même sens que ceux trouvés par PERRAUD (1971) pour la Côte-d'Ivoire, JONES (1973) pour l'Afrique de l'Ouest et LEPSCH *et al.* (1982) pour le Brésil.

L'effet de la mise en culture est mis en évidence sur la figure 1b. On distingue les sols "cultivés" C, (sans jachère supérieure à 5 ans et sans amendement organique), les sols (avec jachères, J, comprises entre 5 et 10 ans) et les sols "non cultivés" NC (forêts, savanes ou jachères de longue durée supérieure à 10 ans). On constate que :

- les variations de teneurs en carbone (ΔC) selon le mode d'occupation du sol sont d'autant plus importantes que les sols sont plus argileux ;
- les diminutions des teneurs en carbone avec la mise en culture représentent en moyenne de 30 à 40 % du stock des sols "non cultivés";
- des variations notables de teneurs en carbone des horizons de surface par un "effet jachère" n'apparaissent que pour des durées de jachères continues d'environ 5 ans, en accord avec de nombreux travaux sur ce sujet.

En conclusion :

- sur un plan méthodologique, dans toute étude comparative sur le rôle des jachères dans l'amélioration des stocks organiques des sols, on devra être particulièrement attentif à comparer des situations très proches du point de vue de la texture ;
- sur un plan agro-pédologique, on ne peut espérer modifier notablement les stocks organiques des sols par des jachères continues de moins de 5 ans. **Est-ce à dire que des jachères à durée courte (< 5 ans) n'ont pas, ou peu, d'influence sur les interactions organo-minérales ou bio-organo-minérales ?** En fait, on dispose actuellement de relativement peu d'études, en milieu tropical, sur l'effet de faibles variations des teneurs en matières organiques totales d'un horizon sur les processus rapides tels que les cycles de minéralisation - immobilisation de l'azote, les transferts de nutriments minéraux vers des formes assimilables ou les modifications de l'organisation des constituants du sol (agrégation, pellicules superficielles, prise en masse, etc.).

Tout un champ de recherche est donc ouvert qui vise :

- à mieux identifier les formes de matière organique du sol susceptibles de variations rapides (de 0 à 5 ans) à la suite de diverses pratiques culturales ;
- à étudier l'effet des variations observées sur les processus précités.

Ceci nous conduit à faire le point sur les connaissances actuelles en matière de dynamique de la matière organique dans les sols tropicaux pour essayer ensuite de poser un premier diagnostic sur l'intérêt des jachères de courte durée.

Dynamique des matières organiques dans les sols tropicaux. Que peut-on attendre de jachères de courte durée ?

Recherche de compartiments organiques à "turn-over" rapide

Depuis plus de cent ans, de nombreuses études de caractérisation de la matière organique sont menées à partir de fractionnements chimiques (extractions ou hydrolyses à l'aide de réactifs acides ou alcalins) qui ont présenté un certain intérêt dans les études de base de pédogenèse (THOMANN, 1964 ; PERRAUD, 1971) mais qui ont eu peu d'applications réellement intéressantes dans les domaines de l'agro-pédologie.

Ceci est probablement dû aux raisons suivantes :

- les substances extraites par voie acido-alcaline (composés humiques) ont un *turn-over* généralement lent (ANDERSON et PAUL, 1984) et ne sont donc probablement pas, ou peu, impliquées dans les processus à court terme qui concernent souvent les situations cultivées ;
- les fonctions de ces compartiments chimiques par rapport aux processus édaphiques majeurs (agrégation, minéralisation, propriétés de surface, etc.) ne sont pas clairement établies malgré l'importance qui a été accordée à ce type d'approche de la matière organique.

C'est pourquoi, depuis environ 20 ans, de plus en plus de recherches sur la matière organique des sols sont basées sur une approche différente, de nature physique (granulométrie ou granulo-densimétrie). Effectivement, en première approximation (FELLER *et al.*, 1991b), il est possible, par de simples granulométries de l'échantillon de sol dans l'eau, de séparer trois types de matières organiques :

- une "fraction débris végétaux", constituée principalement de fragments figurés végétaux, plus ou moins identifiables et à divers degrés de décomposition. Ces débris ont une taille supérieure à 20 μm (fraction 20-2000 μm) et un rapport C/N généralement supérieur à 15 ;
- une "fraction organo-argileuse" (0-2 μm), constituée principalement d'une matière organique "amorphe" (intimement associée aux argiles), ainsi que de débris et métabolites bactériens (FELLER *et al.*, 1991c). Le rapport C/N est généralement inférieur à 10 ;
- un "complexe organo-limoneux" (2-20 μm) dont les caractéristiques sont intermédiaires entre celles des débris-végétaux et de la fraction organo-argileuse : association de matières organiques à caractères figurés végétal et fongique et de micro-agrégats organo-limono-argileux. Le rapport C/N est généralement compris entre 10 et 15 exprimant le caractère plutôt "figuré" (C/N proche de 15) ou plutôt "amorphe" (C/N proche de 10) de la fraction.

Les proportions relatives de ces trois fractions dans la matière organique des sols sont essentiellement dépendantes de la texture et du système de culture (FELLER *et al.*, 1991b).

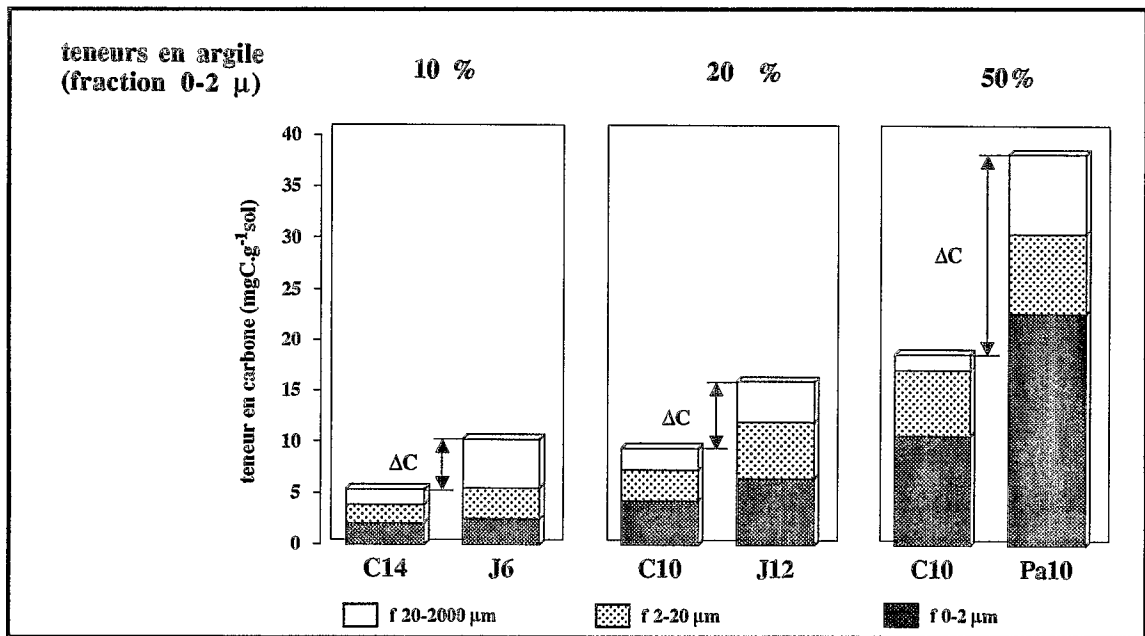


Figure 2 a : Teneurs en carbone des sols et des fractions granulométriques ($\text{mg C.g}^{-1} \text{ sol}$).

