

Gestion durable des terres en milieu tropical. Régulation biologique des processus de décomposition de la matière organique

J.-L. CHOTTE, E. BLANCHART, P. LAVELLE

Résumé — Dans les sols tropicaux souvent pauvres en matière organique, les résidus végétaux ont une importance particulière dans la nutrition végétale. La distribution et l'activité des micro-organismes responsables des processus de minéralisation dépendent du potentiel hydrique et de la concentration en carbone qu'ils peuvent assimiler. Cet article résume les principales contraintes abiotiques contrôlant les processus de minéralisation et définit la notion d'habitat microbien. L'influence des autres organismes vivants (racines, macro-organismes) sur les caractéristiques des habitats microbiens et leur effets sur les processus de minéralisation sont envisagés.

Mots-clés : agrégation, biodécomposition, durabilité des terres, macro-organisme, micro-organisme, porosité, racine, résidu végétal, zone tropicale.

Abstract — Sustainable land management in the tropics. Biological regulation of the decomposition of organic matter. Soil organic residues are very important in plant nitrogen nutrition in tropical soils where organic carbon content are very low. The extent to which these residues are decomposed by microorganisms depend upon soil water potential and assimilable organic carbon concentration. This article underlined the effects of soil characteristics on microbial mineralization processes and described the soil as a mosaic of different microbial habitats. The effects of roots and macroorganisms on the physical and chemical characteristics of the microbial habitats

and their influence on microbial processes are presented.

Keywords: Aggregation, biodecomposition, sustainable agriculture, macroorganism, microorganism, porosity, root, organic residue, tropic.

Fonds Documentaire ORSTOM

Introduction Cote: B*16907 Ex: 1

Dans la plupart des régions inter-tropicales, la forte pression foncière conduit à une surexploitation des terres ou à la mise en culture de zones marginales fragiles. En Afrique de l'Ouest, cette situation aboutit à une baisse des rendements et à une dégradation des sols, en l'absence d'une fertilisation minérale importante (PIERI, 1989). Dans ces systèmes en déséquilibre, une gestion conservatoire des sols impose à tout projet de développement agricole. Il est donc nécessaire d'aborder le développement de ces régions à partir de la connaissance précise des facteurs socio-économiques et environnementaux contrôlant la durabilité des terres. Dans les sols ferrugineux et ferrallitiques très répandus en Afrique de l'Ouest, la matière organique est un bon indicateur des propriétés physico-chimiques des sols (FELLER *et al.*, 1992 ; PIERI, 1989). Dans ces sols riches en argiles de type 1:1, les débris organiques ont une importance particulière. Ils représentent la forme organique azotée la plus abondante et la plus active (FELLER, 1993). Cependant, une grande partie de l'azote minéralisé n'est pas utilisée par la plante en



raison d'importantes pertes d'azote minéral par lessivage, dénitrification ou volatilisation et d'une mauvaise exploration du sol par les racines (BRUSSAARD *et al.*, 1992). Il y a donc un décalage dans le temps mais aussi dans l'espace entre la libération de l'azote minéral et son utilisation par la plante. L'amélioration des potentialités des sols tropicaux repose donc aussi sur une meilleure synchronisation dans l'espace et dans le temps des processus d'absorption des éléments nutritifs libérés par biodégradation des composés organiques.

De nombreux travaux ont déjà été consacrés à l'étude des activités de la macrofaune dans les sols tropicaux (LAL, 1987 ; LAVELLE *et al.*, 1993 ; LEE et FOSTER, 1991 ; BRUSSAARD *et al.*, 1993). Cet article décrit brièvement les contraintes abiotiques et

les facteurs biologiques de régulation des processus microbiologiques de décomposition de la matière organique.

Les sites microbiologiques de la décomposition de la matière organique : notion d'habitat microbien

Les micro-organismes du sol, principalement représentés par les bactéries, les champignons et les actinomycètes, sont les principaux acteurs des processus de décomposition de la matière organique et

