

Action de la faune du sol sur l'humification des matériaux végétaux

PAR

Georges BACHELIER

Services Scientifiques Centraux ORSTOM, 74, route d'Aulnay, 93140-Bondy

SOMMAIRE

Non seulement la faune du sol participe très largement à la fragmentation des débris végétaux, mais elle peut aussi, selon les circonstances, en influencer plus ou moins fortement l'humification.

Vivante, la faune accroît l'activité biologique du milieu et peut ainsi accélérer les processus naturels d'humification ou de déshumification des matériaux végétaux. Ceci, en fonction de la nature de ces matériaux et du contexte climatique, pédologique et microbien. Certains animaux peuvent avoir une influence telle sur l'équilibre naturel qu'ils arrivent à en modifier assez profondément la nature et à en changer le degré d'humification ; l'action des vers de terre s'avère ainsi toute différente de celle des termites.

Morte, la faune agit sur l'humification des matériaux végétaux par les composés chimiques que ses cadavres sont susceptibles d'apporter au milieu. Les cadavres animaux renfermant de la tyrosine et du tryptophane, acides aminés aromatiques, nous sont apparus très efficaces pour, dans le cas de la tyrosine, accroître l'humification d'une sciure de résineux et, dans le cas du tryptophane, limiter la déshumification naturelle des coques d'arachides.

Cet article de synthèse a été rédigé dans le cadre d'une étude expérimentale, dont les résultats seront publiés en détail dans deux numéros de la Collection « Travaux et Documents » ORSTOM (BACHELIER, 1972 et 1973).

22 AVR. 1974 Ex1
O. R. S. I. O. M.

DÉGRADATION ET HUMIFICATION DES MATÉRIAUX VÉGÉTAUX.

Il est bien connu que dans la quasi totalité des sols, toute la litière végétale peut être entièrement ingérée par la faune avant d'être, pour sa partie non assimilée, définitivement minéralisée par la microflore, qui, au total, utilise environ 80 % de l'apport énergétique initial (MACFADYEN, 1961). Non seulement toute la litière végétale peut, après un temps variable selon la nature des matériaux, passer par le tube digestif des animaux du sol, mais cette litière y passe même plusieurs fois avant d'être complètement dégradée. KURCHEVA (1960, 1967), par des apports de naphthalène chassant les animaux, ou au contraire par des apports directs d'animaux, a montré que la faune des sols accélèrerait d'environ 5 fois la disparition des litières.

Moins étudiée, mais aussi très efficace, est l'attaque directe des feuillages encore verts par de nombreux phytophages, dont les excréments plus ou moins humifiés tombent saisonnièrement au sol, où ils sont alors lessivés par les pluies, et en général rapidement repris par les représentants de la faune édaphique.

Rappelons à ce sujet l'action des chenilles qui, dans nos forêts de feuillus, peuvent déterminer au printemps de véritables « pluies d'excréments » déjà fortement humifiés. L'apport de matière organique au sol fait par les sauteuses dans les steppes d'Asie est aussi très remarquable (STEBAYEN, NAPLEKOVA, GUKASYAN, 1954). Les pullulements d'escargots peuvent de même jouer localement un rôle considérable dans la destruction des feuillages. De nombreux autres exemples pourraient encore être cités.

Les éléments végétaux ingérés par la faune, pour leur partie non assimilée, sont au sein des excréments fortement fragmentés ; leur surface s'en trouve multipliée par 50 à 200 (VAN DER DRIFT, 1951 ; BACHELIER, 1963 b) et une partie des contenus cellulaires en a été libérée. Cette multiplication de la surface des végétaux permet à la microflore d'accroître considérablement le champ de son activité. VAN DER DRIFT et WITKAMP (1960) ont ainsi montré, par la mesure du dégagement de CO₂, que l'attaque microbienne de boulettes fécales de larves d'*Enoicyla pusilla* Burm (Trichoptère) était égale à sept fois celle des feuilles entières, mais peu supérieure à ces mêmes feuilles broyées mécaniquement.

Les éléments végétaux ingérés par la faune sont aussi, au sein des excréments, chimiquement plus dégradés, imbibés de substances énergétiques facilement accessibles et plus riches en enzymes, ce qui en facilite encore l'attaque secondaire par la microflore, qui, elle-même, a subi les conséquences de l'activité faunique et s'en est généralement trouvée modifiée.

De plus, de nombreux animaux, mais surtout les Lombricides, mélangent plus ou moins intimement les produits de leur digestion à la partie minérale du sol, dont ils améliorent ainsi considérablement les qualités physiques : structure, stabilité et rétention d'eau.

La dégradation des substances organiques d'origine végétale conduit, d'une part à du gaz carbonique et à de l'eau, et d'autre part à des éléments minéraux, à des substances énergétiques et à des composés azotés simples qui sont lessivés par les eaux de pluie, absorbés par les plantes ou retenus par les

sols (adsorption des argiles). A côté de cette dégradation directe des débris végétaux, existe conjointement une plus ou moins importante resynthèse de certains des produits de la dégradation. Cette resynthèse s'effectue en milieu humide, en aérobiose, à l'intérieur des tissus végétaux en décomposition, et généralement au sein d'un plasma bactérien. Les divers acides humiques ainsi formés acquièrent progressivement en se condensant une plus grande stabilité.

L'humification des feuilles s'effectue à l'intérieur même de celles-ci dès leur jaunissement et leur chute. Au sol, les feuilles perdent par lessivage une partie de leurs sucres, de leurs acides organiques et de leurs polyphénols. Ces derniers favorisent les synthèses humiques, mais rendent souvent les litières peu digestives pour la faune. EDWARDS et HEATH (1963) ont montré que le tannage des feuilles en rend l'ingestion plus difficile pour de nombreux animaux, dont notamment les vers de terre. L'humification des feuilles au sol se développe pendant la saison automnale. Les gels de l'hiver, en créant des conditions de pseudo-dessiccation, favorisent la condensation des substances humiques et préhumiques. Le début du printemps voit la fin de l'humification des litières feuillues et le début de leur lessivage humique.

D'après les différents travaux sur la chimie de l'humus, l'humification correspond à la fixation en chaînes latérales (en milieu basique et par voie bactérienne) de protéines et d'acides aminés sur des noyaux quinoniques dérivant des composés aromatiques sous l'influence des oxydases végétales et animales. L'azote ammoniacal rend le milieu basique et peut lui-même se fixer en forme hétérocyclique. Les acides humiques ainsi formés peuvent réagir avec les cations échangeables ou les sesquioxydes hydratés de fer et d'alumine pour donner des composés organo-minéraux. Ces derniers à leur tour peuvent s'agréger avec des argiles et des acides humiques simples pour donner des colloïdes organo-minéraux énergiquement floculables par le calcium (ALEXANDROVA, 1960 ; KONONOVA, 1961).

Une grande partie des acides humiques du sol dérive aussi de la lignine (HURST et BURGESS, 1967). La lignine, à l'air et en milieu humide, est dégradée par les champignons, les actinomycètes et plusieurs groupes de bactéries (PRÉVOT, 1970). Ses molécules très complexes se fragmentent en éléments plus simples qui donnent, après oxydations et déméthylations successives des noyaux aromatiques à fonction acide, puis à fonctions phénoliques et quinoniques. Ces noyaux aromatiques subissent alors des condensations secondaires, fixent des composés azotés (dont des acides aminés) et donnent des acides humiques ou des complexes humoligneux. Les acides humiques ainsi formés peuvent en effet inclure des fragments de lignine plus ou moins clivée, déméthylée et oxydée. MANSKAYA et KODINA (1968) ont fait ressortir le rôle des structures aromatiques dans la formation des acides humiques. FLAIG (1955), FLAIG et HAIDER (1968) ont montré l'importance des phénols issus de la lignine dans la structure des acides humiques.

Exception faite pour les tourbières, les matières humiques dans les sols sont annuellement détruites en quantités approximativement égales à celles qui sont synthétisées, puisqu'il n'y a pas d'accumulation de matières humiques dans les sols, mais simplement un temps mort, plus ou moins long, selon la nature des matières humiques, entre leur synthèse et leur dégradation. Les processus d'humification et de déshumification dépendent de tout l'ensemble des différents facteurs de l'écosystème que constitue le sol. Aussi, la nature et l'importance des diverses substances humiques dans les sols sont elles fonction du climat, de la nature des sols, de leur microflore et de leur végétation, et donc caractéristiques des divers équilibres pédologiques.