Horizons 0-10 cm. Situations sous cultures (C), jachères (J) ou prairies (Pa). (Ex. : C10 = parcelle cultivée depuis 10 ans, J6 = jachère de 6 ans après C10).

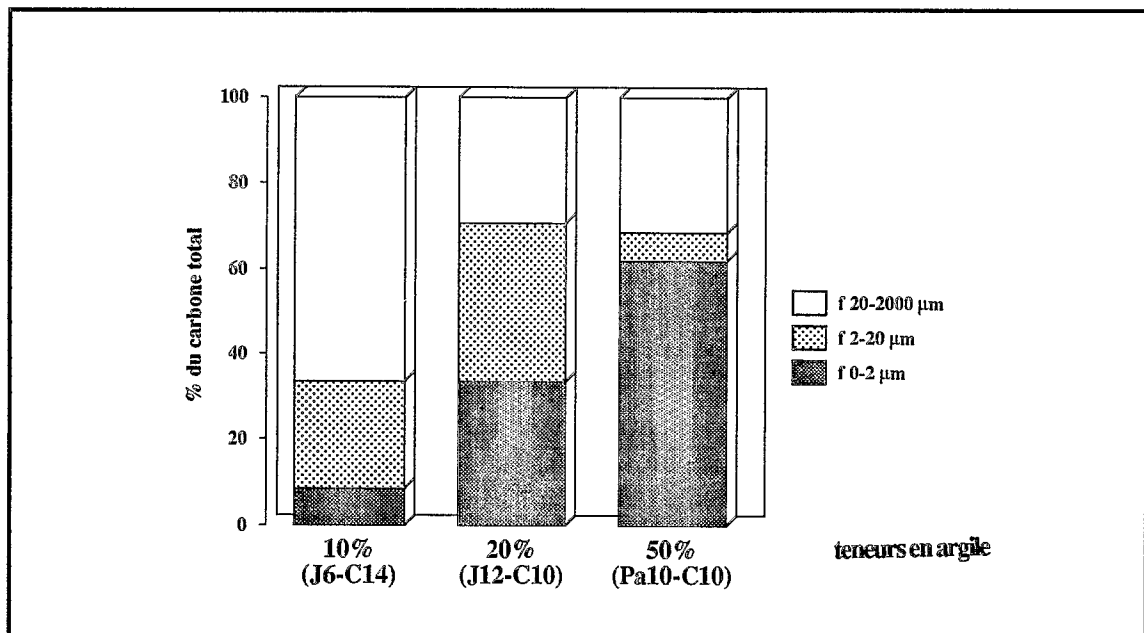


Figure 2 b : Participation relative (en %) de chaque fraction à l'accroissement des teneurs en carbone (ΔC) après jachère (J6 - C14 ou J12 - C10) ou prairies (Pa 10 - C10).

Depuis quelques années, il est possible d'étudier, *in situ* (sans enfouissement artificiel marqué ou non par des isotopes enrichis) et dans des situations bien particulières (successions de végétation de type C3-C4 ou C4-C3) les *turn-over* de la matière organique totale ou de ses fractions, à l'aide du traceur ^{13}C en abondance naturelle (CERRI et al., 1985 ; BALESSENT et al., 1987 et 1988 ; MARTIN *et al.*, 1990 ; DESJARDINS, 1991).

De ces premiers travaux, et pour les systèmes à l'équilibre (entrées MO = sorties MO), il ressort très nettement, que les débris végétaux grossiers (> 50 ou > 200 μm) représentent la fraction au *turn-over* le plus élevé (0 à 10 ans) tandis que les matières organiques associées aux limons et argiles ont des *turn-over* beaucoup plus lents (> 40 ans). Toutefois, dans certains sols tempérés, les matières organiques associées aux argiles fines (BALESSENT *et al.*, 1987 ; ANDERSON et PAUL, 1984) montrent un *turn-over* intermédiaire.

Par ailleurs, nous avons appliqué le fractionnement granulométrique, pour l'étude de la matière organique, à divers types de sols et sous divers agrosystèmes tropicaux (FELLER, 1988 ; FELLER *et al.*, 1991a). Nous ne rapportons ici que les résultats obtenus pour des successions de cultures annuelles de longue durée suivies de jachères ou de prairies.

Trois situations sur sols ferrallitiques sont considérées selon la teneur en argile de l'horizon de surface (figure 2) : 10 % (à Davié au Sud Togo, POSS 1991), 20 % (à Booro-Borotou dans le Nord de la Côte-d'Ivoire, HYPERBAV 1990), 50 % (en Guadeloupe, ALBRECHT *et al.*, 1988). On notera simplement que :

- l'augmentation des teneurs en carbone (ΔC) par des jachères de 6 et 12 ans (J6, J12) ou par une prairie de 10 ans, après cultures annuelles de longue durée (C14, C10 et C10) est d'autant plus importante que le sol est plus argileux (figure 2a) ;
- les débris végétaux (fraction 20-2000 μm) participent de façon importante aux variations globales du stock organique, leur participation relative étant d'autant plus élevée que le sol est plus sableux (figure 2b).

En conclusion, nous retiendrons que, pour des durées de jachère d'environ 5 ans, et en particulier pour les sols de l'Afrique de l'Ouest, aux horizons de surface à texture grossière, une part importante des variations des teneurs en matière organique est due à la fraction "débris végétaux", fraction qui présente d'ailleurs un *turn-over* rapide (études avec ^{13}C).

Des recherches sur les effets des jachères de courte durée sur les propriétés des sols d'Afrique de l'Ouest devront donc s'attacher à étudier plus particulièrement la dynamique de cette fraction, constituée en grande partie de débris racinaires. En s'appuyant, par exemple, sur des données fournies par PIERI (1989, pp. 184-185) sur les biomasses racinaires du système mil-arachide (tableau I), on peut s'attendre, en effet, à des variations importantes, et sur de courtes durées, des teneurs en matières organiques des débris végétaux du sol. Par contre pour les sols à texture plus fine, des recherches sont nécessaires sur les formes de matière organique labile associées aux éléments fins du sol (0-20 μm).

Tableau I : Biomasses racinaires du mil, de l'arachide et de jachères herbacées de 1, 2 et 10 ans au Sénégal. Horizon 0-30 cm. (Source : PIERI, 1989)

| MIL | ARACHIDE (kg/ha/an) | JACHERE 1 AN (kg/ha/an) | JACHERE 1-2 ANS* (kg/ha) | JACHERE 10 ANS (kg/ha) |
|-----|------------------------|----------------------------|-----------------------------|---------------------------|
| 400 | 350 | 2140 | 2070(*) | 2840 |

(*) - Valeur moyenne de 20 situations (CHARREAU et NICOU, 1971)

Conséquences sur les cycles bio-géochimiques. Exemple de la minéralisation de l'azote

Nous ne développerons que très succinctement cet aspect pour simplement fournir quelques voies de recherche possible.

Le postulat initial est le suivant : tout élément nutritif (minéral ou organique) associé à la matière organique du sol sera d'autant plus vite libéré dans le milieu, et donc disponible pour la plante ou les micro-organismes, qu'il est associé à une fraction organique à *turn-over* rapide. Nous prendrons l'exemple de la minéralisation de l'azote.

Les variations interannuelles des stocks d'azote au cours de différentes phases d'un système de culture suivent, en première approximation, celles du stock de carbone. L'"effet jachère" sur le stockage d'azote organique dans le sol suivra donc la même tendance, à moyen et long terme, que celle du carbone.

