

# étude

## La faune du sol

diversité, méthodes d'étude, fonctions et perspectives

Aline Deprince

*aline.deprince@club-internet.fr*

Sous nos pieds, le sol : à l'échelle de la planète, une très mince couche de terre recouvrant les roches émergées. Supports des végétaux, qui sont à la base de tout réseau trophique, les sols sont une composante essentielle des écosystèmes terrestres. On entend souvent qu'il en existe autant que de spécialistes du sol ; de même pourrait-on dire qu'il y a autant de faunes du sol que de zoologistes, écologues, agronomes, pédologues. Le but de cet article n'est pas de dresser une liste exhaustive des animaux souterrains : un mètre carré de sol d'une forêt de Hêtre pouvant contenir plus de mille espèces d'invertébrés, il aurait fallu dix volumes ! Il s'agit, en quelques pages, de donner un aperçu de l'histoire de la pédozoologie, de la diversité animale dans le sol, de son rôle et des perspectives de recherche actuelles. Les propos tenus se limiteront, sauf mention contraire, aux régions tempérées. Le champ d'action y est déjà fort vaste, si l'on veut aborder sols forestiers, prairies et terres cultivées.

### Petite histoire de la pédozoologie

On estime actuellement que la faune du sol représente plus de 80 % de la biodiversité animale. Ses plus célèbres représentants, les vers de terre<sup>1</sup>, sont la première biomasse animale terrestre : on en compte en moyenne une tonne à l'hectare en masse fraîche. Mais dans une prairie normande, par exemple, le chiffre peut atteindre quatre à cinq tonnes. Pourtant, la pédofaune est longtemps restée curieusement méconnue, peut-être en raison de sa taille souvent minuscule, de la multitude d'espèces en cause et de son manque (apparent) d'intérêt. Ainsi, ce n'est qu'en 1826 que l'on s'avise, et s'étonne, qu'il existe plusieurs espèces de vers de terre ! Et les Protoures<sup>2</sup> ne furent découverts qu'en 1924 par le naturaliste français J.-R. Denis. À partir de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, en Europe, des zoologistes se penchent enfin sur les animaux du sol, imaginent des méthodes d'extraction, décrivent de nouvelles espèces et tentent d'en faire l'inventaire (encore actuellement largement incomplet). Ainsi Berlèse, entomologiste italien

<sup>1</sup> Annélides Oligochètes Lumbricidés.

<sup>2</sup> Arthropodes Hexapodes Entognathes.

### Les racines du sol

D'un point de vue linguistique, le sol a des racines latines. Dérivé du latin *solum* signifiant « fondement, base, surface de la terre, contrée », le mot *sol* est aujourd'hui couramment employé pour désigner la « partie superficielle de la croûte terrestre », sur laquelle on se tient, à l'état naturel ou aménagé (le sol peut être de terre battue, pavé, bétonné, voire marbré). C'est également la « surface plane, généralement horizontale, constituant la limite inférieure d'une construction » : le carrelage ou le plancher. Pour le juriste, c'est un territoire, une propriété, et pour l'ingénieur des travaux publics, un matériau grenu intervenant dans la composition de la chaussée. L'astronome parle aussi du sol lunaire ou du sol martien. Et pour le gymnaste, les exercices au sol se réalisent tout de même sur un praticable.

Les termes scientifiques du sol, comme beaucoup de vocables savants, ont plutôt des racines grecques :

Pédo- : du grec *pedon*, qui signifie « sol ». Ainsi la pédozoologie est la science (-logie, du grec *logia*, « théorie ») des animaux (zoo-, du grec *zōon*, « animal ») du sol.

-gée : du grec *gê*, qui signifie « terre ». Les animaux dits épigés vivent au-dessus (épi-, du grec *epi*, « sur ») de la surface du sol.

Édaph- : du grec *edaphos*, qui signifie « sol ». L'édaphon est l'ensemble des animaux présents dans le sol de façon permanente.

Chton- : du grec *khthôn*, qui signifie « terre ». « Chtonien » s'applique aux monstres et divinités surgissant du monde souterrain, catégories de la faune non traitées ici. On retrouve la même racine dans « autochtone ».

D'après, entre autres, *Le nouveau Petit Robert*, 1995.

(1863-1927) inventeur de l'appareil éponyme (voir plus loin). Cependant, leur point de vue reste purement naturaliste et descriptif. Seule exception, en 1881, Darwin publie ce qu'il annonce comme « un curieux petit livre » : *Rôle des vers de terre dans la formation de la*

### Quelques définitions

Le sol de l'agriculteur : *Formation naturelle superficielle, meuble, de l'écorce terrestre, résultant de la transformation, au contact de l'atmosphère et des êtres vivants, de la roche-mère sous-jacente, sous l'influence de processus physiques, chimiques et biologiques.* (Larousse agricole, 2002)

Le sol d'un spécialiste en science du sol : *Partie superficielle de l'écorce terrestre fortement soumise à l'action des agents climatiques et colonisée par les êtres vivants. Ceux-ci, conjointement et lentement, la transforment par un ensemble de processus où interagissent phénomènes physiques, chimiques et biologiques. La formation qui en résulte couvre l'essentiel des surfaces continentales et constitue la couverture pédologique. Suivant les climats locaux, les roches dont elle est issue, la végétation qui l'occupe, le régime des eaux auquel elle est soumise, le relief et, finalement, l'usage qu'en fait l'homme, elle se différencie en formant des sols.* (Stengel, dans *Sol : interface fragile*, Stengel P., Gelin S. (coord.), INRA Éditions, 1998)

Humus : *Ensemble des produits d'altération ou en voie d'altération de la matière organique du sol. Ces produits sont de couleur foncée et plus ou moins stable.* (Dictionnaire de Science du sol, éd. Lavoisier, 1997)

Horizon : Couche parallèle à la surface du sol. « *Les horizons sont différents les uns des autres par leurs constituants, leur organisation et leur comportement ; ils sont dus aux transformations subies par les matériaux depuis le début de son évolution* » (Boulaïne).

*terre végétale*. Il y met en évidence leur formidable travail de labour. Ce sont les prémices de l'écologie du sol. Mais, malgré le succès que rencontre l'ouvrage, après la mort de Darwin cet aspect fonctionnel n'est plus abordé avant les années 1950.

Jusque-là, l'objectif principal des chercheurs travaillant sur la faune du sol est surtout de se débarrasser des phytophages nuisibles aux cultures. Ainsi en 1947, Jacques d'Aguilar étudie les larves de taupins, qui détruisent les racines des cultures et percent les tubercules de pomme de terre. Des insecticides redoutablement efficaces sont mis au point par les industriels et adoptés par les agriculteurs. Mais, dans les années 1940-1950, l'écologie est une discipline en plein essor, qui pose de nouvelles questions. Les scientifiques s'interrogent, raconte d'Aguilar : ces produits détruisent sans doute autre chose que les taupins. Que se passe-t-il dans le sol ? En France, mais également en Europe, la biologie du sol prend de l'importance. En 1956, a lieu à Paris le Congrès des Sciences du sol. Plusieurs chercheurs saisissent l'occasion pour créer un Comité de Zoologie du sol. Parmi eux, Trouvelot, directeur de la station centrale de Zoologie agricole au centre INRA de Versailles, Blachère, responsable du laboratoire de microbiologie des sols à l'INRA, d'Aguilar, le Viennois Franz, le Belge Debauche, le Britannique Murphy... Des colloques de pédozoologie sont organisés. Cette fois, on ne se contente plus de décrire les

habitants du sol, mais on s'intéresse à leur rôle au sein de l'écosystème, aux interactions auxquelles ils participent.

### Un peu de science du sol...

Le sol est un milieu de composition très particulière. Une phase solide est constituée de particules minérales de toutes tailles et de matières organiques, en proportions variables. L'arrangement de ces composés solides ménage des pores, emplis d'une phase liquide (eau et composés dissous) ou gazeuse (azote, oxygène, dioxyde de carbone et vapeur d'eau) (Chenu et Bruant<sup>5</sup>, 1998).

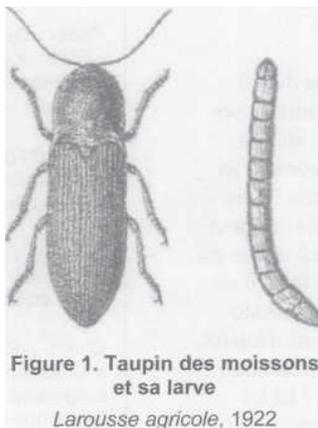


Figure 1. Taupin des moissons et sa larve  
Larousse agricole, 1922

### Pour le biologiste, trois grands horizons en forêt

Les propriétés du sol (porosité, hygrométrie, température, teneur en oxygène et en dioxyde de carbone, quantité de matière organique) varient selon le type de sol (sol calcaire ou acide, argileux, sableux ou limoneux, ces propriétés étant liées aux facteurs climatiques et à la nature de la roche mère) mais aussi avec la profondeur. On distingue, en pédologie, de nombreux horizons de constitution différente. Le pédobiologiste, qui étudie

essentiellement le milieu forestier, se limite généralement à trois horizons.

La *litière*, composée de débris végétaux, très riche en matière organique, peu dense, permet donc une libre circulation des gaz, une luminosité directe ou semi-obscurité, et des conditions d'hygrométrie et de

<sup>3</sup> Entomologiste français, aujourd'hui retraité. Jacques d'Aguilar fut responsable du Laboratoire central de faunistique de l'INRA.

<sup>4</sup> Insectes Coléoptères Élatéridés.

<sup>5</sup> Dans *Sol : interface fragile*, Stengel P., Gelin S. (coord.), INRA Éditions, 1998, pp. 3 à 17.

température très variables en fonction des conditions atmosphériques. La teneur en gaz carbonique y est égale à celle de l'atmosphère. Cet horizon superficiel présente une forte diversité d'espèces animales, dont les individus sont généralement en grand nombre.

*Notons que la litière est spécifique du sol forestier. Dans une prairie permanente, les retombées végétales sur le sol sont trop faibles pour constituer une couche conséquente. La matière organique provient alors principalement des racines et des animaux épigés (déjections et cadavres). Dans un champ cultivé, les retombées sont très variables selon les pratiques culturales. Elles peuvent être quasiment nulles lorsque les résidus de récolte sont ôtés.*

En dessous de la litière se situe l'horizon humifère, mélange de composés organiques dégradés et de matière minérale. La porosité y est plus faible, les gaz circulent plus difficilement, la luminosité est nulle, la teneur en gaz carbonique augmente. La température varie peu. L'hygrométrie est plus forte, il y a moins de risques de dessiccation. Riche en matière organique, cet horizon présente également une forte diversité biologique et une

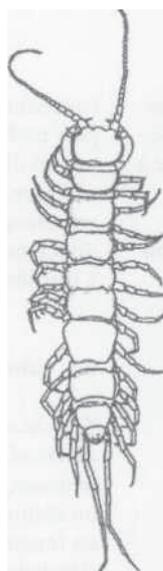


Figure 2.  
Lithobie  
Myriapode  
Chilopode

biomasse animale élevée. C'est ce que Darwin nommait la « terre végétale ».