Il est généralement admis que par son action positive sur la dégradation des matériaux végétaux et son influence certaine sur l'activité biologique des sols, la faune favorise les processus d'humification. Rien ne prouve cependant *a priori* que ces diverses actions, directes ou indirectes, de la faune sur la dégradation des matériaux végétaux, doivent en favoriser obligatoirement l'humification. Celle-ci est en effet liée à tout l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques du milieu (JONGERIUS et SCHELLING, 1960 ; BACHELIER, 1963 a) et de nombreux auteurs ont pu souvent constater que la faune du sol, loin d'accroître les acides humiques, en déterminait au contraire la diminution (FRANZ, 1942 ; VAN DER DRIFT, 1951 ; DUNGER, 1958 ; NAGLITSCH, 1965).

Le but de cette note est d'examiner le rôle que peut jouer la faune du sol, tant vivante que morte, sur l'humification des matériaux végétaux et, si possible, d'essayer par quelques exemples, de mieux en saisir certains modes d'action.

ACTION DES ANIMAUX VIVANTS.

Il ressort de ce qui précède que la faune vivante doit pouvoir influencer quantitativement et qualitativement l'humification ou la déshumification des débris végétaux, mais cela, en fonction de l'ensemble des facteurs qui caractérisent l'équilibre en cause, et donc des modifications que cette faune peut y apporter.

1. Influence de la nature du matériel végétal.

Abstraction faite du contexte climatique, pédologique et microbien dans lequel ils peuvent évoluer, il est des matériaux végétaux qui s'humifient facilement et d'autres pas. Il en est qui renferment des acides humiques stables et d'autres qui, au contraire, se déshumifient rapidement.

DUNGER (1958) a ainsi montré que si des feuilles riches en azote voyaient leur teneur en acides humiques croître au cours de leur passage dans l'intestin de divers microarthropodes, dont notamment *Cylindroiulus*, par contre, les feuilles pauvres en azote subissaient au cours de ce passage une très nette déshumification. La faune vivante des sols catalyserait donc plus la dynamique des sols qu'elle n'en modifierait l'orientation des fonctions.

Nous avons pu, de même, faire au cours de nos expériences les quelques observations suivantes :

Une litière de pommier humifiée, récoltée à la fin de l'hiver, donc fortement humifiée et encore peu lessivée, a subi, même sèche, une déshumification naturelle, mais évidemment beaucoup plus marquée en conditions humides. Cette déshumification a été accrue par la présence des Isopodes (*Porcellio scaber*, *P. laevis*, *Armadillidium nasutum*, *A. vulgare*), par celle des Collemboles (*Tullbergia krausbaueri*) et par celle des Enchytréides. Seul, le Myriapode *Polydesmus angustus* a légèrement freiné cette déshumification.

Le foin est un matériel encore vert et peu humifié, et bien qu'à l'état humide son pH puisse demeurer acide et voisin de 5, il présente ordinairement une humification qui compense la minéralisation du matériel végétal, main-

tient à peu près constante la quantité totale d'acides humiques et donne donc un produit évolué beaucoup plus humifère.

L'apport de microarthropodes (*A. nasutum*, *P. angustus*) ne semble pas avoir eu d'influence notable sur l'humification d'un foin, bien que, là encore, la proportion d'acides humiques bruns paraisse avoir été favorisée.

Les feuilles vertes, si elles conservent une humidité suffisante, tendent normalement à s'humifier en donnant des acides humiques de plus en plus stables (accroissement de la proportion d'acides humiques bruns). Soit, par exemple, deux types de feuilles totalement différentes, à savoir des feuilles de lierre et des feuilles de ronce :

Les feuilles cireuses de lierre, riches en substances énergétiques de nature glucidique, en substances cellulosiques et en substances préhumiques, n'ont pas tendance à s'humifier malgré un pH qui devient rapidement basique.

Par contre, les feuilles de ronce, beaucoup moins « succulentes » que les feuilles de lierre, offrent une synthèse des acides humiques rapide et bien marquée ; cette humification s'effectue à un pH de 6 à 7 et elle est d'autant plus importante que les tissus des feuilles sont moins lésés, ce qui correspond à la synthèse classique des composés humiques par voie biologique, à l'intérieur des cellules végétales mortes, et antérieurement à la déchirure de leurs parois.

Les phasmes (*Carausius morosus* pour le lierre et *Medaura brunneri* pour la ronce), en ingérant et en fragmentant ces feuilles, en ont diminué la quantité totale de composés organiques de nature préhumique, mais, compte tenu de la minéralisation des feuilles, ils ont apporté à la surface du sol un matériel comparativement plus humique et surtout plus riche en substances énergétiques immédiatement disponibles.

Les substances humiques incluses dans les excréments de *Carausius morosus* (phasme du lierre), maintenus humides ou sous régime à dessiccation périodique, ont eu tendance à diminuer, tant en valeur absolue qu'en valeur relative et corrigée, c'est-à-dire compte tenu de la minéralisation des excréments.

Les substances humiques incluses dans les excréments de *Medaura brunneri* (phasme de la ronce), maintenus humides ou sous régime à dessiccation périodique, ont eu tendance au contraire à s'accroître, même en ne tenant pas compte de la minéralisation partielle de ces excréments. Qualitativement, la proportion d'acides humiques bruns a peu varié dans les feuilles de ronce mais s'est nettement accrue dans les excréments de *Medaura brunneri*.

Les racines de maïs ont un pH voisin de la neutralité, devenant rapidement basique. Elles s'humifient fortement en se décomposant, et cette humification apparaît d'autant plus importante que le milieu demeure plus chaud et constamment humide, comme c'est généralement le cas dans les sols. Une importante diminution des acides fulviques et des glucides accompagne cette évolution.

Les Isopodes (association de quatre espèces ou *Oniscus asellus* seul), tout en accélérant la dégradation de ces racines, en ont favorisé l'humification, même sans tenir compte de la fraction de racines minéralisées.

Diverses sciures de bois (sciure mixte ou sciure de chêne) maintenues constamment humides ou non, régulièrement retournées ou pas, ont conservé un pH de 4,5 à 5 et ont subi une déshumification (cas de la sciure mixte) ou une légère humification (cas de la sciure de chêne), d'autant plus forte que la température était plus élevée et le milieu plus aéré.

Les Isopodes (*A. vulgare*, *O. asellus*) ont accru l'activité biologique et la minéralisation de la sciure, mais en ont aussi favorisé la déshumification. Des larves de Scarabéides ont au contraire freiné cette déshumification. Les vers de terre vivants ont eu aussi une action stimulante sur l'activité biologique des sciures ; ils en ont remonté le pH et en ont fortement favorisé la minéralisation. Rappelons que, par leur travail de fouissage, les vers de terre peuvent contrecarrer la formation des zones de réduction, mais que, par l'enfouissement des matières organiques fermentescibles dans les sols lourds, ils peuvent au contraire en créer.

Les vers de terre vivants n'ont pas limité la déshumification de la sciure mixte, le noircissement observé de cette sciure étant dû au développement d'un champignon.

Nous verrons, par contre, plus loin que les vers de terre morts peuvent stimuler, encore plus que les vers vivants, l'activité biologique au sein des sciures, leur minéralisation et leur humification.

Il est essentiel, quand on parle d'humification ou de déshumification d'un matériel végétal, de préciser si l'on en juge simplement d'après les variations globales des acides humiques ou en tenant compte de la fraction de matériel qui s'est minéralisée. Il est en effet possible qu'un animal puisse donner des excréments très riches en acides humiques à partir d'un matériel végétal peu humique, mais, si cet animal favorise simultanément et très fortement la minéralisation de ce matériel végétal, il se peut qu'en fin de compte le bilan humique global soit négatif. Nous avons déjà eu l'occasion de discuter de l'importance qu'à notre avis il faut accorder à cette expression des résultats (BACHELIER, 1972).