Par contre, pour les jachères de courte durée, on sera amené à s'intéresser au cycle interne minéralisation-immobilisation, en relation avec les quantités relatives d'azote stockées dans les différentes fractions granulométriques du sol et leur potentiel de minéralisation. Des résultats récents d'ABBADIE *et al.* (1992), dans le cas de sols sableux sous savane (Lamto - Côte-d'Ivoire), obtenus à partir de traçages ^{15}N en abondance naturelle, semblent bien indiquer une utilisation préférentielle par la plante de l'azote provenant des débris végétaux du sol. Les travaux de BLONDEL (1971) sur la minéralisation des "matières organiques libres" dans des sols sableux du Sénégal allaient déjà dans le même sens.

Enfin, nous rapportons ci-dessous des résultats (en cours de rédaction) de FELLER et NICOLARDOT concernant la minéralisation à court terme du carbone et de l'azote des différentes fractions granulométriques d'un sol ferrugineux sableux peu lessivé (nommé S, sol "Dior", Sénégal) et d'un sol faiblement ferrallitique argileux (nommé A, ferrisol, Martinique). L'expérience consiste en incubations aérobies (28°C, 28 jours) des fractions granulométriques 20-2000 μm , 2-20 μm , et 0-2 μm séparées selon FELLER *et al.* (1991b). C-CO₂ (Cm) total dégagé, et N minéralisé (Nm) à 28 jours sont dosés selon NICOLARDOT (1988). Sur la figure 3, on présente la participation absolue ($\mu\text{g/g}$ sol) ou relative (%) de chaque fraction au total de C ou N minéralisés⁵. On constate que :

- Cm et Nm, en valeurs absolues (figure 3a), sont beaucoup plus faibles pour le sol sableux (pauvre en matière organique) que pour le sol argileux (riche en matière organique) ;
- la participation relative (figure 3b) de la fraction 20-2000 μm est beaucoup plus forte pour le sol sableux que pour le sol argileux. L'effet inverse est observé pour la fraction 0-2 μm .

Ces résultats confirment à l'échelle du mois (ou de la saison de culture) les dynamiques observées à l'échelle pluriannuelle (cf. ci-dessus), à savoir le rôle bio-géochimique essentiel joué par la fraction "débris végétaux" (20-2000 μm) dans le sol à texture grossière, et par la fraction organo-argileuse dans le sol à texture fine. Ceci confirme et élargit les résultats déjà cités de BLONDEL (1971) et ABBADIE *et al.* (1991) obtenus à partir de sols sableux.

⁵ Par rapport au sol total non fractionné (Cm et Nm = 100), la somme des fractions représente : pour Cm, 83 et 78 % respectivement pour les sols S et A ; pour Nm, 43 et 84 % respectivement pour les sols S et A. Les défauts de bilan peuvent être dus à C et N solubilisés au cours du fractionnement, et non dosés.

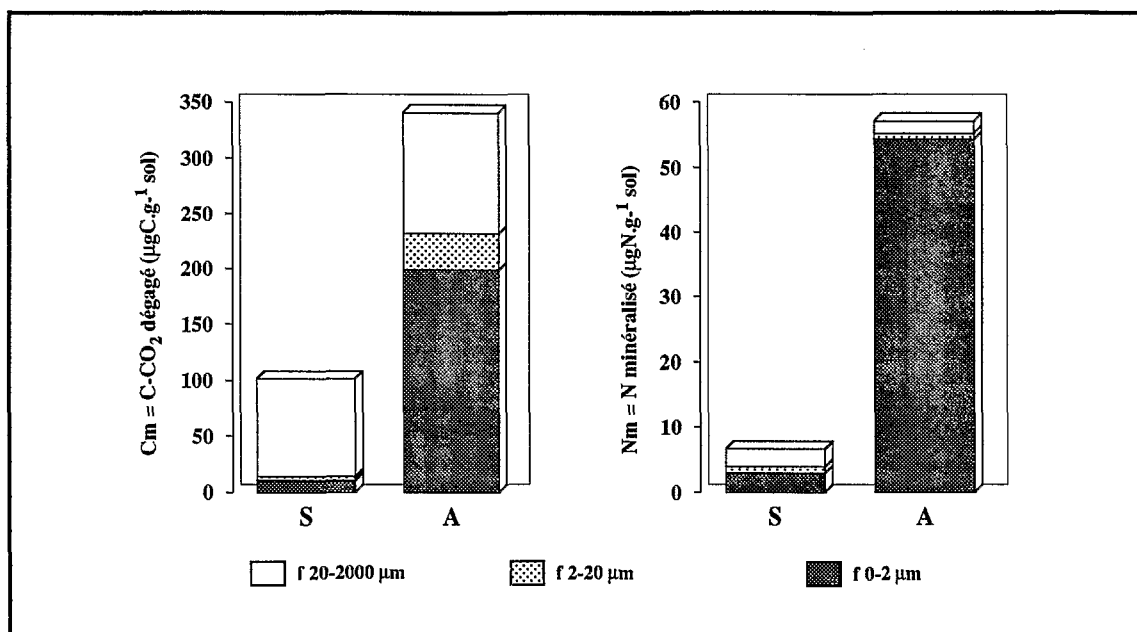


Figure 3 a : Teneurs en carbone (Cm) et azote (Nm) minéralisés à partir des fractions granulométriques ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ somme des fractions). Horizons 0-20 cm. S = sol sableux (sol "Dior", Sénégal), A = sol argileux (ferrisol, Martinique).

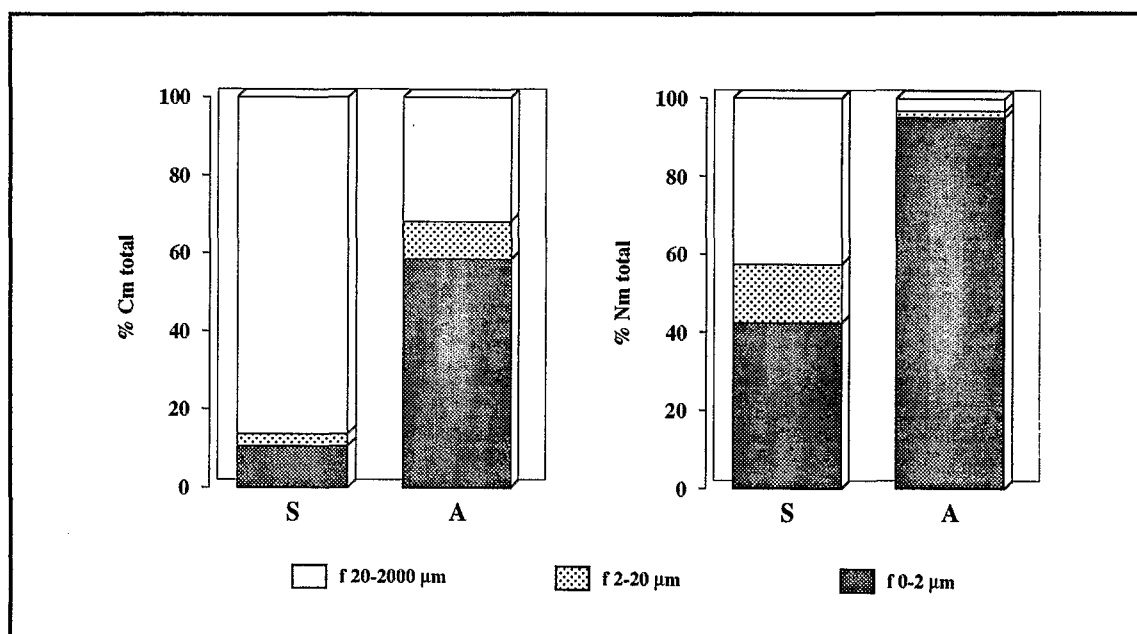


Figure 3 b : Participation relative (en %) de chaque fraction au carbone (Cm) et à l'azote (Nm) totaux minéralisés (calculés à partir de la somme des fractions).