Plus on s'enfonce ensuite dans les horizons profonds, plus la porosité est faible, l'hygrométrie proche de la saturation, la teneur en gaz carbonique élevée. Le tamponnement est efficace : la température ne varie pratiquement pas. La circulation des fluides, entièrement dépendante de la porosité, est minime. On observe un appauvrissement de la matière organique ainsi que du nombre d'espèces et d'individus.

### Des contraintes facteurs de diversité

Ces caractéristiques créent des contraintes particulières, qui ont favorisé l'étonnante diversité de la pédofaune.

La première est la difficulté de se mouvoir : le sol se présente comme un volume compact, aéré par des pores et des fissures. Les animaux doivent soit se couler dans la porosité, ce qui n'est possible que pour les organismes de très petite taille comme les microarthropodes, soit creuser, ce qui demande une énorme dépense d'énergie. Les petits animaux se déplacent donc peu au cours de leur vie ; ils occupent des micro-habitats qui, à leur échelle, sont extrêmement divers. Cette diversité des habitats est un facteur de diversité des organismes. À l'inverse, les Protozoaires<sup>6</sup>, transportés sur de longues distances par les vents, sont relativement homogènes sur la planète.

La seconde contrainte est d'ordre nutritif. Quels sont les apports de matière organique exploitable ? Les déjections des animaux épigés et leurs cadavres, sources très localisées, à la répartition spatiale et temporelle fortement aléatoire, et réservées aux consommateurs spécialisés (coprophages et nécrophages), ne représentent qu'un faible pourcentage. La majeure partie est d'origine végétale : ce sont les racines, source de nourriture pour les espèces phytophages, et les débris végétaux qui tombent sur le sol. Cependant en forêt, par exemple, cette matière organique fraîche, très riche en lignine et pauvre en nutriments, n'est pas facilement assimilable. À la mort des feuilles, les vacuoles libèrent les produits secondaires du métabolisme des plantes, qui bloquent les protéines en formant des complexes tanins-protéines. Très peu d'organismes sont capables de les digérer (nous aborderons plus loin ces problèmes de digestion). La qualité et l'abondance de la matière organique sont des facteurs limitants pour la faune. On comprend pourquoi dans les cultures annuelles, qui laissent peu de racines dans le sol, lorsque les chaumes sont ôtés, la faune se raréfie.

Troisième contrainte : l'hygrométrie variable. Selon les conditions climatiques, la porosité du sol est

### Les maladies qui passent par les animaux du sol

« Ne touche pas la terre, c'est sale ! » dit-on aux enfants. Non, ce n'est pas « sale », mais il est vrai que certaines maladies transitent par le sol.

Bon nombre de parasites internes sont expulsés de l'hôte à l'état d'oeufs par les selles, qui tombent sur le sol, puis les larves (ou les œufs selon les cas) pénètrent un nouvel organisme hôte, par consommation (d'eau souillée, de légumes non lavés, d'herbe pâturée) ou, plus rarement, par contact avec la peau. Dans les régions tropicales, l'ankylostome<sup>a</sup> et l'anguillule<sup>b</sup> sont des parasites de l'homme dont les larves persistent longtemps dans le sol et pénètrent dans la chair de qui marcherait pieds nus, gagnant ensuite l'intestin. La Douve du foie<sup>c</sup> présente un cycle complexe : passant du foie du mouton au sol, à l'escargot, puis à la fourmi que les larves contrôlent en parasitant son cerveau, l'obligeant à grimper sur les hautes herbes broutées par le... mouton ! L'homme peut également être contaminé, car la douve prolifère dans les cressonnières sauvages.

Enfin, d'aucuns soutiennent l'hypothèse selon laquelle des acariens des fourrages auraient une part de responsabilité dans la transmission des maladies à prion.

<sup>a</sup> *Ancylostoma duodenale* et *Necator americanus*, Nématelminthes Nématodes.

<sup>b</sup> *Strongyloides stercoralis*, Nématelminthe Nématode.

<sup>c</sup> *Fasciola hepatica*, Plathelminthe Trématode.

<sup>6</sup> Les Zooflagellés et Ciliés sont très abondants dans le sol. Les Rhizopodes n'y sont représentés que par les Amibes.

tantôt remplie d'eau, tantôt remplie d'air. Les organismes vivant dans le milieu interstitiel doivent s'adapter à cette situation : beaucoup présentent des formes de résistance à la sécheresse (vie ralentie, enkystement) et sont ainsi capables d'attendre le retour des conditions favorables.

Enfin, la présence d'oxygène, liée à la diffusion des gaz dans le sol, est un facteur important pour la faune. Cela explique la rareté des organismes animaux dans le sol profond.

### Les Nématodes

Ces tout petits vers sont les animaux les plus abondants sur la planète ; il en est de même dans le sol. La plupart sont des parasites d'animaux ou de végétaux. Les phytophages sont des ravageurs de cultures : ils forment des kystes ou des galles dans les racines des plantes, qui pourrissent et meurent. On leur oppose quantités de nématicides... dont beaucoup disent en riant (jaune) que seuls les nématodes leur résistent ! La lutte biologique<sup>8</sup> emploie à leur encontre des champignons prédateurs. A contrario, des Nématodes parasites d'insectes ravageurs sont utilisés comme auxiliaires.

Il existe des Nématodes libres, tous aquatiques ; on en trouve par millions dans l'eau interstitielle des sols. Ils sont microphytophages, saprophages ou prédateurs d'autres Nématodes, de Protozoaires et d'Enchytréides.

<sup>8</sup> Voir « La lutte biologique contre les Nématodes phytoparasites », par J.-C. Cayrol, C. Déjain-Caporalino et E. Panchaud-Mattei, *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* n°17, 31-34.

### Tentative de portrait de la pédofaune

La plupart des groupes d'invertébrés comptent des représentants dans le sol. La raison pourrait être historique : beaucoup d'invertébrés auraient évolué du milieu aquatique vers le milieu aérien en passant par le sol, certaines espèces y étant restées. Ainsi la plupart des paléontologues s'accordent à dire que les vers de terre seraient les descendants d'Annélides marins qui vivaient dans les sédiments, qui ont remonté les rivières et qui sont finalement passés dans les sols émergés. Pour les Arthropodes, le scénario diffère : selon Philippe Janvier, les petits Arthropodes sortis de l'eau il y a 400 000 ans (voire plus, selon des données récentes) étaient surtout inféodés aux tapis de mousses primitives puis aux litières humides. Ils ont d'ailleurs peu évolué. La morphologie des Collembolés<sup>8</sup> fossiles est très proche de celle de certaines espèces actuelles, note Janvier. Des arthropodes

fouisseurs seraient apparus plus tardivement. Quant aux Mollusques, on connaît mal leur histoire, mais il semble qu'ils soient directement passés de l'eau à l'air libre.

### De la diversité des animaux du sol

On trouve donc dans le sol une incroyable diversité d'organismes animaux. Classiquement, on distingue trois catégories en fonction de leur taille (Bachelier, 1979).

La *microfaune* est constituée des espèces de diamètre inférieur à 0,2 mm : des Protozoaires, quelques espèces de Rotifères<sup>9</sup> terrestres, des Tardigrades<sup>10</sup> et des Nématodes". Ces organismes vivent dans l'eau interstitielle du sol ; ils présentent des résistances à la sécheresse. Les Protozoaires dans le sol se comptent en centaines de millions par mètre carré.

La *mésafaune* rassemble les invertébrés entre 0,2 et 4 mm : il s'agit d'Acariens<sup>12</sup>, de Collembolés, de Pseudoscorpions<sup>13</sup>, de Protoures, de Diploures<sup>14</sup>, de petits Myriapodes<sup>15</sup> (ces groupes se rassemblant sous le terme « micro-arthropodes »), de

Nématodes de plus grande taille et d'Enchytréides<sup>16</sup>. Acariens et Collembolés sont les plus nombreux des microarthropodes du sol : leur nombre peut atteindre un million par mètre carré dans un sol brun, ce qui représente une biomasse de... quelques grammes !

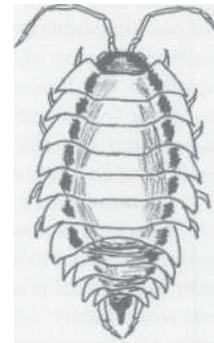


Figure 3. *Oniscus asellus*  
Crustacé Oniscidé  
(cloporte)

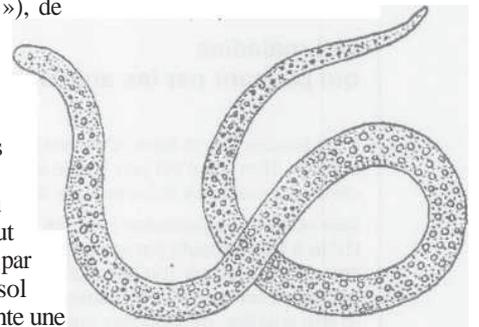


Figure 4. Anguillule du blé  
Nématode  
Larousse agricole, 1922.

<sup>9</sup> Rotifera, Métazoaires Pseudocoelomates vermiformes.

<sup>10</sup> Les plus petits des Métazoaires, groupe charnière entre les Annélides et les Arthropodes.

<sup>11</sup> Nematoda, Métazoaires Némathelminthes.

<sup>12</sup> Arthropodes Arachnides *Acarina* ; Oribates (Acariformes) et Gamasides (Parasitiformes) sont particulièrement représentés dans le sol.

<sup>13</sup> Arthropodes Arachnides.

<sup>14</sup> Arthropodes Hexapodes Entognathes.

<sup>15</sup> Arthropodes Myriapodes Symphytes et Paupodes.

<sup>16</sup> Annélides Oligochètes Enchytréidés.

<sup>7</sup> Philippe Janvier est directeur de recherche au laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'histoire naturelle.

<sup>8</sup> Arthropodes Hexapodes Entognathes.

Enfin, la *macrofaune* est composée des animaux entre 4 et 80 mm. Ce sont les lombrics, des larves d'Insectes (en majorité des larves de Diptères et de Coléoptères, mais aussi d'Hémiptères, de Lépidoptères...), des Cloportes<sup>17</sup>, des Myriapodes Chilopodes<sup>18</sup> et Diplopedes<sup>19</sup>, des Limaces et Escargots<sup>20</sup>, des Araignées et Opilions<sup>21</sup>, et des Insectes divers (Hyménoptères Formicidés, Coléoptères, Orthoptères, etc.). Lombrics exceptés, la macrofaune occupe principalement la litière.