Il faut aussi tenir compte du facteur temps, et voir si l'humification naturelle du matériel végétal, après un certain laps de temps, ne rejoint pas, et éventuellement même ne dépasse pas, l'humification de ce même matériel transformé en excréments. Par exemple, les excréments de chenilles qui tombent de la voûte des forêts sont incontestablement plus humiques que les feuilles encore vertes dont ils proviennent, mais ces mêmes feuilles, à poids égal, peuvent en s'humifiant naturellement au sol donner plus de substances humiques qu'on en trouve dans les excréments, compte tenu que l'évolution secondaire toujours possible des excréments serait encore à considérer.

Il est enfin à noter que généralement nous nous sommes volontairement limités dans nos expériences à l'humification des matériaux végétaux en dehors des sols. Le problème dans la nature est en fait beaucoup plus complexe et le résultat de l'humification des matériaux végétaux dépend de l'ensemble des facteurs qui constituent l'écosystème pédologique. L'équilibre du sol n'est en effet que la résultante dynamique d'une multiplicité de facteurs interdépendants, dont la faune n'est qu'un simple élément (BACHELIER, 1963 a, 1968, 1971) ; d'où la nécessité de connaître le contexte dans lequel agit la faune pour en apprécier l'action possible sur les processus d'humification.

2. Influence du contexte climatique.

L'élévation de température a accéléré dans nos expériences les divers processus biologiques, dont notamment ceux de l'humification dans le cas du foin, des racines de maïs ou de la sciure de chêne, et ceux de la déshumification dans le cas de la litière de pommier ou de la sciure mixte. L'élévation de la température accroît aussi toujours fortement la minéralisation des substances végétales, ce qui pourrait peut-être parfois déterminer une humification plus forte de la fraction restante par accumulation relative des substances humiques. L'expérience nous a cependant montré, avec un mélange de sciure et de luzerne (BACHELIER, 1963 a), que la production d'acides humiques tend, pour une même quantité de matière organique disparue, à diminuer avec l'élévation de température, soit qu'il se synthétise moins de substances humiques, soit que la déshumification en détruise davantage, soit vraisemblablement les deux à la fois.

Pour ce qui est de l'influence des périodes de dessiccation, EL HALFAWI, VAN CLEEMPUT et VAN DEN HENDE (1969) ont observé que des conditions alternées d'humidité et de sécheresse avaient favorisé dans une litière de ray-grass la minéralisation de l'azote, la diminution du rapport C/N et la formation des acides humiques. Mais, dans nos expériences, les dessiccations périodiques ont, au contraire, freiné la disparition des matériaux végétaux et en ont diminué l'humification. Elles ont même, dans le cas de la sciure mixte, accéléré la déshumification de cette dernière. Par contre, elles ont pu parfois légèrement favoriser la synthèse des acides humiques bruns (cas de la ronce par exemple). Nous retrouvons là les conclusions auxquelles nous étions déjà précédemment parvenus (BACHELIER, 1963 a, 1968), de même que VAN SCHREVEN (1967).

3. Influence du contexte pédologique.

D'anciennes études pédologiques (rappelées dans BACHELIER, 1968) nous ont plusieurs fois montré qu'une corrélation étroite pouvait exister dans les sols de même nature entre leur richesse chimique et leur teneur en acides humiques.

Il est, par exemple, bien connu qu'à apport végétal identique les sols ferrallitiques sont moins humiques et plus riches en acides fulviques que les sols bruns de nos régions tempérées (BACHELIER, 1963 a, 1968), mais, parmi les sols ferrallitiques, ce sont les plus riches qui sont aussi les plus humiques, car leur activité biologique est plus forte et surtout plus diversifiée, les synthèses humiques y sont plus importantes et la protection des substances humiques plus efficace.

L'action de la faune vivante (termites mis à part) contribue généralement à accroître l'humification des sols riches.

Qui dit plus riche en bases, dit aussi pH moins acide, mais l'expérience nous a montré que dans les matériaux végétaux se décomposant en dehors de l'écosystème pédologique, le pH n'est qu'un facteur secondaire, jouant plus ou moins selon les conditions du milieu, et dont l'action ne semble pas liée à ses propres variations. Il peut se manifester, selon les cas, de très fortes humifications, aussi bien en milieu acide qu'en milieu basique.

Les variations de pH des divers matériaux végétaux sur lesquels nous avons expérimenté nous ont ainsi montré que le foin, qui dans nos expériences s'est nettement humifié, a conservé au cours de son évolution un pH de 4,5 très voisin de celui de la sciure mixte qui, elle, s'est déshumifiée. De même, pour les racines de maïs et les feuilles de lierre, qui, bien que présentant des humifications entièrement différentes, ont cependant toutes deux rapidement acquis un pH de 8.

Rappelons que BONNEAU, DUCHAUFOUR et MANGENOT (1964) ont observé que l'humification de la sciure de hêtre apparaît plus importante en milieu acide qu'en milieu basique. Par contre, JACQUIN et MANGENOT (1960) étudiant l'humification de tas de copeaux de bois blanc (hêtre et accessoirement frêne et peuplier) ont remarqué que, dans le cas d'un faible pH et de la pourriture blanche, les débris végétaux demeuraient distincts et de couleur claire; le rapport acides fulviques sur acides humiques y était élevé, le taux d'azote faible et les composés hydrosolubles abondants. Mais, après chaulage du tas de copeaux rendant son pH supérieur à 7, ces auteurs ont pu constater une forte altération du milieu, une élévation du taux d'azote et une synthèse accrue des acides humiques bruns aux dépens des composés hydrosolubles.

Dans nos expériences, les vers morts ont plus contribué à l'humification de la sciure de chêne dont ils ont peu modifié le pH acide qu'à l'humification de la sciure de résineux dont ils ont rendu le pH fortement basique pendant 1 mois.

Il est néanmoins vraisemblable que les animaux, en déterminant localement des pH moins acides, puissent très souvent favoriser les processus d'humification; car nous ne mesurons en fait que des valeurs moyennes de pH, alors que les processus d'humification se passent à l'échelle moléculaire.

Si nous avons volontairement conduit une grande partie de nos expériences en dehors du facteur sol, nous y avons cependant parfois introduit diverses argiles, dont notamment de la kaolinite et de la montmorillonite.

La kaolinite a souvent eu une action négative sur la minéralisation des matériaux végétaux et en a limité l'humification. Cette argile semble même parfois pouvoir faciliter la dégradation des acides humiques. Mais, à taux raisonnable, elle ne contrarie guère l'activité biologique des milieux, et elle n'a pas limité, dans nos expériences, l'action stimulante des vers de terre sur l'activité biologique des sciures.

La montmorillonite, par son seul apport, a accru le pH des sciures d'une unité et demie. Elle a pu en accroître légèrement la minéralisation, mais elle n'en a généralement pas favorisé l'activité biologique en milieu liquide, comme c'est le cas dans la mesure de l'absorption d'oxygène en flacon d'eau. Cette argile a, dans nos expériences, fortement limité l'action stimulante des vers sur l'activité biologique des sciures. Elle a aussi freiné l'humification des racines, mais elle a par contre très fortement contrecarré la déshumification de la sciure mixte, surtout en régime à dessiccation périodique. FILIP (1968) avait déjà montré que la bentonite pouvait freiner l'humification des matières organiques dans les cultures liquides des divers micro-organismes du sol, et la favoriser au contraire dans les cultures sur sable.

4. Influence du contexte microbien.

Le contexte microbien ne peut être dissocié de la nature physico-chimique des sols dont il fait partie, de l'apport végétal et du climat.

De nombreux champignons lignivores sont maintenant bien connus (PRÉVOT, 1970). Un simple extrait aqueux de *Stereum hirsutum* peut, par exemple, favoriser l'humification d'une sciure de résineux en 1 à 2 mois à 20°.