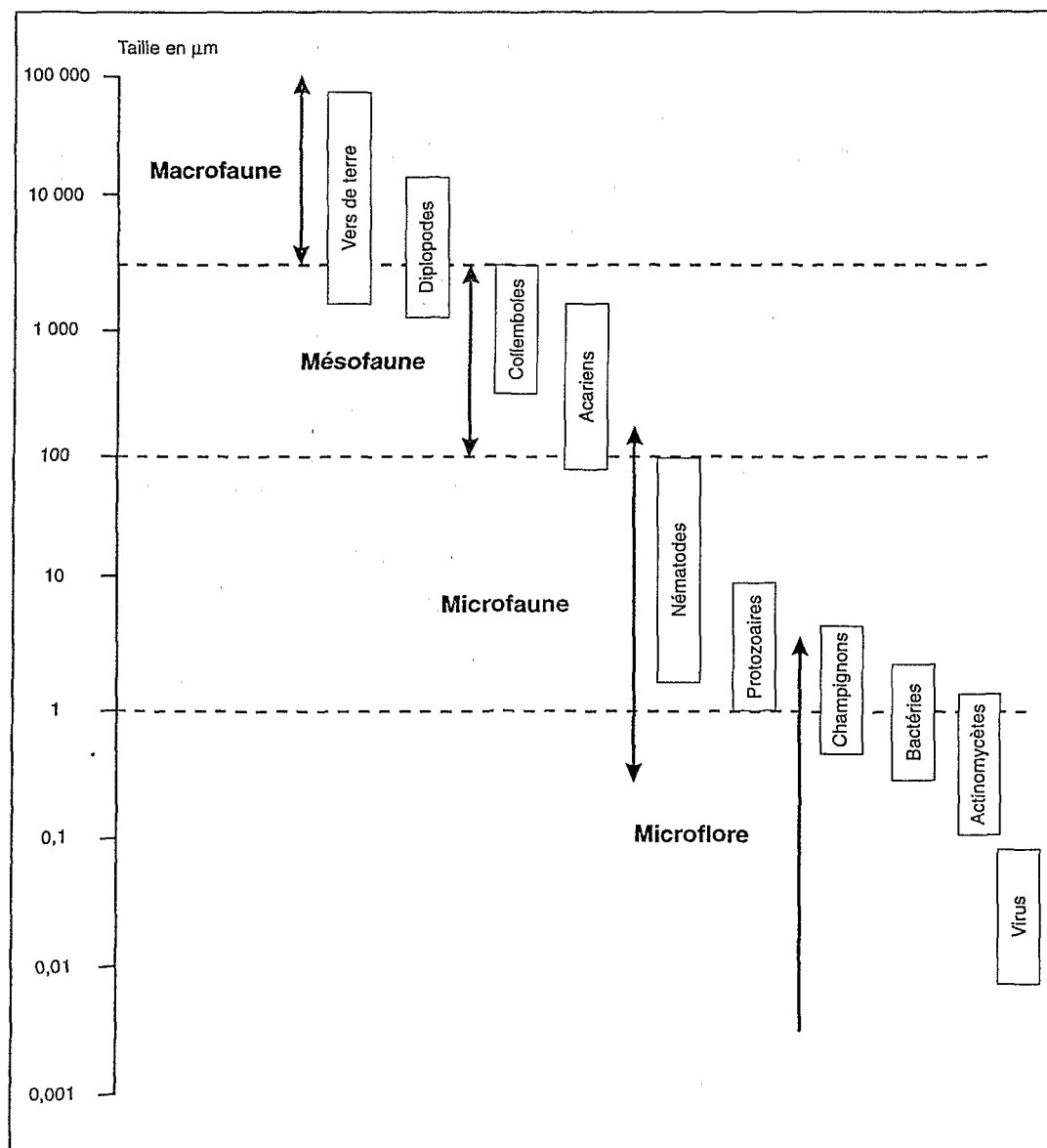


Figure 1. Taille (en µm) des organismes vivant dans les sols (SWIFT *et al.*, 1979).

de recyclage des nutriments (ANDERSON et DOMSCH, 1980 ; JENKINSON et LADD, 1981). La survie de ces micro-organismes, dont la taille ne dépasse pas quelques microns (figure 1), dépend principalement du potentiel hydrique qui définit l'énergie avec laquelle celle-ci est retenue dans le sol. Selon DOMMARGUES et MANGENOT (1970), un potentiel matriciel équivalent à -40MPa représente le seuil d'activité microbienne. Au-delà de cette tension, la croissance et l'activité microbienne sont arrêtées. Cependant, les micro-organismes n'ont pas tous la même sensibilité à l'eau. En effet, l'augmentation du potentiel hydrique affecte beaucoup plus les bactéries que les champignons (WILLIAMS *et al.*, 1972). Les variations de potentiel matriciel modifient aussi la mobilité, la composition chimique et l'activité des micro-organismes (GAMMACK *et al.*, 1992 ; GRIFFIN, 1981 ; STOTZKY, 1986). De nombreuses études ont été conduites en Afrique de l'Ouest pour mesurer les effets des régimes hydriques sur l'activité des micro-organismes (DOMMARGUES, 1962 ; JUNG, 1970 ; MOUREAUX, 1965 et 1967). Dans une étude conduite au Sénégal, sur un sol ferrugineux, BERNHARD-REVERSAT (1981) montre que la minéralisation *in situ* de l'azote augmente rapidement lorsque le sol se réhumecte sous l'effet des premières pluies. L'activité minéralisatrice atteint ensuite un seuil maximum qui reste constant pour des teneurs en eau du sol variant de 5 à 17 %. La nitrification est maximale pour un potentiel matriciel de -0,1 MPa (SEIFERT, 1964). La carence de ces sols en carbone facilement assimilable peut représenter un frein à l'activité des micro-organismes hétérotrophes (DARICI, 1978). La concentration en carbone assimilable est donc un autre facteur déterminant pour l'activité microbiologique (GRAY et WILLIAMS, 1971). HISSET et GRAY (1976) montrent que dans un sol sableux, où les débris végétaux ont une place importante dans les processus de minéralisation, 64 % des bactéries sont associées à ces débris. Lorsque le sol est à saturation, la faible diffusion de l'oxygène dans l'eau (LETEY *et al.*, 1980) privilégie les processus anaérobies de décomposition de la matière organique. On considère généralement que la décomposition anaérobie de la matière organique intervient à des valeurs de potentiel hydrique inférieures à -0,01 MPa (YASHIDA, 1975), avec cependant des variations selon la texture et la structure des sols (SOMMER *et al.*, 1981). Dans ces conditions, l'utilisation du pourcentage de pores remplis d'eau, déterminé à partir de la teneur en eau et de la porosité, est un indice plus performant pour caractériser les activités microbiologiques (LINN et DORAN, 1984). L'eau limite l'activité biologique tant que 60 % des pores ne sont pas remplis, alors qu'au-delà de cette valeur, l'air est le facteur limitant (figure 2). Dans ces conditions, la nitrification est maximale lorsque 60 % des pores sont remplis d'eau, alors que