À ces trois catégories, on se doit d'ajouter la *mégafaune*, réunissant les animaux du sol de plus de 10 cm : la Taupe européenne<sup>22</sup>, bien sûr, la Marmotte alpine<sup>23</sup>, le Lapin de garenne<sup>24</sup>, de petits Rongeurs comme le Mulot sylvestre ou le Campagnol des champs<sup>25</sup>. Certains serpents et lézards se terrent parfois sous la litière. C'est également dans cette catégorie que se classent les quelques lombrics tropicaux géants<sup>26</sup>.

On a vu que les caractéristiques du sol présentent des contraintes particulières pour la faune, d'autant plus fortes avec la profondeur. Cela a favorisé la diversité des organismes, contraints de « trouver » des adaptations. Ainsi chez les microarthropodes, qui occupent tous les niveaux du sol, Yves Coineau<sup>27</sup>



Figure 5. *Talpa europaea*  
Taupe attaquant une courtilière  
Larousse agricole, 1922

une forte pigmentation, des appendices bien développés, des soies, et sont souvent de grande taille. Plus on descend dans le sol, plus les individus deviennent petits, grêles, dépigmentés, avec des appendices plus courts et un système visuel réduit. Les espèces caractéristiques du sol profond sont ainsi adaptées à une porosité moindre, une luminosité nulle et une forte hygrométrie. Une exception confirme la règle : chez les Acariens Oribates, il existe des genres très homogènes et occupant pourtant plusieurs niveaux du sol.

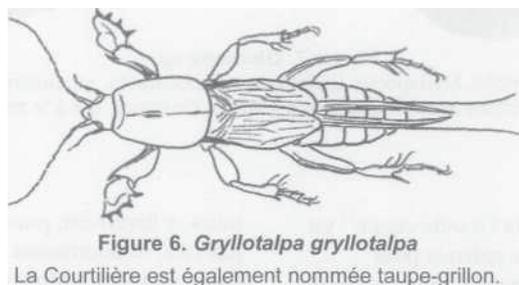


Figure 6. *Gryllotalpa gryllotalpa*  
La Courtilière est également nommée taupe-grillon.

distingue trois formes biologiques en fonction de l'habitat. Acariens et Collemboles vivant à la surface du sol sont dits *épiédaphiques*. Les espèces de la litière sont dites *hémiedaphiques*. Enfin, celles de l'humus et du sol profond sont *euédaphiques*. Ces catégories sont facilement repérables, car les changements d'habitat se traduisent par des différences morphologiques marquées. Les formes de surface et de la litière forestière présentent

**Tous les âges sont dans le sol : exemples surtout choisis chez les Insectes**

Tous les animaux du sol ne l'occupent pas continuellement au cours de leur vie. Si les vers de terre ou la taupe, par exemple, y vivent de façon permanente, certains n'utilisent le sol que comme abri. C'est le cas du

Lapin de garenne : il dort dans son terrier, s'y réfugie en cas de danger, et élève ses petits dans une galerie spéciale, la rabouillère, que la femelle débouche pour venir allaiter et rebouche lorsqu'elle sort grignoter à l'air libre. Ou de la Guêpe commune<sup>28</sup>, qui construit souvent son nid dans le sol. De jour, l'activité bourdonnante autour du trou attire une buse, la Bondrée apivore<sup>29</sup>, qui creuse la terre avec ses serres pour se régaler des larves de notre Hyménoptère. À l'inverse, certaines chenilles de

il a publié de nombreux ouvrages de vulgarisation destinés au grand public.

<sup>28</sup> *Vespa vulgaris*, Insecte Hyménoptère Vespidé.

<sup>29</sup> *Pernis apivorus*, Oiseau Accipitridé, autrefois appelée Buse bondrée.

<sup>17</sup> Arthropodes Crustacés Isopodes Oniscoïdes.

<sup>18</sup> Scolopendraorpes, Géophilomorphes, Lithobiomorphes et Scutigèromorphes.

<sup>19</sup> Les familles des Gloméridés, Polydesmidés, Iulidés sont les plus représentées en Europe.

<sup>20</sup> Mollusques Gastéropodes.

<sup>21</sup> Arthropodes Arachnides.

<sup>22</sup> *Talpa europaea*, Mammifère Insectivore Talpidé.

<sup>23</sup> *Marmota marmota*, Mammifère Rongeur (Rodentia) Sciuridé ; voir « La Marmotte alpine », par R. Ramousse, M. Le Berre et O. Giboulet, *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* n°36.

<sup>24</sup> *Oryctolagus cuniculus*, Mammifère Lagomorpe Léporidé.

<sup>25</sup> Respectivement *Apodemus sylvaticus*, Mammifère Rongeur (Rodentia) Muridé, et *Microtus arvalis*, Mammifère Rongeur (Rodentia) Microtidé.

<sup>26</sup> Le plus grand est le Lombric géant d'Australie, *Megascolides australis*, qui mesure plus de 3 m pour 3 cm de diamètre.

<sup>27</sup> Yves Coineau, naturaliste, a été directeur du laboratoire de Zoologie des Arthropodes au Muséum national d'histoire naturelle ;

Noctuelles<sup>30</sup> dévorent les plantes durant la nuit, et passent la journée cachées à une faible profondeur dans le sol.

D'autres ne passent dans le sol qu'une ou plusieurs phases de leur vie ; ils l'occupent temporairement. Les Insectes fournissent des exemples de choix, 95% d'entre eux habitant le sol durant au moins une partie de leur cycle de vie. Certains n'y demeurent que sous forme d'œufs. C'est le cas de la plupart des espèces de criquets<sup>31</sup> : la femelle introduit son arrière-train dans le sol et y libère ses œufs groupés dans l'oothèque, un petit sac protecteur surmonté d'un bouchon. Dès l'éclosion, les larves s'extraient du sol. À la surface, elles se débarrassent de la cuticule couverte d'écaillés qui facilitait leurs déplacements souterrains, et libèrent leurs appendices.

En général, le stade larvaire se déroule également sous terre. Bien que souvent il s'agisse de larves issues d'œufs enterrés par l'adulte (comme pour les larves de la Guêpe commune), dans certains cas, les œufs éclosent à l'air

libre et les larves s'enfouissent elles-mêmes dans le sol. Selon les espèces, elles sont prédatrices, phytophages ou nécrophages. Leur durée de vie est parfois bien plus longue que

celle de l'adulte. Ainsi la larve de la Grande cigale vit quatre ans dans le sol, creusant des galeries pour atteindre les racines dont elle s'alimente ; elle y subit des mues successives. La larve de dernier stade qui s'extraît de la terre grimpe sur la végétation pour la mue imaginaire, et le bel adulte chantant (notons que seuls les mâles chantent) que l'on connaît bien n'a que quelques semaines pour se reproduire et pondre avant de mourir<sup>32</sup>. Dans le sol, les larves que l'on observe en majorité sont celles de Diptères Nématocères, parmi lesquelles les larves de Tipules et de Bibionidés, particulièrement actives. Les larves de Sciaridés peuvent également pulluler en forêt : les vers militaires<sup>34</sup> se déplacent en

files de plusieurs milliers d'individus, formant un ruban gris de deux centimètres de large et pouvant atteindre quatre mètres de long. Adultes, ce sont de simples moucheron. On trouve également dans le sol des larves de Coléoptères, dont de nombreux Carabides, dont la vie imaginaire se déroulera, pour la plupart, sur le sol.

Beaucoup de larves sont des ravageuses des cultures : outre la larve « fil de fer » du Taupin, déjà citée, on peut ainsi compter parmi les ennemis de l'agriculteur les vers blancs, larves de Coléoptères Scarabéidés.

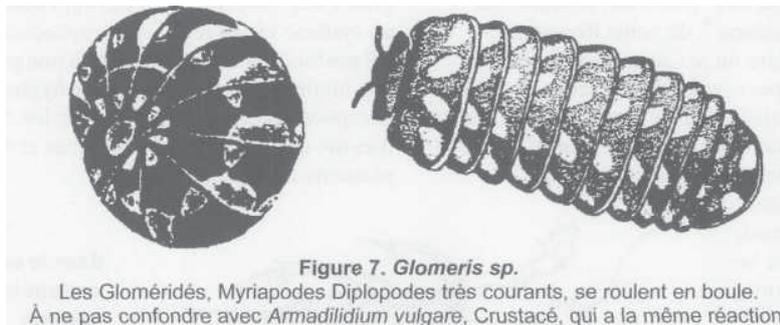
D'autres espèces s'enterrent uniquement pour subir la nymphose. On connaît la Processionnaire du pin<sup>35</sup>, dont les chenilles se déplacent en longs cortèges. Arboricoles, elles descendent de leur conifère au printemps et creusent le sol pour tisser leur cocon à quelques centimètres sous la surface.

Enfin, certains Insectes passent leur vie entière dans le sol : citons les fourmis et certains carabes. Et

dans les régions tropicales, il faut ajouter les quelque 1 200 espèces de termites humivores<sup>36</sup>. L'étonnante Courtilière<sup>37</sup> passe elle aussi toute sa vie dans le sol. Les larves éclosent dans un nid creusé par la femelle, y subissent deux

mues, y hivernent, puis les adultes creusent leurs propres galeries, se nourrissant de vers de terre, de larves et, au grand dam des jardiniers, de racines de plantes légumières. Par les nuits chaudes, il arrive qu'elles s'envolent en essaims.

Plus compliqué est le cas du redoutable Phylloxéra<sup>38</sup>. Ce puceron américain dévastateur des vignobles présente plusieurs formes biologiques : une forme gallicole<sup>39</sup>, qui vit sur les feuilles de la Vigne américaine, et une forme radicole souterraine qui, en se nourrissant des racines, cause l'infection et la mort des



<sup>30</sup> Par exemple, la Noctuelle des moissons, *Agrotis segetum*, la Noctuelle noirâtre, *Euxoa nigricans*, Insectes Lépidoptères Noctuidés.

<sup>31</sup> Insectes Orthoptères Caelifères *Acridoidea*.

<sup>32</sup> *Lyristes plebejus*, Insecte Homoptère Cicadidé.

<sup>33</sup> Le record est détenu par une Cigale américaine, *Magicada septemdecim*, dont l'état larvaire souterrain dure dix-sept ans, et la vie adulte seulement quelques heures.

<sup>34</sup> *Sciara militaris*. Insecte Diptère Nématocère Sciaridé.

<sup>35</sup> *Thaumetopoea pityocampa*. Insecte Lépidoptère Thaumetopoeidé.