On sait que la biomasse microbienne et ses métabolites récents ont un *turn-over* rapide et représentent une fraction importante à court terme de C et N minéralisés dans les sols tropicaux (DUXBURY *et al.*, 1989). Cette observation associée aux résultats ci-dessus (forte participation de la fraction organo-argileuse à la minéralisation de C et N dans les sols argileux) conduit à s'interroger sur la localisation (débris végétaux et/ou colloïdes minéraux) de la microflore bactérienne dans les fractions granulométriques du sol. Les travaux en cours de CHOTTE *et al.* (1992, et non publiés) sur un vertisol de la Martinique indiqueraient une localisation importante de la biomasse microbienne au sein des argiles. Ces types de recherches fondamentales doivent être poursuivies.

De cet ensemble de données, on peut penser, surtout pour les sols sableux et les agro-systèmes à faibles niveaux d'intrants, que des précédents de jachères de courte durée (1 à 2 ans) exercent un effet non négligeable sur la nutrition azotée de la culture suivante⁶. Cet effet serait plus difficilement perceptible pour des sols aux horizons de surface sablo-argileux à argilo-sableux.

LA JACHÈRE ET LA MACROFAUNE DES SOLS

Le premier novembre 1837, DARWIN faisait une communication devant la Société Géologique de Londres par laquelle il montrait l'importance des vers de terre dans la formation de la "terre végétale", importance telle, selon l'auteur, que la locution "terre animale" devrait plutôt être utilisée. Mais c'est son célèbre ouvrage paru en 1881 (DARWIN, 1897), regorgeant de très nombreuses observations et données quantitatives, qui ouvrent, avec les travaux du forestier danois MÜLLER (1889), puis de l'agronome allemand WOLLNY (1902), l'ère des recherches sur la faune des sols. Depuis, de nombreux travaux sur la faune des sols tropicaux ont confirmé que celle-ci exerce un rôle important sur la pédogenèse et les propriétés édaphiques à travers ses effets sur la décomposition des matières organiques, la concentration et le stockage des nutriments, la redistribution et l'organisation des constituants organiques et minéraux du sol (ESCHENBRENNER, 1986 ; GARNIER-SILLAM, 1987 ; LAVELLE, 1987).

En milieu tropical, ce sont surtout les vers de terre et les termites, et, à un degré moindre, les fourmis et les gros arthropodes de la litière (myriapodes, coléoptères, isopodes) qui exercent un rôle prépondérant sur les propriétés et le fonctionnement des sols car, à la différence des animaux plus petits de la mésofaune (collembolles, acariens, *enthytraeidae*) ils sont capables, tels des "ingénieurs du sol" (STORK et EGGLETON, 1992), "d'aménager" le milieu.

Avant de tenter d'analyser l'effet possible des cultures et des jachères sur les populations fauniques, leur dynamique et leur activité, il nous paraît important de rapporter quelques données générales concernant l'effet des activités fauniques sur les propriétés des sols tropicaux.

⁶ Cet effet sera fonction, bien sûr, des quantités d'azote stockées dans le système racinaire de la culture précédente.

Macrofaune et propriétés générales des sols tropicaux

Les termites

Chez les termites, il est usuel de distinguer les termites **anéciques** (les *macrotermitinae* cultivateurs de champignons et les fourrageurs) qui édifient des constructions spectaculaires à la surface du sol et les termites "**humivores**", plutôt endogés, qui occupent des nids diffus dans le sol et se nourrissent de matières organiques mélangées à la terre. Chacun de ces groupes exerce des effets notables sur la redistribution des constituants organiques et minéraux du sol, l'agrégation et la macroporosité.

Sur le plan chimique, on a souvent rapporté la plus grande richesse, relativement au sol environnant, des matériaux récemment remaniés par les termites (LEE et WOOD, 1971 ; ROOSE, 1976 ; LEPRUN et ROY NOEL, 1977 ; ESCHENBRENNER, 1986 ; GARNIER-SILLAM, 1987 ; SPAIN et Mc IVOR, 1988). Toutefois, des exemples décrivant des effets inverses existent (GARNIER-SILLAM *et al.*, 1988).

Sur le plan des propriétés physiques, l'effet bénéfique ou non de l'activité des termites est controversé car, s'ils améliorent l'infiltration dans certains cas, ils peuvent aussi favoriser la formation de croûtes superficielles et donc du ruissellement dans d'autres (ROOSE, 1976 ; JANEAU et VALENTIN, 1987). Enfin, à très long terme, ils participeraient (ROOSE, 1976 ; ESCHENBRENNER, 1986) au processus pédogénétique "d'appauvrissement" en éléments fins des sols ferrugineux et ferrallitiques.

Les vers de terre

Il existe trois catégories de vers de terre qui remplissent des fonctions bien distinctes dans l'écosystème : les **épigés** vivent dans la litière et s'en nourrissent. Très brillamment colorés et actifs, ce sont eux qui participent au compostage naturel de la litière tombée au sol ; les **anéciques** vivent dans le sol à l'intérieur de réseaux de galeries, mais ils sortent la nuit à la surface pour saisir la litière qu'ils ingèrent mélangée à la terre. Leur principale fonction en regard du fonctionnement du sol est donc l'enfouissement de la litière. Les **endogés** vivent dans le sol et se nourrissent de la matière organique dont ils digèrent toutes les fractions (telles que séparées par les méthodes granulométriques), mais en digérant plus efficacement les fractions jeunes (MARTIN *et al.*, 1992). Leur nombreuses déjections déposées pour plus de 90 % à l'intérieur du sol jouent un rôle essentiel dans l'agrégation.

Les anéciques qui dominent dans les régions tempérées sont le plus souvent remplacés par les termites en zone tropicale ; seule l'Amérique du Sud semble faire exception à cette règle (LAVELLE, 1983 ; FRAGOSO et LAVELLE, 1992). Ce sont les endogés qui dominent le plus souvent dans les sols tropicaux.

Il n'est pas rare que l'ensemble de la population ingère annuellement jusqu'à 1000 tonnes de terre sèche par hectare (LAVELLE, 1978). L'ensemble des horizons superficiels du sol passe régulièrement par les tubes digestifs des vers de terre avec des conséquences importantes en terme d'agrégation (BLANCHART, 1990 ; BLANCHART *et al.*, 1989 et 1990), de porosité et de dynamique de l'eau.

Tableau II : Caractéristiques physiques, chimiques et biologiques de turricules de vers de terre (Turr.) et des horizons de surface de sols ferrugineux et ferrallitiques (0 à 20 cm) selon les références :

| Caractéristiques | ROOSE (1976) | | | FRITSCH (1982) | | | FELLER (non publié) | | |
|--|--------------|-------|----------|----------------|---------|----------|---------------------|--------|---------|
| | Turr. | 0-5cm | 10-20 cm | Turr. | 0-10 cm | 10-20 cm | Turr. | 0-2 cm | 0-10 cm |
| 0-20 μm (g/100g) | 23,5 | 20,8 | 24,1 | 18,0 | 13,8 | 22,0 | 20,9 | 18,6 | 16,7 |
| pH-H ₂ O | 4,1 | 4,5 | 4,9 | 5,4 | 4,9 | 4,7 | 7,1 | 7,2 | 6,8 |
| C (mg/g) | 37,6 | 19,7 | 6,8 | 26,0 | 13,9 | 9,3 | 14,4 | 11,2 | 8,9 |
| N (mg/g) | 2,6 | 1,6 | 0,5 | 3,2 | 1,05 | 0,73 | 0,70 | 0,50 | 0,58 |
| P ₂ O ₅ total (mg/g) | 0,42 | 0,32 | 0,18 | 0,28 | 0,23 | 0,24 | 0,24 | 0,22 | 0,19 |
| P ₂ O ₅ ass. (mg/g) | 0,08 | 0,06 | 0,02 | 0,03 | 0,03 | 0,02 | 0,02 | 0,02 | 0,01 |
| BE (cmol. kg ⁻¹) | 2,7 | 1,3 | 0,3 | 5,5 | 2,1 | 0,8 | 7,6 | 5,3 | 4,1 |
| CEC (cmol. kg ⁻¹) | 10,5 | 7,4 | 4,6 | 8,9 | 5,0 | 3,6 | 7,3 | 5,8 | 4,6 |
| IS (Hénin) | 0,16 | 0,20 | 2,8 | 0,1 | 0,2 | 0,8 | | | |
| C-CO ₂ (mg/g) | | | | 0,39 | 0,16 | 0,03 | | | |
| N min. ($\mu\text{g/g}$) | | | | 58,4 | 6,6 | 22,4 | | | |
| Phosphatase (μg phénol/g) | | | | 260 | 130 | 70 | | | |