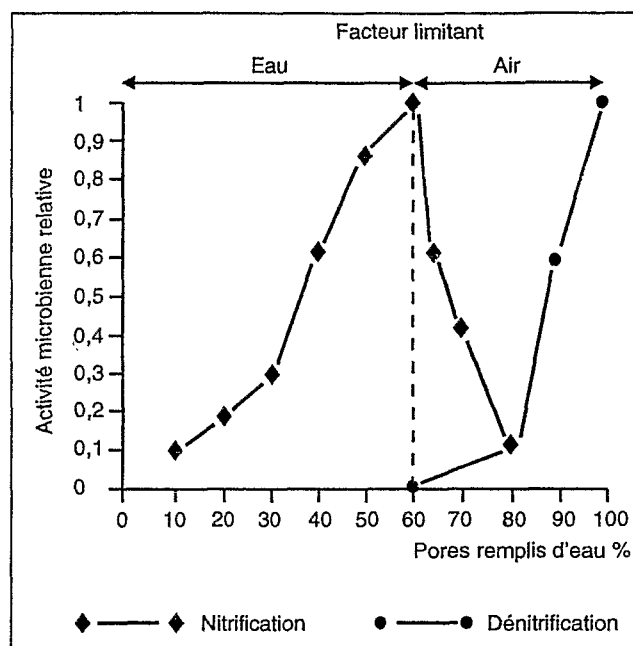


Figure 2. Activité microbienne relative en fonction du pourcentage de pores remplis d'eau (LINN et DORAN, 1984).

la dénitrification n'intervient que pour des valeurs plus élevées. Ces résultats montrent que la structure (porosité et taille des agrégats) des sols influence fortement la décomposition microbienne des composés organiques. Pour KILBERTUS (1980), la taille des pores colonisés par les bactéries est trois fois supérieure à la taille des bactéries. KILLHAM *et al.* (1993) montrent que le pourcentage de décomposition d'un substrat soluble introduit dans des pores de grande taille (diamètre de 6 à 30 μm) est plus élevé que lorsque le substrat est placé dans des pores plus petits (diamètre < à 6 μm). SEIFERT (1964) indique que la nitrification est plus rapide dans les agrégats de petite taille. ELLIOTT (1986) obtient des taux de minéralisation du carbone et de l'azote plus élevés pour des agrégats supérieurs à 300 μm que pour des agrégats compris entre 53 μm et 300 μm . GUPTA et GERMIDA (1988) soulignent la plus forte concentration enzymatique des macro-agrégats (supérieur à 250 μm). Dans un vertisol fertilisé avec de l'urée enrichie en ^{15}N , les agrégats 2-20 μm contiennent la plus forte quantité de ^{15}N immobilisé après trois jours d'incubation en présence de glucose (2,5 $\mu\text{g C/g sol}$) (figure 3), alors que les micro-organismes sont les plus abondants dans la fraction argileuse (CHOTTE *et al.*, 1992). Les micro-organismes dispersés avec les argiles pourraient correspondre aux micro-organismes situés à la périphérie des agrégats et entraînés au cours du fractionnement (HATTORI, 1988).

L'ensemble de ces résultats montre clairement que le sol est constitué d'une mosaïque d'habitats abritant des populations microbiennes différentes dont le

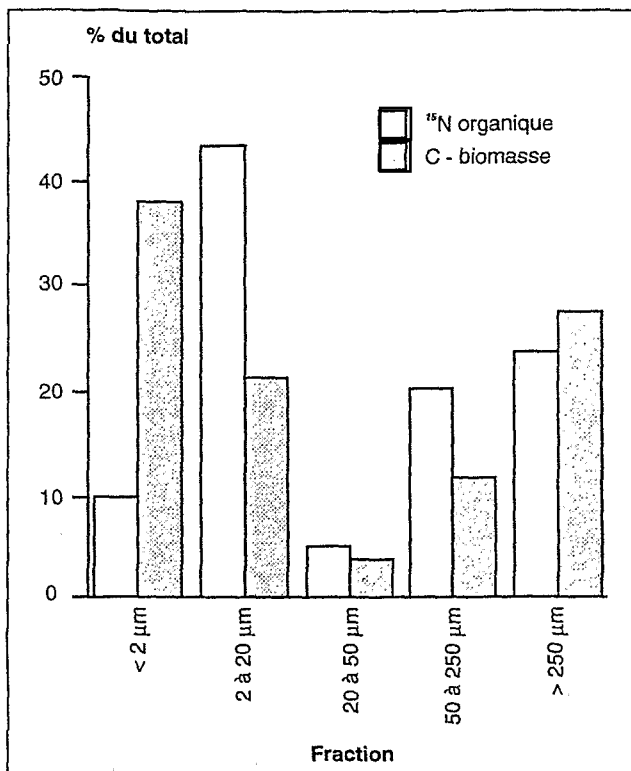


Figure 3. Répartition de l'azote 15 organique (¹⁵N organique) et de la biomasse microbienne (C-biomasse) dans différentes fractions granulométriques d'un vertisol mesurées après trois jours d'incubation (28° C et humidité constante) en présence d'urée ¹⁵N (160 µg N/g sol, E % = 47) et de glucose (2,5 µg C/g sol) (CHOTTE et al., 1992).

métabolisme reflète les caractéristiques physico-chimiques de ces sites. Dans ces habitats, la décomposition de la matière organique peut se faire soit en conditions aérobies, et privilégier la minéralisation ou l'immobilisation, soit en conditions anaérobies. Dans le sol, la quantité de nutriments libérés dépendra donc de l'abondance respective de chacun de ces sites.

Modifications des habitats microbiens sous l'action des organismes vivants

La structure, en agissant sur les mouvements d'eau et d'air, et la concentration en carbone assimilable par les micro-organismes, sont les principaux facteurs qui contrôlent la distribution et l'activité des micro-organismes dans les sols. Toute modification de l'un ou de plusieurs de ces paramètres entraînera une ou plusieurs modifications de l'activité microbio-

logique avec pour conséquence une augmentation ou une diminution de la quantité d'éléments nutritifs libérés ou une utilisation meilleure ou plus mauvaise de ces éléments par la plante. Nous examinerons uniquement les modifications d'origine biologique.