<sup>36</sup> Insectes Isoptères. Sur les 2 300 espèces de Termites connues au monde, seules quelques-unes (dont les espèces européennes) s'attaquent au bois. D'autres se nourrissent de microflore. Les termites humivores, à l'instar des lombrics, ingèrent de la terre et se nourrissent des débris organiques qu'elle contient.

<sup>37</sup> *Gryllotalpa gryllotalpa*. Insecte Orthoptère Gryllotalpidé.

<sup>38</sup> *Viteus vitifoliae*, Insecte Homoptère Phylloxéridé.

<sup>39</sup> Qui vit dans une galle ou cécidie (excroissance anormale sur un organe végétal, produite par la piqûre d'un Insecte ou l'installation d'un Insecte, dit « cécidogène », au sein des tissus végétaux).

ceps. Seule cette dernière fait partie de la pédofaune. En Europe, les populations sont principalement radicales ; la forme épigée n'apparaît généralement que sur la Vigne américaine.

Alors, qui appartient à la faune du sol ? Cela dépend de la façon dont on aborde la question. S'il s'agit de recenser les individus présents dans un échantillon de terre, toutes les espèces que l'on vient de citer sont à

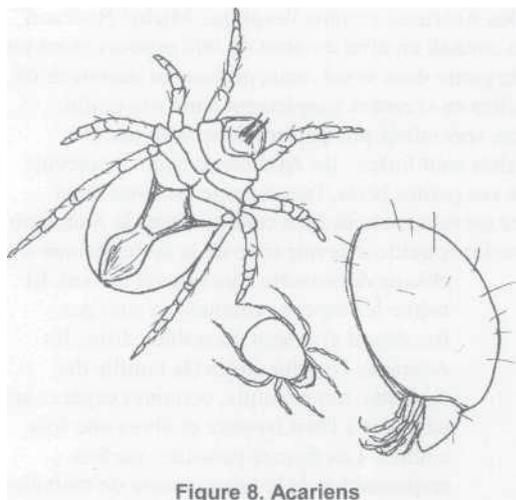


Figure 8. Acariens

inclure dans la liste au stade de leur vie durant lequel elles sont endogées. C'est la vision du zoologiste. Mais si l'on est un écologue s'intéressant au rôle de la pédofaune au sein de l'écosystème, comme nous allons le faire dans un prochain chapitre, les espèces qui sont peu actives dans le sol n'entrent pas dans notre propos : les nymphes ou les organismes en hibernation jouent un rôle plutôt faible. Toutefois, ces organismes sont une source de nourriture pour les Mammifères insectivores et les Arthropodes prédateurs. Ils ont donc une place au sein des réseaux trophiques souterrains. Enfin, du point de vue du phytiateur cherchant à se débarrasser d'un ravageur, connaître sa phase souterraine est utile : on peut prévenir les ravages d'une espèce dont l'adulte aérien est phytophage en s'attaquant à la forme larvaire endogée.

Ainsi, la pédofaune est également diverse par ses définitions et ses spécialistes. Néanmoins, quel que soit le but recherché, travailler sur la faune du sol nécessite de la quantifier, la capturer, l'observer à la loupe. Pour ce faire, les techniques sont également très variées.

## Extraction, comptage et détermination : matériel et méthodes

La diversité de la pédofaune ne permet pas l'utilisation d'une méthode d'échantillonnage unique pour tous ses représentants. Certaines techniques ne sont utilisables que pour les organismes d'une certaine taille, d'autres sélectionnent des classes écologiques ou taxonomiques.

### Capture et extraction

La macrofaune de la litière est facilement accessible. On la capture par les techniques de *chasse à vue* chères à l'entomologiste, mais qui fonctionnent aussi pour les Myriapodes, Araignées et Cloportes : pince plate, pinceau humide, aspirateur<sup>40</sup>.

On peut établir un échantillonnage quasi exhaustif des Insectes dont la phase larvaire et/ou nymphale est endogée en prélevant un échantillon de sol que l'on déposera dans un *éclosoir*<sup>41</sup>. Selon le même principe, pour une plus grande surface, on utilise une nasse à émergence directement sur le terrain : un filet de mousseline aux mailles très fines placé à quelques centimètres du sol, de façon à former une cage. Si la période est judicieusement choisie, on verra tous les adultes émerger du sol voler, prisonniers de la nasse, et se poser sur les parois.

Les espèces édaphiques s'attrapent moins facilement. Après avoir prélevé un échantillon de sol (à l'aide d'une bague en métal ou d'une sonde pédologique, calibrées si l'on veut être précis dans le volume de terre à extraire), il faut séparer les animaux des grains de terre. On peut évidemment tenter de le faire manuellement sous la loupe, mais cela se révèle vite fastidieux. Les méthodes *mécaniques* sont nombreuses : elles combinent lavage, tamisage, centrifugation, sédimentation. Pour être réellement efficaces, ces techniques demandent une

### Sol piégé

La larve du Fourmilion<sup>a</sup>, dès sa naissance, s'enterre à reculons dans un sol sableux en creusant une sorte d'entonnoir. Les petits insectes qui circulent à la surface du sol y tombent et arrivent directement à la portée des impressionnantes mandibules de la larve. Si la proie convoitée, en général une fourmi, tarde à se faire prendre au piège, l'ingénieuse envoie dans sa direction quelques grains de sable qui provoquent une petite avalanche, entraînant l'animal vers le fond.

<sup>a</sup> Myrmeleon, Insecte Névroptère Myrmélonidé

<sup>40</sup> Voir l'article d'Alain Fraval « Capture et collection... Aspirateurs », revue *Insectes* n° 124.

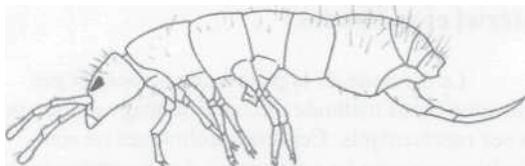


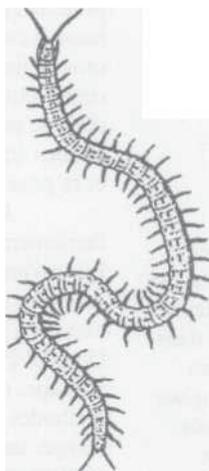
Fig. 9. Collembole

grande minutie et des manipulations souvent longues, avec un protocole spécifique des organismes que l'on cherche à récupérer. Si l'on ne désire pas une étude quantitative précise, mais un simple aperçu de la méso- et macrofaune du sol, un tamisage peut suffire.

D'autres méthodes, dites *sélectives ou actives*, laissent les petites bêtes faire le travail : la méthode d'échantillonnage des vers de terre couramment utilisée actuellement est basée sur une réaction épidermique des lombrics au formol. Un cadre en bois délimite une surface de 1 m<sup>2</sup> de sol mis à nu. On y verse uniformément 30 l de trois solutions de formol de concentration croissante. Les vers fuient aussitôt vers la surface où ils sont collectés. Il existe des variantes, moins efficaces : une solution de permanganate de potassium diluée, ou encore une électrode envoyant dans le sol un courant alternatif.

La méthode classique d'extraction des microarthropodes, imaginée en 1905 par Berlese et perfectionnée plus tard par Tullgren, utilise également une réaction de fuite. Un échantillon de terre est placé pendant trois à quatre jours sur un tamis au-dessus d'un entonnoir et surmonté d'une lampe puissante. Fuyant la dessiccation, Acariens, Myriapodes, Collemboles et petites larves d'Insectes quittent l'échantillon par le bas et tombent dans l'entonnoir jusqu'à un bûcher contenant de l'alcool. Il faut noter que les individus blessés ou morts, qui ne se déplacent pas, ne seront pas comptabilisés. Les échantillons de sol doivent être manipulés avec précaution, afin de ne pas les compacter et empêcher les animaux d'en sortir.

Baermann adapte ensuite l'extracteur de Berlese pour la récolte des Nématodes et autres représentants de la microfaune hydrobionte : même système, mais l'entonnoir est à demi rempli d'eau. Les petits vers s'y réfugient, et il suffit de faire couler un peu de liquide pour les recueillir.

Figure 10. Géophile  
Myriapode Chilopode

### Détermination : le casse-tête

Une fois les invertébrés du sol collectés, reste à les trier, compter, déterminer. C'est la partie la plus laborieuse du travail du pédozoologiste. Un « culot de Berlese », résultat d'une extraction à partir d'un échantillon de sol, est un invraisemblable capharnaüm rassemblant des centaines de Microarthropodes : chaque prélèvement de sol représente des heures de travail sur une loupe binoculaire. Cela se complique encore si l'on veut faire une détermination précise, particulièrement chez les Acariens, comme l'explique Michel Bertrand<sup>42</sup>. On en connaît en effet environ 40 000 espèces, dont une grande partie dans le sol, mais on peut en découvrir de nouvelles en creusant simplement dans son jardin. Chaque spécialiste prospectant dans sa région, les disparités sont fortes : les Allemands ayant beaucoup étudié ces petites bêtes, l'acarofaune du Nord de la France est relativement bien connue. Dans le Sud, « on se débrouille », quitte à devoir faire de la systématique à chaque découverte d'un nouvel animal. Et même les espèces connues ne sont pas forcément aisément classables. Chez les Acariens Trombiculidés (la famille des Aoûtats), par exemple, certaines espèces sont parasites à l'état larvaire et libres une fois adultes. Les formes parasites, parfois responsables de la transmission de maladies, ont été bien plus étudiées. Résultat : une classification différente pour les larves et pour les adultes du groupe.

### Autres techniques

On peut parfois étudier la faune du sol sans la capturer. Beaucoup d'estimations des populations sont réalisées indirectement en dénombrant les indices de présence : pour une population de fourmis, les fourmilières, une population de taupes, les taupinières, une population de vers de terre, les turricules (excréments rejetés à la surface et formant de petits tas).

Les technologies récentes apportent beaucoup. Les zoologistes s'intéressant à l'architecture des fourmilières ou à la structure des réseaux de galeries de lombrics ont emprunté à l'imagerie médicale l'endoscope, caméra miniature et flexible. On peut également quantifier et visualiser les réseaux lombriciens dans des carottes de sol par tomographie aux rayons X. La microscopie électronique, les techniques de modélisation en trois dimensions, sont elles aussi très utiles pour l'étude de ce milieu complexe qu'est le sol.

Ces techniques ont permis de dépasser l'aspect quantitatif et de répondre à une nouvelle question : que font les animaux dans le sol ? Moulages de leurs galeries,

<sup>41</sup> Voir l'article d'Alain Fraval « Capture et collection... Les éclosoirs », dans *Insectes* n°126.