Plusieurs expériences antérieures (BACHELIER, 1961, 1963 a) nous ont permis de vérifier que la déshumification était essentiellement d'origine microbienne, et nous ont aussi permis de constater que les flores humifiantes et les flores déshumifiantes demeuraient plus ou moins actives selon les sols. Rappelons le cas des sols ferrallitiques pauvres qui, à apport végétal égal, sont moins humiques que les sols bruns de nos régions. De même, l'examen d'une herbe, appliquée dans des conditions identiques sur des sols de différente nature, montre au microscope des humifications plus ou moins fortes : 2 à 3 fois plus importantes, par exemple, sur un sol brun calcaire que sur un sol rouge ferrallitique.

Dans une expérience plus récente, nous avons humidifié des échantillons d'une sciure de résineux avec respectivement des extraits aqueux de sol brun calcaire, de sol podzolique et de sol ferrallitique. Une série de ces échantillons a été maintenue 2 mois à 7° et une autre série 2 mois à 20°. Les moyennes des résultats de l'humification de ces divers échantillons sont donnés dans le tableau 1 suivant :

TABLEAU 1

Teneur en acides humiques (exprimés en mg de C) de divers échantillons d'une sciure de résineux humidifiés avec divers extraits aqueux de sols

	Témoin	+ extrait aqueux		
		Sol brun calcaire	Sol podzolique	Sol ferrallitique
à 7°	12,1	13,7	10,6	11,3
à 20°	13,4	14,1	11,0	13,2

Tous les échantillons de sciure, par rapport à leur teneur en acides humiques du départ, se sont déshumifiés au cours de l'expérience ; mais la microflore du sol brun calcaire a limité cette déshumification, alors que celle du sol podzolique et, à un degré bien moindre, celle du sol ferrallitique l'ont accrue. Des expériences avec humidification de la sciure par des solutions minérales nous ont montré que ce n'était pas l'apport minéral des extraits aqueux qui pouvait avoir favorisé l'humification de la sciure mais bien leur microflore.

La même expérience a été faite avec, en plus, apport d'Isopodes. Dans tous les échantillons, par leur présence, par leur activité, et parfois par leurs cada-

vres, les Isopodes ont accru la minéralisation de la sciure, ont accru son potentiel d'activité biologique et en ont freiné la déshumification ; mais les petites quantités de sol brun calcaire renfermées au départ dans l'intestin des Isopodes ont faussé l'influence conjointe des divers extraits aqueux de sols.

5. Spécificité des animaux.

Nous avons vu que, le plus souvent, la faune vivante du sol n'agit pas directement sur l'humification des matériaux végétaux, mais qu'elle peut y accroître l'activité biologique et y développer les diverses réactions biochimiques qui s'y réalisent habituellement, y compris celles qui participent aux processus d'humification ou de déshumification. Un même animal peut ainsi, en activant simplement les processus biochimiques naturels, favoriser l'humification d'un matériel végétal et, au contraire, accroître la déshumification d'un autre matériel. Il est cependant à noter, que dans les cas de déshumification accélérée par la faune, la proportion relative des acides humiques bruns se trouve souvent accrue.

Inversement, pour un même matériel végétal de départ, deux animaux différents peuvent avoir une action opposée sur l'humification de ce matériel, si les modifications que l'un d'eux apporte au milieu suffisent à y créer des conditions favorables à un changement de l'équilibre humification-déshumification. Nous verrons plus particulièrement ce second cas en traitant plus loin de l'action des animaux morts.

Dans les expériences que nous avons pu faire avec les cloportes (Isopodes), il a le plus souvent été observé une diminution des matières humiques dans les excréments de ces animaux par rapport aux matières humiques présentes dans les feuilles ingérées. STRIGANOVA (1968) avait déjà montré que, dans la dégradation du bois, les cloportes (*Porcellio scaber*, *Tracheoniscus rathkei* et *Armadillidium pulchellum*) manifestaient une action pulvérisatrice importante, mais avaient, par contre, une action totalement négative sur l'humification de ce matériel végétal.

Les Collemboles et les Acariens nous ont paru par leur activité pouvoir accélérer les diverses fonctions bactériennes des sols, et donc pouvoir aussi bien favoriser les processus d'humification que ceux de déshumification, selon les divers équilibres pédologiques. NAGLITSCH (1965) avait déjà observé une action déshumifiante ou neutre de *Folsomia fimetaria* vis-à-vis de diverses feuilles.

Plusieurs observations laissent supposer que les larves de Diptères favoriseraient la déshumification des matériaux végétaux qu'elles réduisent en bouillie, si le produit de leur ingestion ne se trouve pas bien incorporé au sol et ne bénéficie pas d'une aération suffisante. Des milieux herbacés peuvent en effet être réduits en bouillie en quelques jours par des larves de Sciaridae ou de Scatopsidae. Mais, en général, les larves de Diptères mélangent activement leurs excréments au sol, souvent même plus activement que ne le font les Enchytréides.

Des litières feuillues ou des pailles peuvent être rapidement transformées en terreau bien humique par des larves de Bibions ou des larves de Tipules. KURCHEVA (1960) a même observé une synthèse favorisée des substances humi-

ques dans l'intestin des larves de *Tipula scripta*. Les grosses larves de Scarabéides favorisent aussi l'humification des milieux ligneux dans lesquels elles demeurent, en abandonnant la lignine à l'air dans le milieu humide et plus basique que constituent leurs excréments.

On sous-estime trop souvent l'importance des larves dans les sols, car, si leur action est limitée dans le temps et dans l'espace, elle est par contre extrêmement importante et, en quelques jours, un pullulement de larves de Diptères peut modifier une litière plus profondément que ne le ferait en de nombreux mois une population normale de microarthropodes.

Pour les vers de terre, la plupart des auteurs s'accordent à leur trouver une action nettement favorable à l'humification des sols, tout au moins dans les régions tempérées (FRANZ, 1955, par exemple).

STRIGANOVA (1968) a trouvé une augmentation substantielle des acides humiques et des acides fulviques dans les bois en décomposition colonisés par les vers de terre (*Dendrobaena rubida*). Ce même auteur, rappelons-le, avait au contraire constaté une action négative des Isopodes dans l'humification des bois. HEUNGENS (1969) a observé, en Belgique, que de nombreux vers de terre pouvaient accélérer les processus d'humification et de minéralisation de la litière de conifères. Introduits dans les composts, les vers favorisent aussi l'évolution des matières organiques et donnent un terreau à rapport C/N plus faible que celui obtenu avec les seuls microorganismes (MEYER, 1943).

M^{me} JEANSON (1960) a montré que les vers accélèrent la disparition de la matière organique libre du sol, en même temps qu'en augmentait la teneur en carbone de la fraction lourde, par suite d'une fixation de la matière organique humifiée sur la fraction argileuse. L'action des vers a ainsi permis dans l'expérimentation de M^{me} JEANSON, la fixation d'une quantité moyenne de carbone de 25 % supérieure à celle fixée par les seules fermentations ; ce qui a, par ailleurs, fortement influencé la stabilisation de la structure du sol (MONNIER et M^{me} JEANSON, 1965).

En fait, l'action très souvent favorable des vers sur l'humification de leur milieu s'effectue essentiellement par des voies secondaires, car la concentration des substances humiques varie en général peu durant le passage des diverses substances végétales à travers le tube digestif des vers (DUNGER, 1963). De plus, et bien que le résultat de l'action des vers tende le plus souvent à créer des conditions favorables aux processus d'humification, nous avons observé au cours de nos expériences que les vers pouvaient fort bien, ou favoriser l'humification d'une sciure, ou en accélérer la déshumification, selon la nature même de la sciure et les conditions physico-chimiques de son évolution. Les vers contribuent surtout, par mixage des débris végétaux avec la terre, à la stabilisation des acides humiques nouvellement formés dans des complexes colloïdaux qui enrobent les particules minérales en donnant un humus doux au toucher, ou « mull ».

Par leur activité mécanique et leur rôle dans la dégradation des substances végétales, les vers ont aussi une action maintenant bien prouvée sur les diverses caractéristiques physico-chimiques des sols (FRANZ, 1955) et leur activité biologique.