Les racines

Les racines agissent sur les habitats microbiens en modifiant la structure et les caractéristiques chimiques du sol. Au cours de leur croissance, elles exercent une pression de l'ordre de + 0,1 M.Pa sur les particules minérales (FOSTER, 1986) sur une distance équivalente à 3,5 fois leur diamètre (DEXTER, 1987). Dans cette zone, définie comme la rhizosphère, la porosité diminue fortement (BRUAND et al., 1992) et les particules argileuses sont réorientées sous l'effet conjugué des contraintes mécaniques et hydriques (DORIOZ et al., 1993). Dans ce milieu particulier, la production des composés organiques est très importante (SAUERBECK et JOHNEN, 1976). Les bactéries associées à la rhizosphère sont de petite taille, très actives (FOSTER et al., 1983) et elles stimulent la production de composés organiques d'origine racinaire (BARBER et MARTIN, 1976). Dans cette zone, les cycles des principaux éléments nutritifs et la décomposition de la matière organique sont différents de ceux mesurés dans le sol non rhizosphérique (BOTTNER et BILLES, 1987). Les principaux effets sont la modification de la vitesse de minéralisation et d'humification des débris organiques et l'augmentation des quantités d'azote minéralisé à partir des résidus végétaux et des composés organiques associés aux argiles (BILLES et al., 1986 ; CORTEZ et CHERQUI, 1991). Dans la rhizosphère, ce surcroît d'azote disponible est directement utilisable par la plante. Dans un vertisol et en conditions contrôlées, la présence d'une plante améliore l'absorption de l'azote minéral du sol, évitant ainsi sa perte par lixiviation (CHOTTE et al., 1991). La valorisation des réserves organiques est donc améliorée en présence de racines. De plus, ces dernières peuvent représenter une source importante de nutriments. Dans un sol ferrugineux tropical (à Lamto, en Côte d'Ivoire), pauvre en matière organique (1 %), ABBADIE et al. (1992) montrent que, en zone de savane, la litière racinaire fournit la plus grande partie de l'azote assimilé par la plante.

Les macro-organismes du sol

Les organismes vivant dans les sols ont une taille très variable (figure 1). Parmi eux, seuls les macro-organismes, et tout particulièrement les vers de terre, les termites et les fourmis, ont une taille et une activité susceptibles de modifier les caractéristiques des habi-

tats microbiens. Ces macro-organismes se différencient en trois grands groupes qui jouent des rôles distincts dans l'écosystème :

- les épigés : organismes vivant dans la litière dont l'action provoque un fractionnement progressif de la litière et sa décomposition sur place ;
- les endogés : organismes vivants dans le sol se nourrissant de matière organique ou de racines vivantes ou mortes ;
- les anéciques : organismes vivants dans le sol se nourrissant de litière.

Les vers de terre

Les vers de terre sont les macro-organismes dominants dans les sols de régions où la pluviométrie annuelle dépasse 800 mm et où la saison sèche n'excède pas quatre ou cinq mois. Dans les savanes d'Afrique de l'Ouest, on trouve essentiellement des vers de terre endogés géophages qui se nourrissent de la matière organique du sol (LAVELLE, 1983), alors que dans les forêts tropicales les vers épigés sont parfois les plus abondants (FRAGOSO et LAVELLE, 1991). Ces vers de terre prospectent le sol en creusant des galeries. La terre ingérée est ensuite rejetée dans le sol ou à sa surface sous forme de déjections appelées turricules. A Lamto, la terre ingérée annuellement par un peuplement de vers de terre géophages dominé par l'espèce *Millsonia anomala* est estimée à environ 1 000 mg de sol sec/ha (LAVELLE, 1978). En zone de prairie, BAROIS et LAVELLE (1986) estiment à environ 400 mg de sol sec la quantité de sol ingéré par une autre espèce tropicale géophage *Pontoscolex corethrurus*. Les galeries forment un réseau de macropores, favorisant l'infiltration (AINA, 1984), et qui sont dans les sols limono-argileux en continuité avec la porosité intramatricielle (KRETZSCHMAR, 1987). Les turricules rejetés dans le sol ou à sa surface forment des agrégats supérieurs à 2,0 mm, stables, améliorant la structure du sol (BLANCHART, 1992). Cependant, on note parfois un effet dépressif de l'agrégation sur les propriétés physiques des sols en présence de fortes biomasses de l'espèce *Millsonia anomala* (BLANCHART et al., 1990). Cependant, les effets de ces modifications sur l'activité microbologique globale du sol ont été peu étudiés (par exemple, la modification du pourcentage de pores remplis d'eau pour des teneurs en eau équivalentes). Les travaux ont surtout porté sur les modifications des caractéristiques biologiques et organiques de la terre ingérée puis excrétée. Ces travaux ont montré que selon l'espèce de vers de terre étudiée, la granulométrie de la terre ingérée est voisine ou différente de celle du sol (BAROIS et al., 1993 ; MARTIN, 1991), et que durant le transit intestinal la structure du sol est totalement modifiée (BAROIS et al., 1993). En l'absence de résidus végétaux frais, *Millsonia anomala*