<sup>42</sup> Michel Bertrand est enseignant-chercheur au Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive, département Écologie des Arthropodes, Université de Montpellier III / CNRS.

étude de la composition chimique de leurs déjections, ont mis en évidence l'importance des activités de la pédofaune.

### Les travailleurs souterrains : que font les animaux du sol ?

Dans les années 1960-1970, l'écologie est à son apogée. La notion d'écosystème prend de l'importance. Durant cette période, on ne se contente plus de décrire la faune du sol, mais on cherche à caractériser son action.

Les écologues identifient deux rôles importants joués par la pédofaune : une action physique sur le sol et un rôle dans la dégradation de la matière organique.

#### Actions sur la structure du sol

*J'fais des trous...*

L'action physique des animaux dans le sol est bien sûr corrélée à leur taille. La plus spectaculaire est sans aucun doute celle de la taupe : un réseau de cent à deux cents mètres de galeries souterraines entretenu par les générations successives. Chaque individu creuse également ses propres galeries pour la chasse aux lombrics, rejetant la terre en surface et formant ainsi les fameuses taupinières, avançant d'environ vingt mètres par jour. Ce faisant, la taupe ramène en surface des éléments profonds et aère le sol : un véritable labour. Mais elle bouleverse aussi les semis, coupe les racines des plantes cultivées et détruit les beaux gazons anglais. Les Rongeurs créent eux aussi, dans une moindre mesure, galeries et terriers (et des dégâts dans les cultures en grignotant graines et racines).

Même des oiseaux creusent le sol ! Le Martin-pêcheur d'Europe<sup>44</sup> niche dans des galeries de cinquante à quatre-vingt-dix centimètres de long, qu'il fore dans les berges verticales des rivières. Le Guêpier d'Europe<sup>45</sup> habite lui aussi les berges sablonneuses. Et, en Amérique, la Chouette des terriers occupe ceux que les petits mammifères ont abandonnés, les agrandissant parfois à son goût.

Les microarthropodes ne creusent pas, ils ne font qu'utiliser les pores naturels et les passages ménagés par de plus grosses bêtes : les Insectes, Myriapodes et Crustacés fouisseurs. Ces animaux participent au maintien de la porosité du sol. C'est un facteur essentiel pour la survie de la pédofaune, mais aussi pour le développement des systèmes racinaires des plantes, notamment avant l'installation d'une végétation abondante. Ensuite, les racines jouent elles aussi un rôle dans le creusement de cavités dans le sol.

Parmi les Invertébrés du sol, les fourmis, et les termites dans les régions tropicales, déploient, malgré leur faible taille, une activité particulièrement impressionnante. Elles dépensent une énergie colossale pour construire leurs « maisons », qui peuvent s'élever jusqu'à plusieurs mètres. Fourmilières et termitières sont constituées de matières minérales et organiques mêlées. Ces insectes participent ainsi à l'intégration de la matière organique dans le sol et réalisent un travail de « décompactage » en remuant, dispersant, mélangeant ces éléments.

Malgré tout, les plus efficaces des travailleurs souterrains sont les vers de terre. Mais pas n'importe lesquels ! Marcel Bouché<sup>47</sup> distingue trois catégories évolutives : il existe en réalité de nombreux intermédiaires entre ces extrêmes. Les vers épigés, grêles et rouges, vivent à la surface, principalement dans les litières forestières. Ils forent très peu le sol. Les endogés sont de plus grande taille, dépigmentés et possèdent une musculature développée. Ils percent un réseau de galeries profondes en avalant la terre devant eux et en la rejetant derrière sous forme de déjections. Enfin, les vers anéciques présentent un mode de vie mixte : se nourrissant la nuit en surface, ils descendent profondément dans le sol le jour pour échapper au réchauffement des horizons superficiels. Par ces mouvements verticaux, ils agissent fortement sur la structure du sol. Leur partie postérieure, qui reste dans la terre lorsqu'ils sont en surface, est dépigmentée, tandis que l'avant est coloré de gris-brun.

En creusant leurs galeries, les vers fouisseurs augmentent la porosité du sol. Ils facilitent ainsi la pénétration de l'air. Cela joue également sur la capacité du sol à drainer l'eau. Bouché rappelle l'histoire de scientifiques qui avaient placé des rigoles en bas d'un coteau dans le Sud de la France. Ils n'y avaient récolté que l'eau tombée du ciel, mais pas celle qui aurait dû ruisseler des champs. L'explication ? Les galeries de lombrics, verticales et raccordées en réseau, peuvent atteindre une profondeur de cinq à six mètres. Dans la région méditerranéenne, selon Bouché, une population moyenne de vers de terre permet un écoulement de 160 mm d'eau par heure à travers ses galeries. Bouché ajoute que la disparition des lombrics, principalement due à l'usage intensif de pesticides dans les vignes, peut dès lors être considérée comme l'un des facteurs responsables de l'aggravation des inondations dans cette région<sup>48</sup>.

De plus, les vers anéciques forment à la surface du sol des turricules, bien visibles de mars à juin (période

<sup>43</sup> Voir « Lutte chimique, Campagnol terrestre, bavures et états d'âme : mise au point », par M. Pascal, *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* n°35, 61-65.

<sup>44</sup> *Alcedo atthis*, Oiseau Alcénidé.

<sup>45</sup> *Merops apiaster*, Oiseau Méropidé.

<sup>46</sup> *Speotyto cunicularia*. Oiseau Strigidé.

<sup>47</sup> Marcel Bouché a dirigé l'ancien laboratoire de Zooécologie du sol au centre INRA de Montpellier. Spécialiste des lombriciens, il est aujourd'hui retraité.

<sup>48</sup> Voir « In memoriam : *Scheterotheca ssp.*, *Lumbricina*, *Animalia*, *Plantae*, *Homo sapiens et Sapientia* », par M. Bouché, *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* n°30.

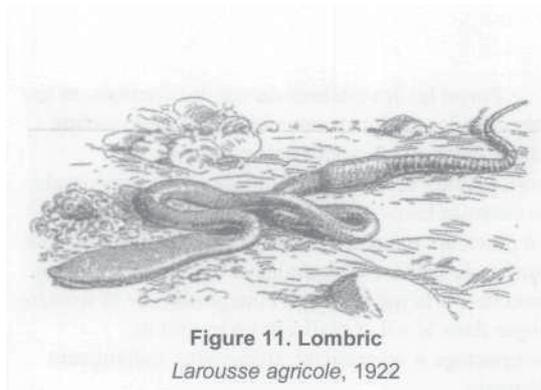


Figure 11. Lombric  
Larousse agricole, 1922

d'activité des lombrics en région tempérée). Ce sont ces « crottes de vers de terre » qui ont étonné Darwin par leur abondance. De fait, selon les milieux, on en trouve un à neuf kilogrammes par mètre carré et par an. Les lombrics ramènent ainsi des éléments des couches profondes à la surface : c'est l'équivalent d'un labour sur les vingt premiers centimètres de sol.

#### *Les agrégats des vers de terre*

Les turricules sont constitués d'éléments ayant transité par le tube digestif des vers, tout comme leurs déjections souterraines. Ces déjections, contrairement à celles des autres organismes, sont des mélanges de matière organique et de matière minérale. Les espèces de Termites humivores, dans les régions tropicales, produisent elles aussi ce type de déjection. Dans les huit jours environ suivant la formation d'un turricule de ver de terre ou d'une crotte de termite, explique Patrick Lavelle, beaucoup d'éléments minéraux sont encore disponibles et l'activité microbienne est forte. On y trouve de l'azote minéral, de l'ammonium et du phosphore assimilables. Puis l'ensemble sèche, bloquant la matière minérale dans une structure en agrégat très compacte et durable. Lombrics et termites jouent donc un rôle dans la séquestration de la matière organique dans les sols, en particulier dans la fixation du carbone. Ils régulent ainsi les processus biologiques passant par le sol. Une biomasse moyenne de vers de terre (environ une tonne par hectare) ingère en un an, selon Bouché, 400 t par hectare de terre et de matière organique mêlées, soit un dixième d'un sol complet de 3 500 t. Cela peut aller jusqu'à 1 000 t dans les zones tropicales. Lavelle souligne qu'il existe une espèce tropicale dont les jeunes avalent trente fois leur poids en terre chaque jour. La quantité de sol ainsi « traitée » par les lombrics est phénoménale. Ce n'est pas pour rien qu'Aristote les qualifiait déjà d'« intestins de la terre ».

#### **Décomposition de la matière organique et interactions avec la microflore**

La matière organique morte qui arrive sur le sol subit des transformations dues à des réactions physiques, chimiques et biologiques.

Bien que l'on dise souvent des saprophages qu'ils sont « décomposeurs », ces animaux ne réalisent pas eux-même les transformations biochimiques. On l'a vu, la matière organique qui arrive dans le sol, en majorité d'origine végétale, peut être difficilement assimilable. Seuls les organismes microbiens sont capables de digérer certains composés organiques. Mais eux aussi sont soumis à des contraintes : ne pouvant se déplacer dans le sol, ils attendent en dormance des conditions favorables (température, hygrométrie et, surtout, présence de substrat organique). C'est le « paradoxe de la Belle au bois dormant » : alors qu'en laboratoire, les microorganismes ont une croissance extrêmement rapide, dans le sol, malgré l'énorme biomasse microbienne présente, le temps de renouvellement des populations se chiffre en mois. Bactéries et champignons sont la plupart du temps inactifs, attendant les "princes charmants" qui les mettront en présence de substrats organiques. Le moteur du recyclage est donc l'interaction entre animaux et microorganismes.

Les microprédateurs qui consomment la microflore ont un rôle de régulation des populations, mais aussi de stimulation : sous l'influence de cette prédation, la multiplication des bactéries et la ramification des hyphes mycéliens augmentent.

Les animaux saprophages, en se nourrissant des débris animaux et végétaux, fragmentent la matière organique et participent donc à l'étape de décomposition.

#### **Les Myriapodes**

Les Myriapodes, ou mille-pattes, sont présents dans la plupart des sols. Les Myriapodes Symphyles et Pauropodes, encore peu connus, appartiennent à la mésofaune. Diplopodes (deux paires de pattes par segment) et Chilopodes (une paire de pattes par segment) font partie de la macrofaune.

Les Chilopodes, tous prédateurs, chassent en courant sur le sol. Parmi eux, les scolopendres ont mauvaise réputation, note Jean-Jacques Geoffroy<sup>49</sup>. Pourtant, ajoute-t-il, seules les grandes espèces tropicales sont à craindre, et si leur morsure est douloureuse, elle n'est généralement pas mortelle pour l'homme.