De nombreux auteurs ont mis en évidence, en fonction des milieux et de la nature des matières organiques, les modifications quantitatives et qualitatives apportées par les vers à la microflore du milieu (DAY, 1950 ; RUSCHMANN, 1953 ;

SCHUTZ et FELBER, 1956 ; PARLE, 1963 ; KOZLOVSKAJA, 1969). Une accumulation de vitamine B12 a été constatée dans les sols à vers de terre des régions tempérées et à été rapportée plus à la quantité de vers présents qu'à la nature des espèces (ATLAVINYTE et DACIULYTE, 1969). Les vers peuvent facilement doubler l'absorption d'oxygène des sols qu'ils colonisent (SACHEL, 1960). Même après retrait des vers, les milieux végétaux dans lesquels ils ont vécu conservent une activation de leur décomposition liée à une population bactérienne plus importante, comme ceci a notamment été observé par ANSTETT (1951) dans une expérience sur la décomposition de sarments de vigne en présence d'*Eisenia foetida*.

Les Nématodes, de leur côté, peuvent, grâce à leur petite taille, pénétrer dans les plus fins capillaires du sol et se trouver, dans les cellules des débris végétaux en cours d'altération, directement au contact des plasmas bactériens synthétisant les acides humiques. Nous avons plusieurs fois constaté une synthèse accrue des acides humiques dans les débris végétaux après un développement massif des nématodes, notamment dans des champignons de Paris.

Enfin, il ne faut pas oublier les Termites des régions intertropicales qui, en ingérant souvent plus de la moitié des apports végétaux et en poussant très loin la dégradation chimique des matières organiques, contrecarrent au contraire très nettement les synthèses humiques.

Les Termites assimilent surtout les hémicelluloses, l'amidon, les sucres, tous corps plus abondants dans l'aubier et les bois morts déjà fortement colonisés par les bactéries et les champignons. Les Termites du bois possèdent pour la digestion de la cellulose des protozoaires flagellés très particuliers dans leur panse rectale. Les *Termitidae* possèdent des bactéries cellulolytiques dans leur intestin postérieur. Les Termites champignonnistes utilisent des champignons pour dégrader la lignine et démasquer la cellulose (GRASSE, 1959).

De nombreux termites ouvriers paraissent aussi pouvoir détruire les matières humiques déjà existantes dans les horizons supérieurs du sol et n'excréter qu'un sol libre d'humus ; tel serait le cas des *Cubitermes*, des *Apicotermes*, des *Thoracotermes* (*Microcapritermitinae*) et de certains *Cornitermes* (*Nasutitermitinae*).

ACTION DES ANIMAUX MORTS.

La faune du sol, quand elle est vivante, peut donc agir sur l'humification des matériaux végétaux en y accroissant l'activité biologique ; ce qui, selon les milieux, peut aussi bien favoriser les processus d'humification que les processus de déshumification.

Mais, la faune du sol peut, d'autre part, favoriser l'humification des matériaux végétaux en apportant par ses cadavres des composés organiques susceptibles de favoriser les synthèses humiques.

Les composés phénoliques, issus de la lignine des végétaux ou des synthèses microbiennes, participent très largement aux synthèses des acides humiques (FLAIG et HAIDER, 1968). Mais, de nombreux auteurs (JACQUIN, 1960 ; CARLES et DECAU, 1960 ; SWABY et LADD, 1962 ; DECAU, 1967) ont aussi montré l'importance des composés azotés simples, et notamment des acides aminés,

dans la synthèse des acides humiques ; ceci toujours en étroite liaison avec les conditions physico-chimiques du milieu. SIMONART, BATISTIC et MAYAUDON (1967) ont mis en évidence une humo-protéine dans trois types de sols différents et sont même parvenus à isoler directement une protéine d'un acide humique.

Nous avons souvent observé dans nos expériences que, quand les vers de terre venaient à mourir, leurs cadavres avaient une action bien plus stimulante que celle des vers vivants sur l'activité biologique des sciures, leur minéralisation et leur humification. De plus, dans les expériences conduites avec des vers morts, desséchés, et réduits en poudre, l'action humifiante de ceux-ci a été trouvée d'autant plus importante qu'ils avaient été déshydratés à plus faible température ; les vers lyophilisés furent sans conteste les plus actifs.

L'apport d'azote et les modifications du pH ne pouvant à eux seuls expliquer l'action stimulante et humifiante des vers morts, on a rapidement été amené à penser que cette action était due à des composés protidiques thermo et xérolabiles, vraisemblablement des protéines ou des acides aminés. Ceux-ci constituent en effet 55 à 70 % du poids sec des vers de terre, et l'influence favorable des vers morts sur la fertilité des sols par nitrification de leurs protéines a d'ailleurs souvent été observée (RUSSEL, 1910 ; DREIDAX, 1931 ; HOPP et SLATER, 1948 et 1949).

Pour vérifier cette hypothèse, nous avons étudié l'action de divers cadavres animaux lyophilisés et réduits en poudre, puis celle de divers composés azotés, et enfin celle de divers acides aminés aliphatiques ou aromatiques, d'une part sur l'humification d'une sciure de résineux, et d'autre part sur l'évolution humique de coques d'arachides broyées (1) ; ceci afin de rechercher ensuite si les composés chimiques trouvés susceptibles de favoriser l'humification n'existaient pas préférentiellement dans les poudres d'animaux favorisant aussi cette humification.

Dans un premier temps, nous avons additionné à des échantillons de sciure de résineux un poids de poudres d'animaux morts et lyophilisés correspondant chacun à un apport sensiblement égal d'azote ; après que les échantillons aient été maintenus 2 mois, à humidité constante voisine de la capacité de rétention et à température de 20°, nous en avons mesuré les teneurs en acides humiques, la perte de poids et la capacité d'absorption d'oxygène en flacon d'eau (BACHELIER, 1968 - annexe).

Dans un second temps, et dans les mêmes conditions expérimentales, nous avons additionné à des échantillons de sciure de résineux respectivement de l'urée, divers acides aminés aliphatiques (glycocolle, sarcosine, alanine, leucine,

(1) La sciure de résineux et les coques d'arachides sont deux matériaux ligneux difficilement décomposables et appartenant à des bandes climatiques totalement différentes. La lignine est une source importante de la portion aromatique des acides humiques. Au cours de la dégradation des matériaux végétaux, la lignine se dépolymérise, et les monomères déméthoxylés et oxydés en quinones, qui en résultent, se recondensent ensuite en incluant des composés azotés (MANSKAYA et KODINA, 1968 ; PRÉVOT, 1970). JACQUIN (1963) a montré l'importance capitale pour l'évolution des sols de la possibilité pour les matériaux ligneux d'évoluer selon des voies multiples. S'ils demeurent incolores et libèrent des substances hydrosolubles acides, ces matériaux peuvent aider à la formation de complexes pseudo-solubles, à l'entraînement du fer et à la podzolisation. S'ils évoluent, au contraire, en un terreau foncé et donnent directement des acides humiques insolubles, ils permettent l'édification d'un complexe argilo-humique englobant le fer et freinant le lessivage.

sérine, cystine, arginine, glutathion et acide glutamique), divers acides aminés aromatiques (tyrosine, tryptophane, proline et histidine) et divers composés protidiques (peptone, hydrolysât de caséine, extrait de viande et insuline).

L'urée et, à un degré moindre, le glyco-colle ont très nettement accru la minéralisation de la sciure de résineux, mais n'en ont pas favorisé l'humification. Par contre, la tyrosine, quoique peu soluble, et n'ayant que peu favorisé la minéralisation de la sciure, en a cependant fortement et rapidement accru l'humification. (L'apport de glucose n'a pas renforcé cette action et l'apport de la solution minérale de Heller semble même l'avoir fortement freinée).

Inversement, la cystine a peu modifié la minéralisation de la sciure de résineux; elle semble même en avoir freiné l'activité biologique, et réduit l'humification naturelle.

Dans un troisième temps, l'étude chromatographique des extraits à l'éthanol des diverses poudres animales utilisées nous a montré que la tyrosine se répartissait approximativement dans ces poudres proportionnellement à l'influence plus ou moins forte que celles-ci avaient eu sur l'humification de la sciure de résineux (cf. Tableau 2).