assimile le carbone de toutes les fractions granulométriques du sol avec la même efficacité (MARTIN et al., 1992). Durant le transit intestinal, les activités et la biomasse microbienne sont stimulées (BAROIS et LAVELLE, 1986 ; DANIEL et ANDERSON, 1992 ; LAVELLE et al., 1992b ; LAVELLE et GILOT, 1994) car le matériel enzymatique du ver est incomplet pour assurer à lui seul la dégradation totale des composés organiques (ZHANG et al., 1993). Cet intense remaniement du sol et des composés organiques confère au sol excrété des caractéristiques physico-chimiques et biologiques très différentes de celles du sol non ingéré (BAROIS et LAVELLE, 1986 ; BROSSARD et al., 1994 ; LAVELLE et al., 1992a ; PASHANASI et al., 1992). LAVELLE et al. (1992a) mesurent dans les turricules frais de *Pontoscolex corethrurus* des quantités de biomasse microbienne et d'azote minéral respectivement 5 et 2 fois plus importantes que dans le sol témoin (figure 4). Douze heures après leur excrétion, l'azote minéral et la biomasse microbienne des turricules diminuent fortement pour atteindre un niveau constant mais toujours supérieur au sol témoin. L'évolution des caractéristiques des turricules au cours de leur vieillissement est aussi soulignée par MARTIN (1991). Cet auteur compare les potentiels de minéralisation du carbone d'un turricule de *Millsonia anomala* et du sol témoin. Après plus d'un an d'incubation en conditions contrôlées, le potentiel de minéralisation est plus élevé dans le sol témoin (11 % du C total) que dans le turricule (3 %

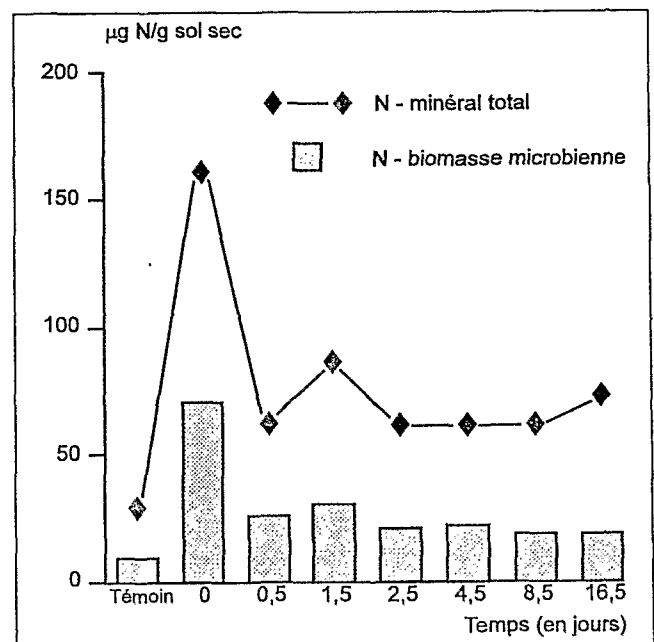


Figure 4. Concentration des turricules de *Pontoscolex corethrurus* en biomasse microbienne (N-biomasse microbienne) et en azote minéral (N-minéral) au cours du temps, en comparaison avec le sol non ingéré (témoin) (LAVELLE et al., 1992a).

du C total). Ce résultat est à mettre en rapport avec les caractéristiques micromorphologiques des turricules. BLANCHART *et al.* (1993) montrent que les turricules de *Millsonia anomala*, produits sur le même sol, sont formés à leur périphérie d'un cortex compact constitué de fines particules minérales. Cette gaine et la compaction de ces turricules en limitant les échanges d'eau et d'air avec le milieu ambiant, diminueraient l'activité minéralisatrice des micro-organismes emprisonnés dans les turricules.

Les vers de terre agissent sur les habitats microbiens en modifiant la structure du sol et la dynamique des nutriments durant le transit intestinal et au cours du vieillissement des turricules. Cependant l'importance de ces bouleversements varie beaucoup selon le type de vers de terre et le type de sol et leurs effets sur la productivité des plantes dépendent aussi de la biomasse de vers de terre et des caractéristiques du système racinaire (PASHANASI *et al.*, 1992).

Les termites et les fourmis

Dans les régions à climat trop sec pour les vers de terre, les termites et les fourmis sont les macro-organismes dominants (voir LAVELLE *et al.*, 1992b). Comparée à celle des vers de terre qui explorent l'ensemble du sol, l'action des termites et des fourmis est beaucoup plus localisée. Ces organismes creusent dans le sol des galeries dans lesquelles ils transportent du matériel minéral ou organo-minéral pour l'accumuler dans un nid. Les effets des activités de fouissement et de concentration de matériel sur les propriétés physico-chimiques et la productivité végétale ont été résumés dans de nombreux ouvrages faisant apparaître des actions controversées (LAL, 1987 ; LEE et WOOD, 1971). Cependant, ces études ont surtout porté sur la caractérisation des nids (ABBADIE et LEPAGE, 1989) ou des modifications observées durant le transit intestinal (BREZNAK, 1984) alors que les variations globales du fonctionnement microbologique du sol, sous l'effet de ces organismes, ont été très peu étudiées.

Conclusion

Pour assurer une productivité durable des sols en Afrique de l'Ouest, il est absolument nécessaire de connaître l'influence des facteurs édaphiques sur les processus de décomposition des résidus végétaux. Le sol constitue pour les micro-organismes impliqués dans ces processus un milieu hétérogène dans lequel leurs activités et leur répartition dépendent du potentiel hydrique, de la teneur en carbone assimilable par les micro-organismes et de la structure. Cependant, l'efficacité de l'utilisation par la plante des nutriments repose sur la synchronisation dans l'espace et dans le

temps de la minéralisation microbiologique des composés organiques et de la nutrition végétale. La valorisation optimale, par les cultures, des faibles réserves organiques de la plupart des sols de cette région repose donc sur la caractérisation précise de ces habitats et des facteurs capables de les modifier. Parmi les facteurs d'origine biologique, les racines et les macro-organismes (vers de terre, termites, fourmis) sont les plus importants.