Les turricules de vers de terre sont généralement plus riches en matière organique (C, N), phosphore, bases échangeables que le sol correspondant environnant. Ils sont le siège d'activités microbiennes (minéralisations de C et N) ou enzymatiques (activités phosphatasiques) plus intenses et présentent généralement des stabilités structurales plus élevées, surtout après avoir subi des cycles de dessiccation-humectation répétés (BLANCHART, 1990). Une illustration en est faite au tableau II à partir de résultats obtenus par ROOSE (1976) à Téké (Pmm = 1750) en Côte-d'Ivoire (situation de haut de pente), par FRITSCH (1982) à Taï (Pmm = 1800) en Côte-d'Ivoire (situation de plateau, PT2) et par FELLER (non publié) dans la région des Terres-Neuves (Pmm = 800) au Sénégal oriental (situation de plateau, TNR10). Les variations des propriétés mesurées peuvent être attribuées en grande partie aux variations des teneurs en matières organiques consécutives de l'activité faunique.

Macrofaune et dynamique de la matière organique des sols tropicaux

De même qu'une microflore active est associée à la rhizosphère, des microflores, spécialisées ou non, sont associées à la drilosphère (ensemble du sol et de la microflore affecté par l'activité des vers de terre) et à la termitosphère (ensemble du sol soumis aux activités des termites). Ces microflores activent la minéralisation de la matière organique (C, N) du sol et des litières, ce qui devrait conduire, à court terme, à un appauvrissement en matière organique des horizons de surface. Toutefois, deux autres processus interviennent, à moyen et à long termes, pour inverser cette tendance :

- les vers épigés incorporent continuellement la matière organique des litières au sein de l'horizon A, ce qui favorise l'humification et conduit à un stockage de matière organique dans le sol ;
- même en l'absence d'apport organique (vers endogés), il peut y avoir, à moyen et long termes, stabilisation de la matière organique grâce à sa protection au sein des agrégats issus des turricules. C'est ainsi que MARTIN (1991), par une expérimentation en élevage, a démontré que, toutes choses égales par ailleurs, la matière organique associée aux turricules du ver endogé *Millsonia anomala* se minéralise moins vite (13 % sur une période de 1 an) que celle du sol témoin n'ayant pas été soumis à l'action des vers de terre (figure 4).

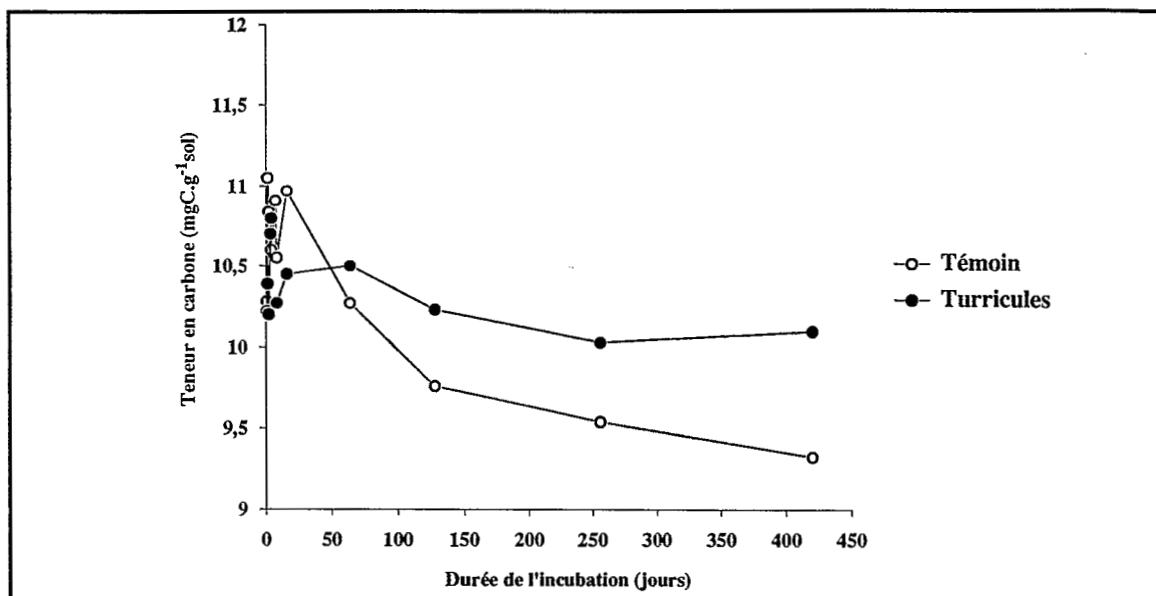


Figure 4 : Variations des teneurs en carbone (mg C.g^{-1} sol) d'un sol ferrugineux sableux (Lamto, Côte-d'Ivoire) au cours d'une incubation ($T = 28^{\circ}\text{C}$, $\text{H}_2\text{O} \% = 12$) de longue durée, en relation avec l'activité de *Millsonia anomala*.

Témoin = échantillon non soumis préalablement à l'activité des vers de terre ; Turricules = échantillon ayant été soumis, préalablement, à l'activité des vers de terre - (D'après MARTIN, 1991).

Effets de la jachère sur l'activité de la macrofaune du sol

La mise en culture des sols a pour effet de diminuer l'abondance et la diversité de la faune des sols jusqu'à parfois les annuler (CRITCHLEY *et al.*, 1979 ; CHOPART, 1982 in PIERI, 1989 ; LAVELLE et PASHANASI, 1989 ; DANGERFIELD, 1990).

C'est ainsi qu'à Taï en Côte-d'Ivoire, dans le système de culture itinérante des Oubis, FRITSCH (1982) a pu mettre en évidence (tableau III) que l'abondance des vers de terre dans une parcelle cultivée (depuis un an après défrichement) est environ deux fois plus faible que celle sous forêt. La comparaison du nombre d'individus et de leur volume montre que ce sont les individus de grande taille qui disparaissent préférentiellement. Dès la première année de jachère après culture, le volume faunique initial est retrouvé. Dans la même étude, l'activité des vers de terre est appréhendée à travers l'importance du rejet observé, soit à un instant donné (saison sèche), soit en total annuel. Il apparaît que la production de turricules est effectivement faible dans la parcelle cultivée mais qu'elle redevient à nouveau très intense dès la première année de jachère.

De même, à Yurimaguas, en Amazonie péruvienne, la remise en jachère s'accompagne d'une reconstitution des peuplements de macro-invertébrés du sol et des activités associées. Signalons que, dans la même région, LAVELLE et Coll. étudient actuellement la possibilité d'introduire des vers de terre adaptés aux cultures annuelles dans des systèmes traditionnels. Les premiers résultats (non publiés) sont très encourageants puisqu'on note une amélioration générale des propriétés du sol, et une augmentation des rendements d'environ 40 % pour le maïs (1^{re} culture) et 78 % pour le riz (2^e culture).