TABLEAU 2

Teneur en Tyrosine de diverses poudres d'origine animale et influence de celles-ci sur l'humification, la perte de poids et le potentiel d'activité biologique d'une sciure de résineux

	(1) Tyrosine	(2) Humification	% perte de poids	$\frac{\text{mg}}{100} \text{O}_2$ en flacon d'eau (0,25 g/7 j/20°)
Doryphores.....	10	× 5,6	16,1	213
Oryctes.....	5	× 2	12,3	120
Isopodes.....	3	× 3	13,0	203
Lombricides a).....	2	× 1,0 à 1,6	11,1	120
Lombricides b).....	2	× 1,8 à 2,4		
Hannetons.....	0,5	× 1,5 à 2	11,7	137
Viande de bœuf.....	0,5	× 1,5	7,5	81
Témoin.....		<i>mgC. ac. hum.</i>		
10 g de sciure de départ.....		9,47 10,00	2,8	66

(1) Importance comparée des taches sur les chromatogrammes.

(2) Soustraction faite des composés humiques, apportés par les poudres d'animaux, et qu'on suppose non minéralisées en fin d'expérience.

L'étude chromatographique des extraits à l'eau a confirmé celle des extraits à l'éthanol.

Il apparaît donc que si la tyrosine n'a, sans nul doute, pas été le seul fac-

teur de l'action des diverses poudres sur l'humification de la sciure de résineux, elle en a néanmoins été certainement le principal facteur.

Ceci nous montre que la faune des sols peut plus ou moins fortement agir sur l'humification des matériaux végétaux en fonction de la teneur en acides aminés de ses cadavres, et compte tenu des acides aminés les plus favorables à l'humification de chaque matériel végétal.

En effet, si nous répétons ce même genre d'expérience avec des coques d'arachides, autre matériel ligneux très difficilement décomposable, nous obtenons des résultats tout différents.

Contrairement à la sciure de résineux, les coques d'arachides broyées, maintenues humides et à 20°, se sont très fortement déshumifiées en deux mois, quels que soient les traitements auxquels elles ont été soumises.

Concernant l'action des animaux morts sur l'humification des coques d'arachides broyées, c'est la poudre de viande de bœuf et la poudre de Doryphores qui en ont le plus freiné la déshumification. La poudre de Hannetons et la poudre de Lombricides l'ont peu modifiée. La poudre d'Oryctes et surtout la poudre d'Isopodes paraissent même l'avoir accélérée.

Les diverses poudres de Coléoptères (Doryphores, Hannetons et Oryctes) ont eu toutes trois une action marquée sur la minéralisation des coques d'arachides, mais une action très différente quant à la limitation de la déshumification de ces coques. Il s'agit donc bien là d'une action chimique et non de l'accélération ou du ralentissement d'une fonction liée à l'activité biologique globale.

Concernant l'action des quelques composés azotés expérimentés, ils ont tous freiné la déshumification des coques d'arachides, mais le tryptophane a été de très loin le composé le plus actif. Cet acide aminé aromatique, en limitant très fortement la déshumification des coques d'arachides, a eu sur l'humification de celles-ci une action comparable à celle de la tyrosine sur l'humification de la sciure de résineux.

La recherche par chromatographie du tryptophane dans les extraits à l'eau des diverses poudres animales, quoique difficile à réaliser, a pu cependant nous montrer que le tryptophane semblait bien se répartir dans les pou-

TABLEAU 3

Teneur approchée en tryptophane de diverses poudres d'origine animale et influence de celles-ci sur le maintien de l'humification de coques d'arachides

	Tryptophane	Limitation de la déshumification
Tryptophane témoin.....	10	
Viande.....	6	+
Doryphores.....	4	+
Oryctes.....	3 à 4	R à —
Hannetons.....	2	R
Lombricides.....	2	R
Isopodes.....	1	

dres selon l'influence plus ou moins forte que celles-ci avaient eu sur le maintien de l'humification des coques d'arachides (cf. Tableau 3).

Il semble bien que si le tryptophane n'a pas été, là non plus, le seul facteur à jouer en faveur de l'humification des coques d'arachides, il en a néanmoins été un facteur très important.

Ceci nous confirme que la faune des sols peut agir plus ou moins efficacement sur l'humification des matériaux végétaux en fonction de la teneur en acides aminés de ses cadavres, mais, fait important, en fonction aussi de la nature des acides aminés les plus propres à favoriser l'humification des matériaux végétaux en cause : la tyrosine, par exemple, favorise l'humification de la sciure de résineux, mais c'est le tryptophane qui s'avère le plus efficace pour l'humification des coques d'arachides.

Très caractéristique aussi est l'humification d'un mélange à poids égal de sciure de résineux et de coques d'arachides qui a produit 200 % d'acides humiques en plus que la somme des acides humiques produits séparément par les deux matériaux, chacun de ceux-ci apportant à l'autre les composés chimiques que lui font défaut pour son humification. En fait, l'expérience nous a montré que l'apport de sciure de résineux a aussi permis une meilleure aération des coques d'arachides humides et, par suite, une limitation de leur déshumification, mais ce processus n'a joué que pour 55 % de l'accroissement des acides humiques ; restent donc 145 % de l'accroissement dus, on peut le supposer, à un apport réciproque et complémentaire de composés chimiques.

Les animaux morts déterminent nécessairement aussi dans le milieu un certain apport d'azote minéral.

Si les apports de nitrates ou d'urée favorisent généralement l'activité microbienne et accroissent surtout la minéralisation des matériaux végétaux fortement carbonés, leur action sur les processus d'humification reste cependant aléatoire et liée à l'ensemble des facteurs de l'équilibre biopédologique. L'urée, par exemple, n'a pas accru dans nos expériences l'humification de la sciure de résineux.

Par contre, l'ammoniaque à 2,5 % (et à un degré moindre la potasse N/10) ont, dans nos expériences, nettement accru l'humification de la sciure de chêne, l'humification de la sciure de résineux et le maintien de l'humification des coques d'arachides (1). A la différence de la potasse qui est demeurée dans le milieu, l'évaporation de l'ammoniac a généralement été suivie d'une forte reprise de l'activité biologique au sein des matériaux, d'une minéralisation accrue de ceux-ci et souvent même d'une seconde période d'humification, d'origine alors cette fois plus biologique que chimique. L'azote ammoniacal ne fait que réduire temporairement l'activité microbienne (MULLER et GRUHN, 1969), alors que l'eau ammoniacale s'avère par contre un agent de stérilisation partielle (ZRZHEVSKIY et SERYY, 1969).

Dans une expérience sur l'humification d'une sciure de résineux enrichie en viande de bœuf lyophilisée, nous avons pu constater que l'apport de potasse ou d'ammoniaque avait limité l'action humifiante de la poudre de viande.

(1) L'action humifiante de l'ammoniaque fortement concentrée sur les sciures est rapide, mais essentiellement de nature chimique, et elle ne peut, après lavage des sciures humifiées, se répéter une seconde fois.

La libération d'ammoniac tend aussi à rendre le pH des milieux plus basique, mais nous avons déjà vu plus haut (et toutes les mesures de pH avec les poudres d'animaux ou les composés azotés nous l'ont confirmé) que le pH n'était qu'un facteur secondaire de l'humification. Plus qu'un pH basique, c'est souvent l'accroissement local de la valeur d'un pH qui accompagne une humification et, comme nous l'avons déjà dit, nous ne mesurons en fait que des valeurs moyennes de pH, alors que les processus d'humification se passent à l'échelle moléculaire.

Les animaux morts apportent encore au milieu des substances glucidiques de nature essentiellement énergétique.

Dans nos expériences, le glucose a toujours accru l'acidité du milieu la première semaine de son apport, mais, seul, il n'a que rarement accru la minéralisation et l'humification des matériaux ligneux. Par contre, il a pu favoriser l'humification de la sciure de chêne si celle-ci avait été tout d'abord enrichie en potasse ou en vers morts.

Les travaux de KONONOVA (1961) et de DECAU (1968) ont souligné l'importance des polysaccharides, et notamment de la cellulose, dans la synthèse des acides humiques bruns. Dans une de nos expériences concernant l'humification d'une sciure de résineux en présence de poudre de viande lyophilisée, nous avons déjà vu que l'apport simultané de potasse avait limité l'action humifiante de la poudre de viande. Il est intéressant de noter qu'un apport conjoint de glucose, ou mieux encore de cellulose, ont pu dans cette même expérience limiter à leur tour cette action négative de la potasse.