Dans la rhizosphère, la drilosphère des vers de terre ou la termitosphère des termites, des structures spécifiques sont créées (zones compactées, agrégats rhizosphériques, nids et structures multiformes des termites). Cependant, les effets de ces structures sur les processus de décomposition de la matière organique sont encore très mal connus. Il n'existe pas, à l'échelle d'une ou plusieurs saisons culturales, de typologie précise de l'action des termites sur divers processus du sol. La connaissance du rôle des vers de terre, quoique plus avancée, est encore insuffisante pour imaginer une véritable gestion de leurs peuplements dans le cadre d'une approche globale de la gestion durable des terres. Outre la formation de nouvelles structures, les racines et les invertébrés du sol libèrent souvent dans le milieu des produits carbonés facilement assimilables, exsudats racinaires ou mucus intestinal des vers de terre, qui stimulent l'activité microbienne. Cette augmentation de l'activité microbologique conduit à la libération rapide et massive des principaux nutriments et à la consommation de produits carbonés.

Une gestion durable des terres doit partir d'un bilan carboné précis, détaillé dans ses dimensions spatiales et saisonnières, qui optimise les diverses fonctions de la matière organique : réservoir de nutriments pour la plante, substrat pour la microflore, ligands pour les agrégats, colloïdes porteurs de charges négatives pour fixer les cations, et aliment des termites et des vers de terre. Les conditions pour qu'un système de gestion soit durable sont les suivantes :

- l'intégration des formes de vie aussi diverses que possible pour optimiser le recyclage des nutriments ;
- la libération des principaux nutriments doit intervenir aux périodes où les cultures en ont le plus besoin ;
- la gestion des résidus organiques doit assurer à la faune des conditions édaphiques optimales avec pour effets, directs et indirects, l'entretien de la structure du sol.

La connaissance de l'ensemble de ces facteurs et de leurs interactions devrait permettre de définir des indicateurs biologiques du dysfonctionnement des processus minéralisation-nutrition, et de choisir des techniques culturales adaptées au maintien de la fertilité biologique des sols tropicaux.

Références bibliographiques

- ABBADIE L., LEPAGE M., 1989. The role of subterranean fungus comb chambers (*Isoptera*, *Macrotermittinae*) in soil nitrogen cycling in a preforest savanna (Côte d'Ivoire). *Soil Biol. Biochem.* 21: 1067-1071.
- ABBADIE L., MARIOTTI A., MENAUT J.-C., 1992. Independence of savanna grasses from soil organic matter for their nitrogen supply. *Ecology* 73: 608-613.
- AINA P.O., 1984. Contribution of earthworms to porosity and water infiltration in a tropical soil under forest and long term cultivation. *Pedobiologia* 26, 131-136.
- ANDERSON J.P.E., DOMSCH K.H., 1980. Quantities of plant nutrients in the microbial biomass of selected soils. *Soil Science* 130: 211-216.
- BARBER D.A., MARTIN J.K., 1976. The release of organic substances by cereal roots into soil. *New Phytol.* 76: 69-80.
- BAROIS I., LAVELLE P., 1986. Changes in respiration rate and some physiochemical properties of a tropical soil during transit through *Pontoscolex corethrurus* (*Glossoscolecidae*, *Oligochaeta*). *Soil Biol. Biochem.* 18: 539-541.
- BAROIS I., VILLEMEN G., LAVELLE P., TOUTAIN F., 1993. Transformation of the soil structure through *Pontoscolex corethrurus* (*Oligochaeta*) intestinal tract. *Geoderma* 56: 57-66.
- BERNHARD-REVERSAT F., 1981. Note sur l'influence du régime thermique et hydrique sur l'ammonification et la nitrification dans un sol de savane sahélienne. *Cahiers ORSTOM série pédologie* 28 : 147-152.
- BILLES G., GANDAIS-RIOLLET N., BOTTFNER P., 1986. Effet d'une culture de graminées sur la décomposition d'une litière végétale, marquée au ^{14}C et ^{15}N , dans le sol, en conditions contrôlées. *Acta oecologica* 7 : 273-286.
- BLANCHART E., LAVELLE P., 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* (*Gramineae*). *Biol. Fertil. Soils* 26: 417-425.
- BLANCHART E., 1992. Restoration by earthworms (*Megascolecidae*) of the macroaggregate structure of a destructured savanna soil under field conditions. *Soil Biol. Biochem.* 24: 1587-1594.
- BLANCHART E., BRUAND A., LAVELLE P., 1993. The physical structure of casts of *Millsonia anomala* (*Oligochaeta*: *Megascolecidae*) in shrub savanna soils (Côte d'Ivoire). *Geoderma* 56: 119-132.
- BOTTFNER P., BILLES G., 1987. La rhizosphère : site d'interactions biologiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 24 : 369-388.
- BREZNAK J.A., 1984. Biochemical aspects of symbiosis between termites and their intestinal microbiota, in invertebrate-microbial interactions. J.M. Anderson et al. (Ed.). In: Cambridge, Royaume-Uni, Cambridge University Press, p. 173-204.
- BROSSARD M., LAVELLE P., LAURENT J.Y., 1994. Digestion of a vertisol by an endogeic earthworm (*Polypheretima elongata*, *Megascolecidae*) increases soil phosphate extractability. *Eur. J. of Soil Biol*, in press.
- BRUAND A., MAHOMED S.O., PAGLIAI M., BEGON J.C., 1992. Modifications structurales (assemblage élémentaire) liées à l'activité racinaire au sein de sols limono-argileux. In: *Comptes rendus Acad. Sci., Paris*, t. 315, Série II : 757-764.
- BRUSSAARD L., SWIFT M.J., VAN DER VEIDE J., 1992. The role of soil biological activity in sustaining soil productivity in the (sub-)humid tropics. *Göttinger Beiträge zur Land-und Forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen* 71: 27-34.
- BRUSSAARD L., HAUSER S., TIAN G., 1993. Soil fauna activity in relation to the sustainability of agricultural systems in the humid tropics. In: *Soil Organic Matter Dynamics and Sustainability of Tropical Agriculture*, K. Mulongoy and R. Merckx (Ed.), Chichester, Royaume-Uni, John Wiley & Sons, p. 241-256.
- CHOTTE J.L., BOUSQUET N., LOURI J., LAURENT J.Y., 1991. Rôle de l'activité racinaire sur les modalités de stockage de l'azote dans le sol. Apport durée ^{15}N sur vertisol (Petites Antilles). In: IAEA-SM-313 : 420-423.
- CHOTTE J.L., MONROZIER L., VILLEMEN G., TOUTAIN F., 1992. Effet du mode de dispersion du sol sur la localisation de sa biomasse microbienne. Cas d'un vertisol. *Cahiers ORSTOM, série pédologie* 28 : 81-95.
- CORTEZ J., CHERQUI A., 1991. Plant growth and the mineralization of adsorbed ^{14}C and ^{15}N -labelled organic compounds. *Soil Biol. Biochem.* 23: 261-267.
- DANIEL O., ANDERSON J.M., 1992. Microbial biomass and activity in contrasting soil materials after passage through the gut of the earthworm *Lumbricus rubellus* Hoffmeister. *Soil Biol. Biochem.* 24: 465-470.
- DEXTER A.R., 1987. Compression of soil around roots. *Plant and Soil* 97: 104-406.