Tableau III : Activité des vers de terre dans les sols de Taï (culture itinérante, Côte-d'Ivoire ; d'après FRITSCH, 1982)

| Caractéristiques | Forêt | Culture | DUREE DE JACHERE (années) | | | | | |
|---|-------|---------|---------------------------|------|------|------|------|--|
| | | | 1 | 2 | 4 | 7 | 15 | |
| Nbre d'individus/m ² (*) | | | | | | | | |
| a | 43 | 19 | 39 | 40 | 40 | 51 | 43 | |
| b | 55 | 45 | 52 | 53 | 54 | 55 | 55 | |
| Volume d'individus (*) (cm ³ /m ²) | | | | | | | | |
| a | 6 | 2 | 20 | 13 | 2 | 55 | 38 | |
| b | 8 | 4 | 17 | 14 | 3 | 15 | 11 | |
| Rejets (t/ha) (janvier 1981) | 4,2 | 2,2 | 49,0 | 27,9 | 13,6 | 16,8 | 7,7 | |
| Rejets (t/ha) annuel (1981) | 38,8 | nd(*) | 166,3 | nd | nd | 90,1 | 38,5 | |

(*) a = en début de saison des pluies (1981) ; b = en milieu de saison des pluies (1981) ; nd = non déterminé

Enfin, les comparaisons faites au paragraphe ci-dessous (tableau IV) pour un vertisol (V) entre des parcelles sous pâturage (p7 et p2) et maraîchage (m10) illustrent aussi l'effet rapide et important de la mise en prairie sur la faune des sols.

De ces quelques exemples, il ressort que les jachères (ou les prairies) de courte durée peuvent probablement conduire à des modifications rapides et intenses des populations d'invertébrés du sol et de leur activité, avec des conséquences importantes sur la dynamique des matières organiques et les propriétés physiques des sols. On dispose toutefois de très peu de données sur la dynamique et les modalités de reconstitution, après culture et sous jachère, des différentes populations d'invertébrés du sol et de leur effet sur le sol. Il est probable, qu'à côté des paramètres climatiques et édaphiques, interviennent aussi la nature et la durée des cultures, ainsi que le type de jachère. Tous ces points restent à élucider.

Tableau IV : Caractéristiques (carbone C, stabilité structurale Is, faune totale) des horizons de surface d'un vertisol (V) et d'un sol ferrallitique (F), et leur comportement physique sous simulation de pluie, en relation avec le précédent cultural : prairies de 7 (p7) ou 2 (p2) ans, rotations maraîchères de 10 ans (m10).

(D'après ALBRECHT, non publié, situations de Martinique).

| Sol | Culture et durée (années) | C % | Is | Faune g/m ² | Exportation sur 1m ² | | | |
|-----|------------------------------|--------|------|---------------------------|---------------------------------|---------------------------|-------------------|----------|
| | | | | | en terre | | en carbone | |
| | | | | | kg/m ² | 0-20 µm (g/100g terre) | gC/m ² | % C tot. |
| V | p7 | 3,8 | 0,27 | 366 | 0,3 | 80 | 11 | 0,7 |
| | m10 | 1,5 | 0,7 | 3 | 2,1 | 95 | 26 | 3,3 |
| | p2 après m10 | 2,1 | | 40 | 0,9 | | 17 | 1,4 |
| F | p10 | 4,9 | 0,14 | | 0,05 | 80 | 2,3 | 0,1 |
| | m10 | 2,0 | 1,24 | | 0,01 | 91 | 2,2 | 0,2 |

LA JACHÈRE ET LE COMPORTEMENT PHYSIQUE DES HORIZONS DE SURFACE

L'effet positif des jachères (ou prairies), sur l'amélioration de la stabilité structurale des sols tropicaux cultivés est bien établi (MOREL et QUANTIN, 1972 ; TALINEAU *et al.*, 1975 ; BOYER, 1982 ; ALBRECHT *et al.*, 1988 ; VALENTIN *et al.*, 1990 par ex).

L'indice (Is) "d'instabilité structurale" (HENIN *et al.*, 1969), mesuré au laboratoire sur échantillon remanié (0-2 mm), a été souvent utilisé dans les travaux de l'ORSTOM. Dans une étude très détaillée, MOREL et QUANTIN (1972) montrent que 2 années de jachère derrière des cultures continues suffisent à améliorer notablement les stabilités structurales des sols ferrallitiques sablo-argileux en surface. De même, VALENTIN *et al.* (1990), pour des systèmes paysans traditionnels du nord de la Côte-d'Ivoire, retrouvent les mêmes tendances. Des effets similaires, voire accentués, s'observent aussi avec des jachères améliorées ou des prairies artificielles, aussi bien sur des sols ferrallitiques sableux (TALINEAU *et al.*, 1975, Côte-d'Ivoire, soles fourragères de 3 à 4 ans) que sur vertisols ou sols ferrallitiques argileux (ALBRECHT et RANGON, 1988, Antilles, prairies à *Digitaria*).

Le tableau IV illustre, pour un vertisol (V) et un ferrisol (F) de la Martinique, les très grandes différences observées entre des parcelles maraîchères (m10) et prairiales (p7 et p10) pour les caractéristiques physico-chimiques, biologiques (faune) et le comportement des horizons de surface ("détachabilité" mesurée sur le terrain à l'aide de simulation de pluies). On note aussi, pour les mêmes caractéristiques, l'effet déjà important d'une prairie de 2 ans (p2).

Ce dernier exemple met bien en évidence que "l'effet prairie" observé (il en serait de même pour "l'effet jachère") est la résultante d'interactions multiples et complexes entre l'activité rhizosphérique (rhizodéposition), l'activité faunique (décomposition des matières organiques, effet sur l'agrégation) et les activités microbiennes qui leur sont associées. Dans tous les cas, la variation des stocks organiques s'avère être un bon révélateur de ces interactions et commande généralement la stabilité des associations organo-minérales formées. Se pose donc le problème des formes de matières organiques impliquées dans cette stabilisation.

Si l'action des polysaccharides est souvent invoquée (CHESHIRE, 1979), des recherches fondamentales associant micromorphologie, caractérisation biologique et biochimique et tests de stabilité structurale sont encore nécessaires pour mieux comprendre les processus qui contrôlent l'agrégation et ses effets sur les propriétés édaphiques et les relations sol-plante dans les agro-écosystèmes tropicaux.

CONCLUSION

Les jachères, même de courte durée (< 5 ans), par l'importance de leurs restitutions organiques et leur effet stimulant sur l'activité de la microflore et de la faune du sol, jouent un rôle essentiel dans les interactions bio-organico-minérales. Elles permettent de maintenir dans une succession culture-jachère, des pools organiques, biologiques et minéraux à *turn-over* rapide, de lutter contre les adventices, voire les parasites des cultures. Toutefois, à long terme, pour les systèmes à faibles niveaux d'intrants, les successions "cultures annuelles-jachères courtes" ne suffisent ni à assurer une productivité durable, ni à empêcher un appauvrissement des sols (GUILLEMIN 1956, *in* FLORET et PONTANIER, 1991 ; PIERI, 1989). Aussi, dans le contexte écologique et agronomique actuel, l'étude de l'effet des jachères courtes sur la fertilité du milieu et les propriétés des sols n'a-t-il d'intérêt, essentiellement, que dans le cadre de systèmes de culture intensifiés, ces systèmes assurant à la fois une amélioration des rendements et une libération d'espace colonisable par des végétations ligneuses (spontanées ou plantées). Dans cet esprit, un certain nombre de travaux et de propositions sont faits qui visent

souvent à associer culture et élevage (PIERI 1989) et/ou à mettre en place des systèmes favorisant les restitutions organiques au sol : agroforesterie, jachères spontanées ou améliorées, pâturages mixtes graminées/légumineuses, cultures à fort enracinement (ROOSE, cet atelier ; SANCHEZ *et al.*, 1989).