CONCLUSIONS

La faune fragmente énergiquement tous les éléments végétaux non ligneux, avant qu'ils ne soient attaqués par la microflore qui utilise approximativement 80 % de l'apport énergétique initial.

L'action des animaux vivants sur l'humification des matériaux végétaux dépend de la nature de ces matériaux, mais aussi du contexte climatique, du contexte pédologique et du contexte microbien dans lesquels ces matériaux évoluent. La spécificité des animaux est aussi à considérer.

En effet, la faune vivante agit généralement sur l'humification ou la déshumification naturelle des matériaux végétaux en y accroissant fortement l'activité biologique, et donc les diverses réactions biochimiques caractéristiques de l'équilibre au sein duquel ces matériaux végétaux évoluent. Mais, parfois, certains animaux peuvent avoir une telle influence sur les facteurs de l'équilibre naturel qu'ils arrivent à en modifier assez profondément la nature et à en changer le degré d'humification. Ainsi, les vers de terre par la multiplicité et la diversité de leurs actions, peuvent souvent favoriser l'humification des sols, alors que de nombreux termites, en poussant très loin la minéralisation des matières organiques, en accélèrent au contraire la déshumification.

L'action des animaux morts apparaît d'abord de nature essentiellement chimique et dépend surtout des composés que les cadavres sont susceptibles d'apporter au milieu, ainsi que de la nature des composés les plus propres à faciliter l'humification des matériaux végétaux en cause.

L'expérience nous a montré l'efficacité particulière des acides aminés dans les processus d'humification. La tyrosine, et donc les cadavres qui en renfermaient un fort pourcentage (tels par exemple ceux de Doryphore), ont favorisé l'humification d'une sciure de résineux, alors que la déshumification naturelle de coques d'arachides a été fortement freinée par le tryptophane et par des cadavres qui en renfermaient un fort pourcentage (telle par exemple la poudre de viande lyophilisée).

L'apport d'azote ammoniacal nous est apparu plus efficace pour l'humification des matériaux végétaux que l'apport d'azote nitrique ou l'apport d'urée, encore que l'azote ammoniacal ait dans une de nos expériences contrecarré nettement l'action humifiante des composés protidiques d'origine animale.

L'humification d'un matériel végétal nous semble, en dernier ressort, défini par la nature chimique de ce matériel et le contexte bioclimatique dans lequel il évolue. La faune, quand elle est vivante, peut en catalysant l'activité biologique du milieu en accélérer ou en ralentir l'humification. Elle peut aussi dans les sols favoriser la protection ou la minéralisation des acides humiques formés ; mais, nous pensons que c'est essentiellement quand elle est morte, et donc par ses cadavres, par ses apports protidiques et notamment par ses acides aminés, qu'elle peut seulement accroître notablement les quantités d'acides humiques susceptibles d'être synthétisées à partir des matériaux végétaux.

Cette hypothèse souligne, sur le plan expérimental, la nécessité de tenir compte du facteur temps dans l'étude du degré d'humification des excréments par rapport aux matériaux végétaux témoins, ainsi que l'intérêt de poursuivre l'humification des divers échantillons, si possible, jusqu'à leur stabilisation, ou tout au moins jusqu'au ralentissement de leur évolution humique.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDROVA (L. N.), 1960. — On the decomposition of humus substances and the nature of organo-mineral colloids in soil. *Trans. 7th. Internation. Congr. Soil Sci.* (Madison, U.S.A.), 2: 74-81.
- ANSTETT (A.), 1951. — Sur l'activation microbiologique des phénomènes d'humification. *C. R. Acad. Agric. (Fr.)*, 37: 262-264.
- ATLAVINYTE (O.) et DACIULYTE (J.), 1969. — The effect of earthworms on the accumulation of vitamin B 12 in soil. *Pedobiologia* (Iena), 9: 165-170.
- BACHELIER (G.), 1961. — Sur l'évolution des matières organiques dans les sols. *Rapport ronéotypé O.R.S.T.O.M.*, 54 pages.
- BACHELIER (G.), 1963 a. — Influence du climat sur les processus pédobiologiques de l'humification et de la déshumification. *Pedobiologia* (Iena), 2: 153-163.
- BACHELIER (G.), 1963 b. — La vie animale dans les sols. *Init. Doc. tech.* n° 3, O.R.S.T.O.M., Paris, 279 pages.
- BACHELIER (G.), 1968. — Dans « Contribution à l'étude de la minéralisation du carbone des sols », Annexe 4, pp. 140-142. *Mém. O.R.S.T.O.M.*, Paris, n° 30, 145 pages.
- BACHELIER (G.), 1972. — Étude expérimentale de l'action des animaux sur l'humification des matériaux végétaux. 1. Premières expériences et conclusions préliminaires. *Coll. Trav. Docum. O.R.S.T.O.M.*, n° 14, 75 pages.

- BACHELIER (G.), 1973 (à paraître). — Étude expérimentale de l'action des animaux sur l'humification des matériaux végétaux. 2. Action des animaux morts sur l'humification des matériaux ligneux. *Coll. Trav. Docum. O.R.S.T.O.M.*, **30**: 80 pp.
- BONNEAU (M.), DUCHAUFOUR (Ph.) et MANGENOT (F.), 1964. — Étude de l'humification de composts de sciure. *Ann. Inst. Pasteur*, suppl. n° 3, **107**: 109-122.
- CARLES (J.), DECAU (J.), 1960. — De quelques conditions susceptibles de modifier les proportions des acides aminés du sol. *Ann. agron. (Paris)*, **2**: 557-575.
- DAY (G.), 1950. — Influence of earthworms on soil microorganisms. *Soil Sci.*, **69**, 3: 175-184.
- DECAU (J.), 1967. — Observations sur la répartition comparée des acides aminés dans la matière organique non évoluée et dans l'humus du sol. *C. R. Ac. Sci. (Paris)*, série D, T. **246**, n° 15: 1836-1839.
- DECAU (J.), 1968. — Les Polysaccharides du sol : Origine, évolution et rôle. *Ann. agron.*, **19**: 65-82.
- DREIDAX (L.), 1931. — Untersuchungen über die Bedeutung der Regenwürmer für den Pflanzenbau. *Arch. Pflanzenbau*, **7**: 413-467.
- DUNGER (W.), 1958. — Über die Veränderung des Fallaubes im Darm von Bodentieren. *Z. Pflanzenernähr. Düngung Bodenkd., Dtsch.*, **82** (2/3): 174-193.
- DUNGER (W.), 1963. — Leistungsspezifität bei streuzersetzern. *Soil Organisms* Doeksen J., Van der Drift J. éd.; North-Holland Publ. Co., Amsterdam, 92-102.
- EDWARDS (C. A.) et HEATH (G. W.), 1963. — The role of soil animals in break-down of leaf material. *Soil Organisms* Doeksen J., Van der Drift J. éd.; North-Holland Publ. Co., Amsterdam, 76-84.
- EL HALFAWI (M. H.), VAN CLEEMPUT (O.) et VAN DEN HENDE (A.), 1969. — Mineralization and humification of soil organic matter following alternate wet and dry conditions. *Pédologie (Gand)*, **18**: 322-332.
- FILIP (Z.), 1968. — Growth of microorganisms and formation of humic substances in media containing varying amounts of bentonite. *Soviet Soil Sci. (Madison)*, **9**: 1243-1250.
- FLAIG (W.), 1955. — Contribucion al estudio de los acidos huminicos. *Monogr. Ci. mod.* n° 46, Instituto de Edafologia y Fisiologia vegetal, Madrid.
- FLAIG (W.) et HAIDER (K.), 1968. — Über die beteiligung von phenolem am aufbau von huminsäuren. *Trans. 9th. Internation. Congr. Soil Sci. (Adelaïde, Australie)*, **3**: 175-182.
- FRANZ (H.), 1942. — Untersuchungen über die Bedeutung der Bodentiere für die Erhaltung und Steigerung der Bondenfruchtbarkeit. *Forschungsdienst* n° 13.
- FRANZ (H.), 1955. — Die Bedeutung der Kleintiere für die Humusbildung. *Z. Pflanzenernähr. Düngung Bodenkd., Dtsch.*, **69**: 176-181.
- GRASSE (P. P.), 1959. — Un nouveau type de symbiose : la meule alimentaire des Termites champignonnistes. *La Nature (Fr.)*, n° 3293, 385-389.
- HEUNGENS (A.), 1969. — The physical decomposition of pine litter by earthworms. *Plant and Soil (La Hague)*, XXXI, 1, 22-30.
- HOPP (H.) et SLATER (Cl. S.), 1948. — Influence of Earthworms on soil productivity. *Soil Sci.*, **66**, 6: 421-428.
- HOPP (H.) et SLATER (Cl. S.), 1949. — The effect of Earthworms on the productivity of agricultural soil. *J. Agric. Research*, **78**, 10: 325-341.
- HURST (H. M.) et BURGESS (N. A.), 1967. — Chapitre « Lignin and humic acids », dans *Soil Biochemistry* (Mc. Laren et Peterson éd.), New York, 260-286.
- JACQUIN (F.), 1960. — Évolution des acides aminés lors de la décomposition de la matière organique du sol. *C. R. Ac. Sci. (Paris)*, T. 251, 1810-1811.