- DOMMERMUES Y., 1962. Contribution à l'étude de la dynamique microbienne des sols en zone semi-aride et en zone tropicale sèche. *Ann. Agro.* 13: 265-324.
- DOMMERMUES Y., MANGENOT F., 1970. *Ecologie microbienne du sol.*, Paris, France, Masson, 796 p.
- DORIOZ J.M., ROBERT M., CHENU C., 1993. The role of roots, fungi and bacteria on clay particle organization. An experimental approach. *Geoderma* 56: 179-194.
- ELLIOTT E.T., 1986. Aggregate structure and carbon, nitrogen, and phosphorus in native and cultivated soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 50: 627-633.
- FELLER C., 1993. Organic inputs, soil organic matter and functional soil organic matter compartments in low-activity clay soils in tropical zones. *In: Soil Organic Matter Dynamics and Sustainability of Tropical Agriculture*, K. Mulongoy and R. Merckx (Ed.), Chichester, Royaume-Uni, John Wiley & Sons, p. 77-88.
- FELLER C., BROSSARD M., FROSSARD E., 1992. Characterization and dynamics of organic matter in low-activity clay soils in West Africa. *In: Phosphorus Cycles in Terrestrial and Aquatic Ecosystems*. Tiessen H. and Frossard E. (Ed.) Proc. SCOPE/UNEP Regional Workshop, Nairobi, Kenya, March 1991, *in press*.
- FOSTER R.C., ROVIRA A.D., COCK T.W., 1983. Ultrastructure of the root-soil interface. Saint Paul, Etats-Unis, The American Phytopathological Society, 157 p.
- FOSTER R.C., 1986. The ultrastructure of the rhizoplane and the rhizosphere. *Ann. Rev. Phytopathol.* 24: 211-234.
- FRAGOSO C., LAVELLE P., 1991. Earthworms communities of tropical rainforest. *Soil Biol. Biochem.* 24: 12-19.
- GAMMACK S.M., PATERSON E., KEMP J.S., CRESSER M.S., KILLHAM K., 1992. Factors affecting the movement of microorganisms in soils. *In: Soil Biochemistry*, 7, G Stotzky and J.M. Bollag, Marcel Dekker, New York, Etats-Unis, p. 263-305.
- GRAY T.R.G., WILLIAMS S.T., 1971. *Soil Microorganisms*. Edimbourg, Royaume-Uni, Oliver and Boyd.
- GRIFFIN D.M., 1981. Water potential as a selective factors in the microbial ecology of soils. *In: Water Potential Relations in Soil Microbiology*, J.F. Parr, Gardner W.R. and Elliott L.F. (Ed.), SSSA Special Publication N° 9, Madison: 141-151.
- GUPTA V.V.S.R., GERMIDA J.J., 1988. Distribution of microbial biomass and its activity in different soil aggregate size classes as affected by cultivation. *Soil Biol. Biochem.* 20: 777-786.
- HATTORI T. 1988 Soil aggregates as microhabitats of microorganisms. *Rep. Inst. Agr. Res. Tohoku Univ.* 37: 23-36.
- HISSETT R., GRAY T.R.G., 1976. Microsites and time changes in soil microbe ecology. *In: The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*, Oxford, Royaume-Uni, Blackwell, J.M. Anderson and MacFayden A. (Ed.), p. 23-39.
- JENKINSON D.S., LADD J.N., 1981. Microbial biomass in soils: measurement and turnover. *In: Soil Biochemistry*, New York, Etats-Unis, 5, E.A. Paul and J.N. Ladd (Ed.), Marcel Dekker, p. 415-471.
- JUNG G., 1970. Variations saisonnières des caractéristiques microbiologiques dun sol ferrugineux tropical peu lessivé (Dior), soumis ou non à l'influence d'*Acacia albida* (Del.) *œcol. Plant*: 113-136.
- KILBERTUS G., 1980. Etude des microhabitats contenus dans les agrégats du sol, leur relation avec la biomasse bactérienne et la taille des procaryotes présents. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 12: 363-374.
- KILLHAM K., AMATO M., LADD J.N., 1993. Effect of substrate location in soil and soil pore-water regime on carbon turnover. *Soil Biol. Biochem.* 25: 57-62.
- KRETZSCHMAR A., 1987. Caractérisation microscopique de l'activité des lombriciens endogés. *In: Micromorphologie des Sols*, Fedoroff N., Bresson L.M. et Courty M.A. (Ed.). Plaisir, France, AFES, p. 325-330.
- LAL R., 1987. *Tropical Ecology and Physical Edaphology*. Chichester, Royaume-Uni, John Wiley.
- LAVELLE P., 1978. Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Paris, France, ENS, 301 p.
- LAVELLE P., 1983. The soil fauna of tropical savannas. II. The earthworms. *In: Tropical savannas*, Bourlière F. (Ed.), The Hague, Londres, Royaume-Uni, Elsevier, p. 485-504.
- LAVELLE P., MELENDEZ G., PASHANASI B., SCHAEFER R., 1992a. Nitrogen mineralization and reorganization in casts of the geophagous tropical earthworm *Pontoscolex corethrurus* (*Glossoscolecidae*). *Biol. Fertil. Soils* 14: 49-53.
- LAVELLE P., BLANCHART E., MARTIN A., SPAIN A., MARTIN S., 1992b. Impact of soil fauna on the properties of soils in the humid tropics. *In: Myths and Science of Soils of the Tropics*, R. Lal and P.A. Sanchez (Ed.), SSSA Special Publication N°29: 157-185.
- LAVELLE P., BLANCHART E., MARTIN A., MARTIN S., SPAIN A., TOUTAIN F., BAROIS I., SCHAEFER R., 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25: 130-150.