Les Diplopodes sont très diversifiés. Parmi les plus connus : les glomérus, qui se roulent en boule, et les iules (au masculin), ces longs cylindres pleins de pattes. Tous possèdent des glandes répugnatoires sécrétant des substances répulsives. Certaines espèces se regroupent parfois en masses de millions d'individus sortant du sol, sans que l'on en connaisse les causes exactes. Au Japon, raconte Geoffroy, ces déplacements massifs ont bloqué des trains !

<sup>49</sup> Patrick Lavelle est directeur de l'unité de recherche Biodiversité et fonctionnement des sols, Université de Paris VI / IRD.

<sup>49</sup> Jean-Jacques Geoffroy, du département Écologie et gestion de la biodiversité du Muséum national d'histoire naturelle, est secrétaire général du Centre international de myriapodologie.

Voir à [www.mnhn.fr/assoc/myriapoda](http://www.mnhn.fr/assoc/myriapoda)

On passe ainsi de morceaux de plusieurs centimètres, avalés par les Cloportes, les gros Myriapodes et les Coléoptères, à des fractions de quelques microns dans les boulettes fécales des microarthropodes. Ce faisant, ils augmentent la surface attaquable par les bactéries, champignons, et autres éléments de la microflore. À l'intérieur de leurs boulettes fécales, les conditions sont optimales pour la microflore : chaleur, humidité et matière organique fragmentée. L'activité microbienne y est intense. Au bout de quelques jours, les bactéries ont dégradé les fragments organiques en un substrat plus facilement assimilable. Ces déjections transformées sont ingérées par de plus petits saprophages, qui y trouvent les éléments organiques nécessaires à leur métabolisme, et produisent à leur tour des boulettes fécales. Certains Invertébrés, comme les Cloportes, ont une digestion de type "rumen externe" : ils ré-ingèrent leurs propres déjections dégradées par l'activité bactérienne.

Les petits Arthropodes primitifs dont nous parlions au début de cet article agissaient de même, se nourrissant de spores ou de débris végétaux et produisant des déjections. Selon Janvier, ils auraient ainsi contribué à la formation des premiers sols.

Certains animaux bénéficient quant à eux d'interactions internes très fortes avec les microorganismes. Le système de digestion des vers de terre<sup>50</sup> illustre parfaitement ce mutualisme : le lombric produit du mucus (un substrat organique très énergétique) qu'il mélange au sein de son tube digestif avec le sol ingéré (qui contient des particules minérales, organiques, et de la microflore) et de l'eau. Les conditions sont alors idéales pour les bactéries, qui récupèrent leurs capacités enzymatiques. Dans la deuxième partie du tube digestif, elles digèrent la matière organique. La production de mucus demande un gros investissement énergétique, mais permet au lombric de récupérer les produits de la digestion effectuée par les bactéries réactivées.

Quant aux termites, ce serait grâce à des symbiotes de leur panse rectale qu'ils parviendraient à digérer la cellulose pour les espèces xylophages, ou les composés aromatiques<sup>51</sup>, par exemple, pour les espèces humivores. Le système de digestion extrêmement performant de ces animaux leur permet sans doute de déployer l'énergie nécessaire au creusement de leurs galeries ou à la construction de leurs édifices.

### Techniciens et ingénieurs de l'écosystème

Galeries, fourmilières et déjections sont des structures biogéniques, c'est-à-dire produites par des organismes vivants. Celles créées par les lombrics et les termites sont particulièrement importantes, qu'il s'agisse de leur capacité à remuer le sol ou bien de la nature organo-minérale stable de leurs déjections.

Lavelle propose une classification fonctionnelle des organismes du sol, selon leur impact sur l'écosystème à travers leurs deux rôles (structuration du sol et interaction avec la microflore). Les *microprédateurs*, de très petite taille, ont peu d'impact physique sur le sol, et interagissent avec la microflore en exerçant une pression de consommation. Les *transformateurs de litière* (ici la « litière » n'est pas l'horizon superficiel forestier, mais bien la matière organique fraîche sur le sol) sont les animaux fragmenteurs : la majorité de la mésofaune en fait partie, ainsi que les gros Arthropodes saprophages de litière et les larves d'insectes au régime saprophage. Enfin, le troisième groupe est celui des *organismes ingénieurs* : lombrics, termites dans les régions tropicales et fourmis. Nous l'avons vu, ces animaux jouent un rôle prépondérant dans la structuration du sol par la formation de galeries, l'apport d'éléments profonds en surface et, inversement, l'insertion d'éléments organiques en profondeur, et enfin la production d'agrégats organo-minéraux stables. Ces Invertébrés sont également ceux qui entretiennent les interactions les plus fortes avec la microflore<sup>52</sup>. De ce fait, ils occupent une position clé au sein de l'écosystème.

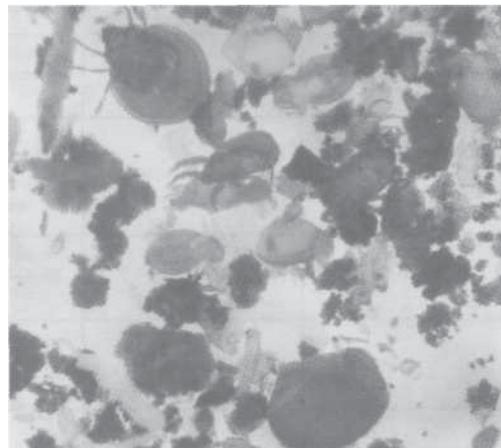


Figure 12. Culot de Berlese  
Microarthropodes et fragments de sol.  
Cliché Marc Fouchard

<sup>50</sup> Ce modèle a été décrit chez un ver africain, puis confirmé pour une dizaine d'autres espèces, dont des espèces tempérées. Les vers des régions tempérées, où la température est plus faible, fabriquent plus de mucus. On suppose que cela compense les effets de la température et permet d'accélérer la réaction microbienne.

<sup>51</sup> Formées à partir de cycles de six atomes de carbones, particulièrement résistantes, ces molécules entrent dans la constitution de tous les végétaux.

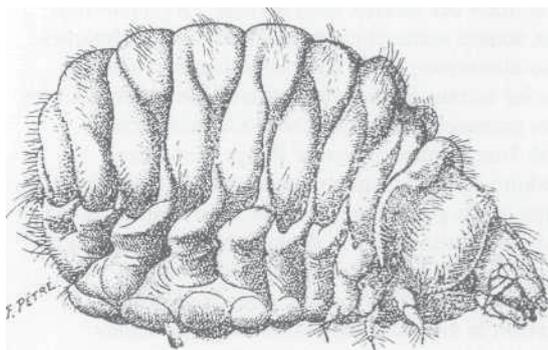
<sup>52</sup> Notons que les fourmis ne bénéficient pas des interactions internes avec la microflore que nous venons d'évoquer, et ne produisent pas d'agrégats. Mais, selon Lavelle, ces insectes font partie des ingénieurs de l'écosystème par le travail physique qu'ils accomplissent dans le sol.

Tableau I. Principaux groupes composant la pédofaune et leur rôle au sein de l'écosystème sol

	Qui sont-ils ?	Combien sont-ils ? (par m <sup>2</sup> , dans un sol brun tempéré non cultivé, selon plusieurs auteurs, d'après G. Bachelier, 1979)	Que mangent-ils ?	Que produisent-ils ?	Classification fonctionnelle (d'après P. Lavelle et autres auteurs)
Microfaune	Protozoaires	de 100 à 1 000 millions	des bactéries et des champignons		microprédateurs
	Nématodes	de 1 à 20 millions	beaucoup d'espèces sont phytoparasites ; certaines sont prédatrices d'autres Nématodes et d'Acariens ; les autres sont saprophages	des pelotes fécales avec des fragments de 5 µm <sup>3</sup>	microprédateurs ou transformateurs de litière
Mésafaune	Acariens	de 20 000 à 500 000	la plupart ingèrent des Bactéries, des pollens, des débris végétaux et animaux divers : ce sont des saprophages ; certains sont prédateurs	des pelotes fécales avec des fragments de 20 µm <sup>3</sup>	transformateurs de litière
	Collemboles	de 20 000 à 500 000	la plupart sont saprophages ; quelques espèces sont prédatrices	des pelotes fécales avec des fragments de 20 µm <sup>3</sup>	transformateurs de litière
	Enchytréides	de 10 000 à 50 000	des débris végétaux en décomposition, les déjections des micro-Arthropodes	des agrégats et des petites galeries	fouisseurs et transformateurs de litière
Macrofaune	Lombrics	de 50 à 400	des débris végétaux, qu'ils ingèrent avec de la terre	des agrégats organo-minéraux, des galeries, des turricules	ingénieurs de l'écosystème
	Larves de Diptères, de Coléoptères, de Lépidoptères...	larves de Diptères : 400 larves de Coléoptères : 100	les régimes varient selon les espèces ; on trouve des saprophages, coprophages, nécrophages, prédatrices, phytophages	les saprophages produisent des pelotes fécales, les phytophages, beaucoup de dégâts dans les cultures	transformateurs de litière, consommateurs primaires ou prédateurs, selon les espèces
	Coléoptères adultes	quelques-uns	la plupart sont saprophages ; certaines espèces sont parasites des fourmilères	des pelotes fécales avec des fragments d'1 mm <sup>3</sup>	transformateurs de litière
	Fourmis, Termites	très variable selon les lieux	les fourmis sont saprophages et/ou prédatrices selon les espèces, elles ingèrent aussi du miellat sucré ; les termites sont xylophages	des galeries ; les termites produisent des boulettes fécales organo- minérales	ingénieurs de l'écosystème
	Autres insectes	quelques-uns	ils se nourrissent d'une grande diversité de matières végétales et animales	des pelotes fécales	transformateurs de litière
	Myriapodes	250 (très variable)	les Diplopodes sont saprophages, les Chilopodes sont tous prédateurs- chasseurs	les saprophages produisent des pelotes fécales avec des fragments d'1 mm <sup>3</sup>	transformateurs de litière ou macroprédateurs
	Cloportes	100	saprophages	des pelotes fécales avec des fragments d'1 mm <sup>3</sup>	transformateurs de litière
	Araignées	quelques-unes	prédatrices d'autres Arthropodes		macroprédateurs
	Limaces et Escargots	50	ils se nourrissent de végétaux		consommateurs primaires
Mégafaune	Taupe, marmotte, lapin, musaraigne, crapaud fouisseur, etc.		les Mammifères Insectivores mangent des Insectes, les Rongeurs grignotent les plantes et les racines	de très gros trous qui peuvent être des habitats pour une faune nombreuse, des déjections et des cadavres sources de matière organique	bioturbateurs (ils remuent le sol) et macroprédateurs

### Perspectives

Ce modèle « idéal » vaut surtout pour les sols calcaires forestiers, systèmes les plus couramment étudiés. Mais, selon le type de sol, la forme d'humus, la végétation en présence, les différences sont fortes. On distingue trois types d'humus ; le tableau ci-contre montre leurs principales caractéristiques. Ces dernières sont fortement liées entre elles. La pédofaune, principalement les organismes ingénieurs, s'inscrit dans un ensemble d'interactions impliquant non seulement le sol, mais aussi les végétaux qui y poussent et, par là-même, l'ensemble de l'écosystème : la qualité de la litière, qui dépend de la végétation, et les propriétés physico-chimiques du sol conditionnent la présence de telle ou telle espèce de la faune du sol, et principalement celle des organismes ingénieurs, particulièrement exigeants. A l'inverse, explique Jean-François Ponge<sup>53</sup>, ces animaux, en assurant l'humification de la matière organique et le maintien de la structure du sol, conditionnent la présence des autres espèces animales et végétales. Ainsi, dans les sols acides, la pédofaune est plus réduite. Les lombrics sont très peu présents ; ils sont remplacés par des enchytréides, qui ne produisent pas d'agrégats et réalisent une structure en « éponge » très fine de par leur petite taille. La matière organique n'est pas incorporée rapidement à la matière minérale, comme c'est le cas en présence de lombrics. Le recyclage des nutriments y est moins rapide qu'en mull, car l'humification est plus lente. Cela ne convient pas aux plantes vernaies, qui fleurissent au printemps et doivent donc disposer très tôt d'une grande quantité de nutriments. Cet humus de type moder est au contraire apprécié des Hêtres, des Chênes et de certains résineux.