Les propositions de recherches faites tout au long de cet article à l'occasion des "jachères", et sur les interactions bio-organo-minérales dans les sols tropicaux, sont et seraient particulièrement justifiées pour l'étude de ces nouveaux agrosystèmes.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBADIE (L.), MARIOTTI (A.) et MENAUT (J.C.), 1992 - Independence of savanna grasses from soil organic matter for their nitrogen supply. *Ecology*, 73 : pp 608-613
- ALBRECHT (A.), BROSSARD (M.), CHOTTE (J.L.), LAURENT (J.Y.) et FELLER (C.), 1988 - Systèmes de culture et propriétés générales de quelques types de sols. In CEE-Project : Etude de la fertilité des sols dans les agricultures paysannes caribéennes. Rapport final. Projet TSDA 0178 F. Rapp. mult. ORSTOM-Martinique, 127 p. + annexes.
- ALBRECHT (A.) et RANGON (J.L.), 1988 - Matière organique et propriétés physiques de quelques types de sols. In CEE-Project : Etude de la fertilité des sols dans les agricultures paysannes caribéennes. Effet des restitutions organiques. Rapport final. Projet TSDA 0178 F. Rapp. mult. ORSTOM-Martinique, 127 p. + annexes.
- ANDERSON (D.W.) et PAUL (E.A.), 1984 - Organo-mineral complexes and their study by radiocarbon dating. *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, 48 : pp 298-301.
- BALESDENT (J.), MARIOTTI (A.) et GUILLET (B.), 1987 - Natural ^{13}C abundance as a tracer for soil organic matter dynamics studies. *Soil Biol. Biochem.*, 19 : pp 25-30.
- BALESDENT (J.), WAGNER (G.H.) et MARIOTTI (A.), 1988 - Soil organic matter turnover in long-term field experiments as revealed by the carbon-13 natural abundance. *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, 52 : pp 118-124.
- BLANCHART (E.), LAVELLE (P.) et SPAIN (A.), 1989 - Effects of two species of tropical earthworms (*Oligochaeta : Eudrilidae*) on the size distribution of aggregates in an african soil. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 26 : pp417-425.
- BLANCHART (E.), 1990 - Rôle des vers de terre dans la formation et la conservation de la structure des sols de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Thèse Doct., Univ. Rennes-1, 263 p. + annexes.
- BLANCHART (E.), LAVELLE (P.) et SPAIN (A.), 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*, 10 : pp 113-120.
- BLONDEL (D.), 1971 - Rôle de la matière organique libre dans la minéralisation en sol sableux ; relation avec l'alimentation azotée du mil. *L'Agron. Trop.*, 26 : pp 1372-1377.
- BOYER (J.), 1982 - Les sols ferrallitiques. T.X. Facteurs de fertilité et utilisation des sols. I.D.T. 52, ORSTOM, Paris, 384 p.
- CERRI (C.), FELLER (C.), BALESDENT (J.), VICTORIA (R.), et PLENECASSAGNE (A.), 1985 - Application du traçage isotopique naturel en ^{13}C à l'étude de la dynamique de la matière organique dans les sols. *C.R. Acad. Sci. Paris, II*, 300 : pp 423-428.
- CHARREAU (C.) et NICOU (R.), 1971 - L'amélioration du profil cultural dans les sols sableux et sablo-argileux de la zone tropicale sèche Ouest-Africaine et ses incidences agronomiques. *Bull. Agron.*, 23, IRAT, Paris, 254 p.
- CHESHIRE (M.V.), 1979 - Nature and origin of carbohydrates in soils. Academic Press, London, 216 p.
- CHOTTE (J.L.), JOCTEUR-MONROZIER (L.), VILLEMIN (G.) et ALBRECHT (A.), 1992 - Study of soil microhabitats. Importance of the fractionation method. Proc. Int. Symp. "Dynamics of organic matter in relation to the sustainability of agricultural systems". Leuven - Belgium, Nov. 3-6, 1991. (sous presse).
- CRITCHLEY (B.R.), COOK (A.G.), CRITCHLEY (U.), PERFECT (T.J.), RUSSEL-SMITH (A.) et YEADON (R.), 1979 - Effects of bush-clearing and soil cultivation on the invertebrate fauna of a forest soil in the humid tropics. 19 : pp 425-438.
- DANGERFIELD (J.M.), 1990 - Abundance, biomass and diversity of soil macrofauna in savanna woodland and associated managed habitats. *Pedobiologia*, 34 : pp 141-150.

- DARWIN (C.), 1837 - On the formation of mould. Transactions Geological Society of London, Vol. 5, p. 505.
- DARWIN (C.), 1897 - The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits. 13^e mille, J. Murray Ed., London, 328 p.
- DESJARDINS (T.), 1991 - Variations de la distribution de la matière organique (carbone total et ¹³C) dans les sols ferrallitiques du Brésil. Modifications consécutives à la déforestation et à la mise en culture en Amazonie orientale. Thèse Univ. Nancy-1, 137 p. + annexes.
- DUXBURY (J.M.), SMITH (M.S.) et DORAN (J.W.), 1989 - Soil organic matter as a source and a sink of plant nutrients. In "Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems". Chap. 2, D.C. Coleman, J.M. Oades and G. Uehara Eds, NIFTAL Project, Univ. Hawai, 249 p.
- ESCHENBRENNER (V.), 1986 - Contribution des termites à la macro-agrégation des sols tropicaux. Cah. ORSTOM, sér. Pédol. 22, : pp 397-408.
- FELLER (C.), 1988 - Effets de différents systèmes de culture sur les stocks organiques de sols argileux tropicaux des Petites Antilles. Cah. ORSTOM, sér. Pédol., 24 : pp 341-343.
- FELLER (C.), BROSSARD (M.) et FROSSARD (E.), 1991a - Characterization and dynamics of organic matter in some low activity clay soils with an emphasis on West Africa. Proc. Workshop on "P cycles in terrestrial and aquatic ecosystems". H. Tiessen and E. Frossard Eds, SCOPE/UNEP, Nairobi, Kenya, March 1991. (in press).
- FELLER (C.), BURTIN (G.), GERARD (B.) et BALESSENT (J.), 1991b - Utilisation des résines sodiques et des ultrasons dans le fractionnement granulométrique de la matière organique des sols. Intérêts et limites. Science du Sol, 29 : pp 77-94.
- FELLER (C.), FRANCOIS (C.), VILLEMIN (G.), PORTAL (J.M.), TOUTAIN (F.) et MOREL (J.L.), 1991c - Nature des matières organiques associées aux fractions argileuses d'un sol ferrallitique. C.R. Acad. Sc. Paris, Série II, 312 : pp 1491-1497.
- FLORET (C.) et PONTANIER (R.), 1991 - Recherches sur la jachère en Afrique tropicale. Comm. de l'Atelier "La jachère en Afrique de l'Ouest" 28 p. A paraître UNESCO
- FRAGOSO (C.) et LAVELLE (P.), 1992 - Earthworm communities in tropical rainforests. Soil Biol. Biochem., sous presse.
- FRITSCH (E.), 1982 - Evolution des sols sous recru forestier après mise en culture traditionnelle dans le Sud-Ouest de la Côte-d'Ivoire. Rapp. mult. ORSTOM, Abidjan, 74 p.
- GARNIER-SILLAM (E.), 1987 - Biologie et rôle des termites dans les processus d'humification des sols forestiers tropicaux du Congo. Thèse d'Etat, Univ:Paris XII.
- GARNIER-SILLAM (E.), TOUTAIN (F.), VILLEMIN (G.) et RENOUX (J.), 1988 - Transformation de la matière organique végétale sous l'action du termite *Macrotermes mülleri* (Sjöstedt) et de son champignon symbiotique. Can. J. Microbiol., 34 : pp 1247-1255.
- HENIN (S.), GRAS (R.) et MONNIER (G.), 1969 - Le profil cultural. Masson Ed. Paris, 322 p.
- HYPERBAV, 1990 - Structure et fonctionnement hydro-pédologique d'un petit bassin versant de savane humide. Coll. Etude et Thèses, ORSTOM, 307 p.
- JANEAU (J.L.) et VALENTIN (C.), 1987 - Relations entre les termitières *Trinervitermes s.p.* et la surface du sol : réorganisations, ruissellement et érosion. Rev. Ecol. Biol. Sol, 24 : pp 637-647.
- JENNY (H.), BINGHAM (F.) et PADILLA-SARAVIA (B.), 1948 - Nitrogen and organic matter contents of equatorial soils of Colombia, South America. Soil Sci., 66 : pp 173-186.
- JONES (M.J.), 1973 - The organic matter content of the savanna soils of West Africa. J. Soil Sci., 24 : pp 42-53.
- LAUDELOUT (H.), MEYER (J.) et PEETERS (A.), 1960 - Les relations quantitatives entre teneurs en matières organiques du sol et le climat. Agricultura (Louvain), 8 : pp 103-140.
- LAVELLE (P.), 1978 - Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Thèse d'Etat, Paris VI. Publ. du Lab. de Zoologie de l'ENS.
- LAVELLE (P.), 1983 - The soil fauna of tropical savannas I. The community structure. In "Tropical savannas", F. Bourlière Ed., pp. 477-484. Elsevier Publ. Amsterdam.
- LAVELLE (P.), 1987 - The importance of biological processes in productivity of soil in the humid tropics. In "Geophysiology of the Amazon". R.E. Dickinson et J. Lovelock Eds. Wiley and Sons, New York, pp. 175-214.
- LAVELLE (P.) et PASHANASI (B.), 1989 - Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). Pedobiologia, 33 : pp 283-291.