- LAVELLE P., GILOT C., 1994. Priming effects of macroorganisms on microflora: A key process of soil function? *In: Beyond the Biomass Ritz*, J. Dighton and K. Giller (Ed.), Wiley-Sayce, *in press*.
- LEE K.E., FOSTER R.C., 1991. Soil fauna and soil structure. *Aust. J. Soil Res.* 29: 745-775.
- LEE K.E., WOOD T.G., 1971. Physical and chemical effects on soils of some Australian termites, and their pedological significance. *Pedobiologia* 11: 376-409.
- LETEY J., JURY W.A., HADAS A., VALORAS N., 1980. Gas diffusion as a factor in laboratory incubation studies on denitrification. *J. Environ. Qual.* 9: 223-226.
- LINN D.M., DORAN J.W., 1984. Effect of water-filled pore space on carbon dioxide and nitrous oxide production in tilled and nontilled soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 48: 1267-1272.
- MARTIN A., 1991. Short and long-term effects of the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (*Megascolecidae*, *Oligochaeta*) of tropical savannas, on soil organic matter. *Biol. Fertil. Soils* 11: 234-238.
- MARTIN A., BALESSENT J., MARIOTTI A., 1992. Earthworms diet related to soil organic matter dynamics through ^{13}C measurements. *Œcologia* 91: 23-29.
- MOUREAUX C., 1965. Glycolyse et activité micro-biologique globale en divers sols ouest-africains. *Cahiers ORSTOM, série pédologie* 3 : 43-75.
- MOUREAUX C., 1967. Influence de la température et de l'humidité sur les activités biologiques de quelques sols ouest-africains. *Cahiers ORSTOM, série pédologie*, 5 : 393-418.
- PASHANASI B., MELENDEZ G., SZOTT L., LAVELLE P., 1992. Effect of inoculation with endogeic earthworm *Pontoscolex corethrurus* (*Glossoscolecidae*) on N availability, soil microbial biomass and the growth of three tropical fruit tree seedlings in a pot experiment. *Soil Biol. Biochem.* 24: 1655-1659.
- PIERI C., 1989. Fertilité des terres de savanes. Montpellier, France, ministère de la coopération/CIRAD, 444 p.
- SAUERBECK D.R., JOHNNEN B.G., 1976. Root formation and decomposition during plant growth. *In: Colloque IAEA-SM-211/16*: 141-147.
- SEIFERT J., 1964. Influence of the size of soil aggregates on the degree of nitrification. *Folia Microbiologia* 9: 115-120.
- SOMMER L.E., GILMOUR C.M., WILDUNG R.E., BECK S.M., 1981. The effects of water potential on decomposition processes in soil. *In: Water Potential Relations in Soil Microbiology*, J.F. Parr, Gardner W.R. and Elliott L.F. (Ed.), SSSA Special Publication N° 9: 97-117.
- STOTZKY G., 1986. Influence of soil mineral colloids on metabolic processes, growth, adhesion, and ecology of microbes and viruses. *In: P.M. Huang and M. Schnitzer (Ed.), Interactions of Soil Minerals and Natural Organics and Microbes*, SSSA Special Publication N° 17: 305-428.
- SWIFT M.J., HEAL O.W., ANDERSON J.M., 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Oxford, Royaume-Uni, Blackwell Scientific Publications.
- WILLIAMS S.T., SHAMEEMULLAH M., WATSON E.T., MAYFIELD C.I., 1972. Studies on the ecology of actinomycetes in soil. VI. Influence of moisture tension on growth and survival. *Soil Biol. Biochem.* 4: 215-225.
- YASHIDA T., 1975. Microbial metabolism of flooded soils. *Soil Biochem.* 3: 83-122.
- ZHANG B., ROULAND C., LATTAUD C., LAVELLE P., 1993. Activity and origin of digestive enzymes in gut of the tropical earthworm *Pontoscolex corethrurus*. *Eur. J. Soil Biol.* 29: 7-11.