**Figure 13. Menge-malloi**  
*Vesperus xartartii*, Coléoptère Cérambycidé  
 larve dévoreuse des racines de la vigne.  
 F. Petré del.

<sup>53</sup> Jean-François Ponge est chercheur au Laboratoire d'écologie générale du Muséum national d'histoire naturelle.

**Tableau II. Caractéristiques principales des trois types d'humus**  
 d'après Ponge.

Types d'humus	MULL	MODER	MOR
Écosystèmes	prairies et pelouses, forêts de feuillus avec une riche strate herbacée, maquis méditerranéens	forêts de feuillus et de conifères avec une strate herbacée pauvre	landes, forêts de conifères, tourbières à sphaignes, pelouses alpines
Type de sol	sols bruns	sols lessivés podzoliques	sols podzoliques
Biodiversité	haute	moyenne	basse
Faune	mégafaune, macrofaune, mésofaune, microfaune	macrofaune (pauvre), mésofaune (riche), microfaune	mésafaune (pauvre), microfaune (pauvre)
Groupe animal dominant en biomasse	vers de terre	enchytréides	rareté de la faune
Groupe microbien dominant en biomasse	bactéries	champignons	rareté de la microflore
Humification	rapide	lente	très lente
Matière organique humifiée	agrégats organo-minéraux	boulettes fécales organiques	oxydation lente des débris végétaux
Productivité	haute	moyenne	basse

### Le problème des agroécosystèmes

Que se passe-t-il alors dans un sol cultivé de façon traditionnelle ? Selon la plupart des spécialistes, labour, déchaumage et pesticides déciment les animaux du sol. Lavelle montre qu'une prairie fortement polluée au zinc est plus riche en macrofaune qu'un champ de maïs. Seuls les ravageurs, favorisés par l'absence de prédateurs et l'accessibilité des ressources, colonisent ce type de cultures. L'utilisation préventive de pesticides conduit ainsi à une aberration agronomique, montre Lavelle. Dans une culture, les animaux décomposeurs sont la proie de prédateurs généralistes. Lorsque, avec la croissance des plantes, les herbivores colonisent le champ, les prédateurs sont assez nombreux pour les réguler. Mais l'application de pesticides « préventifs » élimine les décomposeurs, et les populations de prédateurs sont réduites. Les ravageurs envahissent le champ sans être contrôlés ; il faut remettre des pesticides, avec tous les coûts que cela entraîne.

Des équilibres importants peuvent être modifiés par la baisse de la diversité des espèces. Ainsi, la présence de vers de terre annihile l'effet négatif des nématodes phytoparasites sur le rendement des cultures. Les nématodes, avalés par les lombrics, sont en contact avec une bactérie produisant de la tyrosine, substance qui détruit leur système d'orientation. Sortis du tube digestif des vers, ils ne peuvent plus se diriger vers les racines. De plus, les lombrics agissent positivement sur les

plantes en évitant (par des mécanismes complexes que je ne détaillerai pas) l'expression de certains gènes de stress. Les plantes sont en meilleure « condition physique » pour résister aux parasites. La présence de lombrics assure alors une forme de protection des cultures. Or, les vers de terre sont parmi les espèces les plus exigeantes et les premières à disparaître des sols trop chargés en pesticides.

L'absence d'animaux fousseurs cause également un problème majeur : la compaction des sols. Si le blé, par exemple, possède un système racinaire très puissant capable de traverser les couches compactes, beaucoup d'autres plantes ne peuvent pousser dans un sol rendu massif. Pire, la faible porosité empêche les amendements et les éléments fertilisants de s'incorporer rapidement dans le sol : ils perdent en efficacité. Cette compaction est également un facteur d'érosion, car elle diminue l'infiltration de l'eau dans le sol. Les eaux ruissellent sur les versants avec les fractions fines des sols, et entraînent ainsi les produits phytosanitaires vers le bas des parcelles, où des phénomènes de toxicité peuvent alors survenir (Le Bissonnais et Gascuel-Oudou<sup>54</sup>, 1998).

### Les sols tropicaux

Les sols des régions tropicales sont particulièrement fragiles. Sous ces climats, l'altération de la roche est intense : les sols sont donc constitués d'argiles inertes (kaolinite) et dépourvus de nutriments minéraux. Les réserves de nutriments sont uniquement accumulées dans la biomasse végétale. Les éléments nutritifs sont libérés par la minéralisation très rapide de la matière organique, contrôlée en partie par les organismes du sol, et aussitôt réabsorbés par les racines.

Déforestation, mise en culture selon les principes conventionnels occidentaux, ou pastoralisme ont alors des conséquences catastrophiques : le recyclage des nutriments ne s'effectue plus. En l'absence d'animaux fousseurs, le sol devient compact. L'eau n'est plus drainée vers les couches profondes mais ruisselle en surface, entraînant la couche meuble : c'est l'érosion.

Ce phénomène peut également être dû au passage des lourds engins de déforestation ou à... un ver de terre ! *Pontoscolex corethurus*, très résistant, prolifère là où toutes les autres espèces ont disparu. Ses déjections créent une couche compacte et solide à la surface du sol. Seul remède contre ce trop actif lombric : la reforestation, qui permettrait en moins d'un an, selon des résultats récents, la réapparition d'une faune diversifiée et le retour à l'équilibre initial.

### Utiliser la faune du sol ?

La disparition de la pédofaune serait une des causes de la perte de fertilité des terres arables. Des études montrent l'obtention, dans des parcelles gérées selon les principes de l'agriculture intégrée (utilisation limitée de produits chimiques, diminution voire abandon du labour selon les cas) préservant les communautés édaphiques, de rendements supérieurs à ceux de l'agriculture conventionnelle.

En plus de développer ces pratiques raisonnées, peut-on envisager d'utiliser certains animaux du sol pour « restaurer » des sols abîmés par les méthodes classiques ? C'est ce qu'a réalisé l'équipe dirigée par Lavelle dans des plantations de thé en Inde. Subissant plus d'une vingtaine d'applications d'intrants chimiques par an, et privée de tout apport organique par la récolte des feuilles et la taille régulière des plants, la faune avait complètement disparu des sols de ces exploitations. Résultat : compaction des sols, érosion et prolifération des parasites. « Il fallait remettre des vers de terre, raconte Lavelle, mais aussi leur permettre de survivre dans ces conditions ! » Les chercheurs ont donc créé des zones de fertilité en creusant des fossés remplis de fumier, de bois de taille et de lombrics entre les rangées de théiers. Ils ont constaté une répartition de la matière organique dans tout le volume du sol, une distribution plus profonde des racines et, surtout, une hausse de rendement atteignant en moyenne 275%. D'autres travaux sont menés sur ce sujet, qui n'utilisent pas que des lombrics. Ainsi, au Burkina Faso, un paillis placé par terre a permis d'attirer des termites qui ont restauré la capacité de drainage des sols.

Selon Ponge, la pédofaune pourrait même contribuer à la dépollution des sols. Leur pollution par les métaux lourds est liée à la disponibilité de ces métaux, présents sous forme libre. Une méthode de dépollution serait de fixer ces métaux dans les sols. La plupart des travaux actuels recherchent pour ce faire des techniques physico-chimiques. Mais, dans les sols naturellement acides, les métaux sont également sous forme libre. Et les espèces animales qui y vivent sont adaptées à cette toxicité. Une solution, suppose Ponge, serait donc d'introduire ces organismes dans les sols pollués par l'homme que la pédofaune d'origine, non adaptée, a désertés. En participant à la dégradation de la matière organique, ils créeraient les molécules humiques susceptibles de fixer les métaux. Et leur présence accélérerait la vitesse de dégradation des polluants organiques. Néanmoins, en se nourrissant de matière organique, les animaux libèrent également les composés en excès par rapport à leurs besoins. L'hypothèse de Ponge est que l'effet d'immobilisation dans des agrégats durables l'emportera, à long terme, sur l'activité de libération. Affaire à suivre ! Notons, toutefois, que de bons résultats de dépollution sont obtenus par un ensemble de techniques physiques, chimiques et biologiques. La contribution que pourraient apporter,

<sup>54</sup> Dans *Sol : interface fragile*, Stengel P., Gelin S., coord., INRA éditions, 1998, pages 129 à 144.

dans certaines conditions, les organismes vivants du sol reste à étudier.

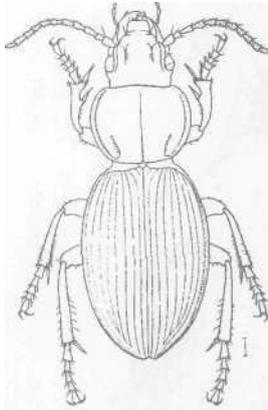


Figure 14. *Steropus globulosus*  
Coléoptère Carabidé  
Claire Villemant del.