- LEE (KE) et WOOD (T.G.), 1971 - Termites and soils. Academic Press London.
- LEPRUN (J.C.) et ROY NOEL (J.), 1977 - Les caractères analytiques destructifs des matériaux des nids des genres *Macrotermes* du Sénégal Occidental et leurs rapports avec les sols. *Pedobiologia* 17 : pp 361-368.
- LEPSCH (I.F.), DA SILVA (N.M.) et ESPIRONELO (A.), 1982 - Relacao entre materia orgânica e textura de solos sob cultivo de algodao e cana-de-açucar, no estado de Sao Paulo. *Bragantia*, 41 : pp 231-236.
- MARTIN (A.), MARIOTTI (A.), BALESSENT (J.), LAVELLE (P.) et VUATTOUX (R.), 1990 - Estimate of organic matter turnover rate in a savanna soil by ^{13}C natural abundance measurements. *Soil Biol. Biochem.*, 22 : pp 517-523.
- MARTIN (A.), 1991 - Short-term and long-term effect due to the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (Maegascolecidae, Oligochaeta) of a tropical savanna, on soil organic matter. *Biol. Fert. Soils*, 11 : pp 234-238.
- MARTIN (A.), MARIOTTI (A.), BALESSENT (J.) et LAVELLE (P.), 1992 - Soil organic matter assimilation by a geophagous tropical earthworm based on ^{13}C measurements. *Ecology*, 73 (1), pp 118-128
- MOREL (R.) et QUANTIN (A.), 1972 - Observations sur l'évolution à long terme de la fertilité des sols cultivés à Grimari (République Centrafricaine). *L'Agron. Trop.*, 27 : pp 667-739.
- MÜLLER (P.E.), 1889 - Recherches sur les formes naturelles de l'humus et leur influence sur la végétation et le sol. Berger-Levrault et Cie, Paris-Nancy, 351 p.
- NICOLARDOT (B.), 1988 - Evolution du niveau de biomasse microbienne du sol au cours d'incubation de longue durée : relation avec la minéralisation du carbone et de l'azote organique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 25 : pp 287-304.
- PERRAUD (A.), 1971 - La matière organique des sols forestiers de la Côte-d'Ivoire. Thèse Doct. Univ. Nancy 1, 87 p. + annexe.
- PIERI (C.), 1989 - Fertilité des terres de savanes : bilan de trente ans de recherche et de développement agricole au Sud du Sahara. Ministère de la Coopération et du développement et CIRAD-IRAT, Paris, 444 p.
- POSS (R.), 1991 - Transfert de l'eau et des éléments minéraux dans les terres de Barre du Togo. Conséquences agronomiques. Thèse Doct. Univ. Paris-VI, 335 p.
- ROOSE (E.), 1976 - Contribution à l'étude de l'influence de la mésofaune sur la pédogenèse actuelle en milieu tropical. *Rapp. mult. ORSTOM-Abidjan*, 56 p.
- ROOSE (E.), 1977 - Erosion et ruissellement en Afrique de l'Ouest. T.D.-ORSTOM, n° 78, ORSTOM, Paris, 108 p.
- SANCHEZ (P.A.), PALM (C.A.), SZOTT (L.T.), CUEVAS (E.) et LAL (R.), 1989 - Organic input management in tropical agro-ecosystems. In "Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems" Chap. 5. D.C. Coleman, J.M. Oades and G. Uehara Eds., NIFTAL Project, Univ. Hawaiï, 249 p.
- SEBILLOTTE (M.), 1976 - La jachère. Elément pour une théorie. Conf. prononcée au "Centenaire de l'Institut National Agronomique", le 05/07/1976 à Paris. *Rapp. mult.*, 26 p.
- SPAIN (A.V.) et Mc IVOR (J.G.), 1988 - The nature of herbaceous vegetation associated with termitaria in north-estern Australia. *J. Ecol.*, 76 : pp 181-191.
- STORK (N.E.) et EGGLETON (P.), 1992 - Invertebrates as determinants and indicators of soil quality. *Agric. Ecosystems Environ.* . Sous presse.
- TALINEAU (J.C.), BONZON (B.), FILLONNEAU (C.) et HAINNAUX (G.), 1975 - Contribution à l'étude d'un agrosystème prairial dans le milieu tropical humide de la Côte-d'Ivoire. 1. Analyse de quelques paramètres de l'état physique du sol. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, 17 : pp 81-118.
- THENG (K.G.), TATE (K.R.) et SOLLINS (P.), 1989 - Constituents of organic matter in temperate and tropical soils. In "Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems", Chap. 1, pp 5-32. D.C. Coleman, J.M. Oades and G. Uehara, Eds., NIFTAL Project, Univ. Hawaiï.
- THOMANN (C.), 1964 - Les différentes fractions humiques de quelques sols tropicaux de l'Ouest-Africain. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, 2 : 43-79.
- VALENTIN (C.), CHEVALLIER (P.), FRITSCH (E.) et JANEAU (J.L.), 1990 - Le fonctionnement hydrodynamique aux échelles ponctuelles. In "HYPERBAV, 1990", pp. 147-163. *Etudes et Thèses, ORSTOM*, 307 p.
- WOLLNY (E.), 1902 - La décomposition des matières organiques et les formes d'humus dans leurs rapports avec l'agriculture. Berger-Levrault et Cie, Paris-Nancy, 657 p.