- JACQUIN (F.), MANGENOT (F.), 1960. — Populations microbiennes des bois. IV. Humification des copeaux dans la nature. *Plant and Soil*, XII, 3, 276-284.
- JACQUIN (F.), 1963. — Contribution à l'étude des processus de formation et d'évolution de divers composés humiques. (Thèse, 21 mai 1963, Fac. Sci. Nancy). *Bull. Écol. Nat. Sup. Agr.*, Nancy, 5, 1, 156 pages.
- JEANSON (C.), 1960. — Évolution de la matière organique du sol sous l'action de *Lumbricus herculeus* Savigny (Oligochète Lumbricidae). *C. R. Ac. Sci. (Fr.)*, T. 250, n° 21, 3500-3502.
- JONGERIUS (A.) et SCHELLING (J.), 1960. — Micromorphology of organic matter, formed under the influence of soils organisms, especially the soil fauna. *Trans. 7th. Internation. Congr. Soil Sci.* (Madison, U.S.A.), V. II, Comm. III, 35, 702-710.
- KEULS (M.), 1952. — The use of the « studentized range » in connection with an analysis of variance. *Euphytica*, 1: 112-122.
- KONONOVA (M. M.), 1961 et 1966 (2^e éd. rev. et corr.). — *Soil organic matter, its nature, its role in soil formation and in soil fertility*. Pergamon Press éd. (Oxford, Londres, New York, Paris), 450 p. (1961) et 544 p. (1966).
- KONONOVA (M. M.), 1968. — Transformations of organic matter and their relation to soil fertility. *Soviet Soil Sci.* (Madison), 8: 1047-1055.
- KOZLOVSKAJA (L. S.), 1969. — Der Einfluss der Exkrementen von Regenwürmern auf die Aktivierung der mikrobiellen Prozesse in Torfböden. *Pedologia* (Iena), 9: 158-164.
- KURCHEVA (G. F.), 1960. — Role of invertebrates in the decomposition of oak litter. *Soviet Soil Sci.* (Madison), 4: 360-365.
- KURCHEVA (G. F.), 1967. — Influence des invertébrés du sol sur l'intensité de la dégradation de la litière dans une forêt de chênes de la région de Koursk (Étude expérimentale). (En russe). *Pedobiologia* (Iena), 7: 228-238.
- MACFADYEN (A.), 1961. — Metabolism of soil invertebrates in relation to soil fertility. *Ann. appl. Biol.*, 49: 215-218.
- MANGENOT (F.), JACQUIN (F.), 1960. — Produits d'humification des sciures. Quelques caractéristiques physiques et chimiques. *Plant and Soil*, 13: 291-296.
- MANSKAYA (S. M.) et KODINA (L. A.), 1968. — Aromatic structures of lignins and their role in the formation of humic acids. *Soviet Soil Sci.* (Madison), 8: 1102-1107.
- MEYER (L.), 1943. — Experimenteller Beitrag zu makrobiologischen Wirkungen auf Humus und Bodenbildung. *Z. Pflanzenernähr. Düngung Bodenkd., Dtsch.*, 29: 119-140.
- MONNIER (G.) et JEANSON (C.), 1965. — Studies on the stability of soil structure : influence of moulds and soil fauna. *Experimental Pedologie Proc. 11th Easter School in Agric. Sci.*, Univ. Nottingham, 244-254.
- MULLER (G.) et GRUHN (M.), 1969. — Effet de l'application d'ammoniac anhydre sur les microorganismes du sol (en allemand). *Zentbl. Bakteriol Parasitenkd Abt., II*, 123: 667-676.
- NAGLITSCH (F.), 1965. — Methodische Untersuchungen über den Einfluss von Bodenarthropoden auf die Humifizierung organischer Substanzen. *Pedobiologia* (Iena), 5: 50-64.
- PARLE (J. N.), 1963. — Microorganisms in the intestines of earthworms. *J. gen. Microbiol.*, 31: 1-11.
- PRÉVOT (A. R.), 1970. — *Humus. Biogenèse, Biochimie, Biologie*. Ed. de la Tourrelle (Paris), 342 pages.
- RUSCHMANN (G.), 1953. — Über Antibiosen und Symbiosen von Bodenorganismen und ihre Bedeutung für die Bodenfruchtbarkeit. 3. Regenwurm-Symbiosen

- und Antibiosen. *Z. Acker-u. Pflanzenbau*, **96**: 201-218. 4. Die symbiotischen und antibiotischen Regenwurm-Aktinomyzeten. *Z. Acker-u. Pflanzenbau*, **97**: 101-114.
- RUSSEL (E. J.), 1910. — *J. agric. Sci.*, **3**, 246, cité dans RUSSEL (E. J.), 1950. *Soil conditions & Plant growth*, 8^e éd., p. 187. Longmans, Green and Co. éd. (London, New York, Toronto).
- SATCHELL (J. E.), 1960. — Earthworms and soil fertility. *New Scientist*, **7**, 165: 79-81.
- SCHUTZ (W.) et FELBER (E.), 1956. — Welche Mikroorganismen spielen im Regenwurmdarm bei der Bildung von Bodenkrümeln eine Rolle? *Z. Acker-u. Pflanzenbau*, **101**: 471-476.
- SIMONART (P.), BATISTIC (L.) et MAYAUDON (J.), 1967. — Isolation of protein from humic acid extracted from soil. *Plant and Soil*, **27**, 2: 153-161.
- STEBÁYEV (N. V.), NAPLEKOVA (N. I.) et GUKASYAN (A. B.), 1964. — Locusts (Acrididae) and Darkling beetles (Tenebrionidae) as stimulators of microbiological processes in the dry steppe soils of Tuva autonomous Republic. *Soviet Soil Sci.*, **9**: 964-968.
- STRIGANOVA (B. R.), 1968. — Study of the role of wood-lice and earthworms in the formation of decomposing wood. *Soviet Soil Sci. (Madison)*, **8**: 1108-1112.
- SWABY (R. J.), LADD (J. N.), 1962. — Chemical nature, microbial resistance, origin of soil humus. *Int. Soil Conf. N. Z.*, 197-202 (CSIRO, Adélaïde).
- VAN DER DRIFT (J.), 1951. — Analysis of the animal community in beach forest floor. *Meded. inst. Toegep. biol. Onderz. Nat.*, **9**: 1-168.
- VAN DER DRIFT (J.) et WITKAMP (M.), 1960. — The significance of the breakdown of oak litter by *Enoicyla pusilla* Burm. *Arch. néerl. Zool.*, **13**: 486-492.
- VAN SCHREVEN (D. A.), 1967. — The effect of intermittent drying and wetting of a calcareous soil on carbon and nitrogen mineralization. *Plant and soil*, **26**, 1: 14-32.
- ZRAZHEVSKIY (A. I.) et SEYY (A. I.), 1969. — Ammonia water as an agent of partial sterilization of soil. *Soviet Soil Sci. (Madison)*, **3**: 294-301.