D'autres chercheurs envisagent d'utiliser certains animaux du sol comme bioindicateurs. Ainsi, le groupe Inv.ent.for, coordonné par Louis-Michel Nageleisen<sup>55</sup>, travaille actuellement sur une méthode utilisant les insectes forestiers pour évaluer l'état de parcelles forestières, sur demande de l'ONF et de Réserves naturelles de France. Parmi ceux du sol, les scientifiques ont choisi des Coléoptères Carabidés et la Fourmi rousse. La conservation des milieux a besoin de ce genre de

méthodes standardisées, à l'image de l'IBGN<sup>5</sup> pour les milieux aquatiques, explique Pierre Zagatti<sup>58</sup>, membre du groupe de travail. La difficulté est de choisir les espèces indicatrices et de déterminer des méthodes d'échantillonnage standard. Les insectes du sol peuvent être de bons indicateurs, remarque Zagatti, mais beaucoup sont difficilement accessibles à notre investigation. L'intérêt des carabes : ils sont mieux connus que beaucoup d'autres groupes, ils se capturent aisément et, surtout, un sol de bonne qualité en contient au maximum une centaine d'espèces sur les mille présentes en France.

## En conclusion

Le sol est un réservoir de ravageurs, mais aussi de leurs prédateurs et d'animaux dont l'action dans le sol est essentielle à son bon fonctionnement. Leur présence contribue à un équilibre forcément fragile. « Lorsqu'un organisme devient nuisible, affirme Lavelle, c'est souvent parce qu'une bonne partie de la biodiversité a chuté. » La FAO (Organisation mondiale pour l'alimentation et l'agriculture) rappelle à présent que « les communautés

<sup>55</sup> Louis-Michel Nageleisen est responsable de l'antenne spécialisée Santé des forêts (département Santé des forêts du ministère de l'Agriculture) au centre INRA de Nancy.

<sup>56</sup> *Formica rufa*, Insecte Hyménoptère Formicidé.

<sup>57</sup> L'indice biologique global normalisé (Norme NF T90-350) est une note de 0 à 20 attribuée à une station de mesure sur un cours d'eau après étude du peuplement d'invertébrés aquatiques. Son interprétation permet d'évaluer la qualité générale de la station.

<sup>58</sup> Pierre Zagatti, directeur de recherche au centre INRA de Versailles et secrétaire général adjoint de l'Office pour les insectes et leur environnement, est entomologiste et spécialiste de la conservation des Invertébrés.

## L'éducation à la faune du sol

Pour les instituteurs, la faune du sol présente des atouts non négligeables : facile à attraper, d'aspect étonnant, elle permet d'intéresser les enfants au monde animal et d'introduire la notion de cycle biologique. Les programmes officiels de maternelle et de primaire citent la capture et l'observation des animaux du sol comme exemple d'activité destinée à éveiller l'esprit scientifique des jeunes élèves, et de nombreux projets pédagogiques développent ce thème. Au collège, le sol et ses habitants apparaissent dans le chapitre « Notre environnement » du programme de sciences de la vie et de la terre des classes de sixième. Dans la plupart des livres scolaires, une page consacrée au « sol vivant » présente les invertébrés du sol et insiste sur le travail des vers de terre. On crée parfois une ferme à lombrics. Durant la suite du collège, puis au lycée, les choses se gâtent pour la pédofaune : le sol est enseigné d'un point de vue géologique et physico-chimique.

À l'Université, le sol se situe au carrefour de nombreuses disciplines. La pédofaune est nettement plus présente dans le chapitre « Sol » des cursus de sciences environnementales et d'agronomie que de sciences de la terre, mais peu de formations insistent sur sa diversité et son rôle. La biologie du sol se limite souvent à la microbiologie. En écoles d'agronomie, la faune du sol apparaît surtout dans le chapitre « ravageurs ». Elle revêt toutefois un aspect plus positif dans les formations, relativement récentes, consacrées à l'agriculture biologique.

Source : Colloque sur l'éducation au sol, Association française pour l'étude des sols, Académie d'agriculture de France et ministère de l'Écologie et du Développement durable, Paris, Institut national agronomique, 11 juin 2003.

du sol et leurs activités sont fondamentales pour la fertilité des sols et la productivité agricole. » Ici se rejoignent la vision de l'écologue, fervent défenseur des équilibres naturels, et celle de l'agronome, qui recherche la meilleure productivité possible au moindre coût. L'histoire de la pédozoologie suit celle de l'écologie : la tendance est aujourd'hui à la préservation de la biodiversité et à une agriculture moins chimique. La faune du sol, « agent doux de la nutrition des végétaux », sourit Ponge, constitue une alternative. Les spécialistes de l'agriculture des régions tropicales, où les mauvaises gestions ont des conséquences particulièrement graves (voir l'encadré *Les sols tropicaux*), l'ont sans doute plus vite compris.

Mais, si l'écologie du sol est de nouveau un sujet « à la mode », il reste à reconstituer les équipes de recherches. Le manque d'intérêt porté à la discipline au cours des vingt dernières années a laissé bien des spécialistes partir à la retraite sans successeurs.

J'adresse tous mes remerciements à Michel Bertrand, Marcel Bouché, Yves Coineau, Jacques d'Aguilar, Jean-Jacques Geoffroy, François Lasserre, Patrick Lavelle, Jean-François Ponge et Pierre Zagatti, qui m'ont très aimablement reçue et éclairée sur ce vaste sujet.

Merci également aux éditeurs de *Millepattia* pour la reproduction des illustrations suivantes :

Figure 2 : d'après Démange, 1981, in Clé d'identification des classes de myriapodes et des ordres de Chilopodes fréquents dans le sol et ses annexes, J.J. Geoffroy, *Millepattia* n°1, 1992.

Figure 7, à droite : d'après Blower, 1985, in Clés d'identification des ordres de diplopodes fréquents dans le sol, J.J. Geoffroy, *Millepattia* n°2, 1993.

Figure 7, à gauche : d'après Démange, 1981, in Clés d'identification des ordres de diplopodes fréquents dans le sol, J.J. Geoffroy, *Millepattia* n°2, 1993.

Figure 10 : d'après Koch in Lang et al, 1971, in Clé d'identification des classes de myriapodes et des ordres de Chilopodes fréquents dans le sol et ses annexes, J.J. Geoffroy, *Millepattia* n°1, 1992.

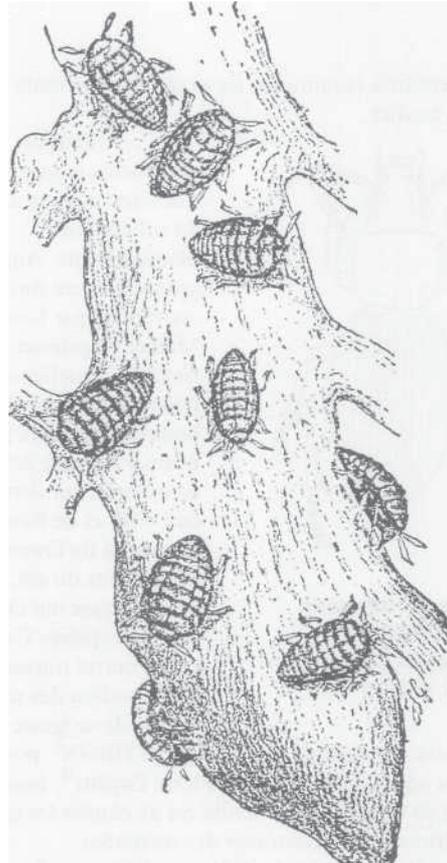
Figure 14 : in C. Villemant & A. Fraval : *La faune du Chêne-liège*. Actes Éditions, Rabat, 1991.

Autres dessins, sauf mention contraire : Aline Deprince.

Aline Deprince, future étudiante du DESS de Journalisme scientifique de l'université de Montpellier, a préparé cet article durant le stage qu'elle a effectué à la ME&S, d'avril à août 2003.



Sur le site Internet du *Courrier*,  
la page **Faune du sol** est à  
[www.inra.fr/dpenv/faunedusol.htm](http://www.inra.fr/dpenv/faunedusol.htm)



**Figure 15. Phylloxéra**  
Femelles virginipares radicicoles  
sur radicelle de vigne.  
Brocchi, *Traité de Zoologie* (1886).

## Bibliographie

- BACHELIER G., 1979. La faune des sols, son écologie et son action. ORSTOM Paris, 391 p.
- BURGES A., RAW F. (eds.), 1967. *Soil biology*. Académie Press, Londres-New York, 532 p.
- COINEAU Y., 1974. *Introduction à l'étude des Microarthropodes du sol et de ses annexes*. Documents pour l'enseignement pratique de l'écologie, Doin, Paris, 117p.
- COINEAU Y., 1993. *Ces petits animaux qui nous entourent — Le micro zoo*. Coll. Les frontières de l'invisible, Hachette, Paris, 56 p.
- COINEAU Y., CLEVA R., DU CHATENAÏT G., 1997. *Ces animaux minuscules qui nous entourent*. Coll. Les guides pratiques du naturaliste, Delachaux et Niestlé, Lausanne-Paris, 77 p.
- DAJOZ R., 1998. *Les insectes et la forêt : rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier*. Lavoisier Tec & Doc, Londres-Paris-New York, 594 p.
- FAURJE C., FERRA C., MEDORI P., DEVAUX X.J., HEMPTINNE J.L., 2003. *Écologie, approche scientifique et pratique*. 5<sup>e</sup> édition, Lavoisier Tec & Doc, Londres-Paris-New York, 407 p.
- GOBAT J.M., ARAGNO M., MATTHEW Y.W., 1998. *Le sol vivant*. Coll. Gérer l'environnement, Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne, 519p.
- LAVELLE P., SPAIN A.V., 2001. *Soil ecology*. Kluwer Académie Publishers, Dordrecht-Boston-Londres, 654 p.
- LOZET J., MATHIEU C., 1997. *Dictionnaire de Science du sol*. Lavoisier Tec & Doc, Londres-Paris-New York, 488 p.
- PESSON P. (dir.), 1980. *Actualités d'écologie forestière*. Coll. Formation permanente en écologie et biologie, Gauthier-Villars, Paris, 517 p.
- PESSON P. (dir.), 1971. *La vie dans les sols : aspects nouveaux, études expérimentales*. Coll. Géobiologie, écologie, aménagement, Gauthier-Villars, Paris, 471 p.
- POCHON J., TARDIEUX P., D'AGUILAR J., 1969. *Problèmes de méthodologie en biologie des sols*. UNESCO, Paris, 64 p.
- ROBERT M., 1996. *Le sol : interface dans l'environnement, ressource pour le développement*. Coll. 3<sup>e</sup> cycle et recherche, sciences de l'environnement, Masson, Paris, 244 p.
- STENGELP., GELIN S. (coord.), 1998. *Sol : interface fragile*. Coll. Mieux comprendre, INRA Éditions, Paris, 213 p.
- VILLEMANT C., FRAVAL A. (dir.), 1991. *La faune du Chêne-Liège*. Coll. Documents scientifiques et techniques, Actes Éditions, Rabat, 336 p.