ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES
1160

MICROFAUNE DU SOL

DES PAYS TEMPÉRÉS ET TROPICAUX

par

Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE

Sous Directeur du Laboratoire ARAGO
Chef de Travaux à la Sorbonne

Supplément N° 1 à "Vie et Milieu"
Bulletin du Laboratoire ARAGO

PARIS
HERMANN & Cie, ÉDITEURS
6, Rue de la Sorbonne, 6

1951

ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES
1160

MICROFAUNE
DU
SOL
DES PAYS TEMPÉRÉS ET TROPICAUX

par

Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE

Sous Directeur du Laboratoire ARAGO
Chef de Travaux à la Sorbonne

Supplément N° 1 à "Vie et Milieu"
Bulletin du Laboratoire ARAGO

PARIS
HERMANN & Cie, ÉDITEURS
6, Rue de la Sorbonne, 6

1951

Plus bas encore, la forêt qui nous paraît morte vit et travaille sous l'amoncellement des aiguilles et des fruits, des brindilles et des lambeaux d'écorce. C'est le vêtement, l'épiderme délicat et sensible qui protège le sol lui-même contre les excès de la chaleur et du froid, amortit le choc de la pluie, retient les éléments nourrissants de l'air, abrite ce qu'il faut de vie animal pour ameublir cette terre où ne vient pas le laboureur. Ces feuilles que vous croyez inanimées travaillent pour l'arbre dont elles sont séparées. Par elles, par leur labeur mystérieux mais continu s'achève ce rythme qui fait de la forêt une harmonie, depuis les profondeurs du sol jusqu'à la cime de l'arbre le plus dominant... l'homme peut intervenir à son profit, mutiler sous prétexte d'aménager ; il ne saurait que compromettre cet équilibre assuré par les mille précautions de la nature. Et c'est une barbarie déjà que d'enlever une souche gisante, puisque de cette mort apparente la vie du sol, demain, s'enrichira.

Edouard HERRIOT,
« Dans la forêt normande ».

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos ..... p. 7
Introduction ..... p. 9

PREMIÈRE PARTIE :

LE SOL

CHAPITRE I. — Techniques ..... p. 19
— II. — Stations prospectées ..... p. 27
— III. — Caractéristiques des profils étudiés ..... p. 35
— IV. — Peuplement de quelques profils caractéristiques ..... p. 43
— V. — Documents annexes concernant les peuplements de certains horizons du sol en Côte d'Ivoire ..... p. 72
— VI. — Microclimat du sol ..... p. 85
— VII. — Le sol comme habitat ..... p. 102
— VIII. — La Microfaune dans la vie du sol ..... p. 109
— IX. — Rôle dynamique de la Microfaune du sol dans les Associations naturelles ..... p. 116
— X. — Répartition quantitative en profondeur... p. 125
— XI. — Répartition qualitative ..... p. 134
— XII. — Facteurs qui dirigent les variations quantitatives et qualitatives de la Microfaune.. p. 141
— XIII. — Cycle annuel des peuplements ..... p. 150
— XIV. — Morphologie comparée des Humicoles ... p. 159

DEUXIÈME PARTIE :

LES DÉPENDANCES DU SOL

CHAPITRE XV. — Les « Sols Suspendus » et les « Sols d'Epiphytes » ..... p. 195

— XVI. — Les Bois décomposés ..... p. 227
— XVII. — Evolution du peuplement d'une Termitière morte ..... p. 241
— XVIII. — Faune des cavités dans les arbres ..... p. 252
— XIX. — Milieux terrestres annexes ..... p. 257

TROISIÈME PARTIE :

INTERDÉPENDANCES ENTRE LES PEUPLEMENTS. LEURS ORIGINES, LEUR ÉVOLUTION

Chapitre XX. — Interdépendances des peuplements des biotopes dépendant du sol ..... p. 265
— XXI. — Biogéographie ..... p. 278
— XXII. — L'évolution des Peuplements naturels .... p. 306
— XXIII. — Conclusions ..... p. 314

ANNEXES

Appendice I. — Travaux de la Mission Paulian-Delamare 1945 ..... p. 317
— II. — Bibliographie ..... p. 323

Avant-Propos

Au seuil de ce travail c'est avec beaucoup de reconnaissance que je remercie ceux qui furent mes conseillers et mes guides en Zoologie.

Je tiens à assurer de ma très respectueuse gratitude M. le Professeur Ch. PEREZ, Membre de l'Institut, qui fut mon premier maître. Il sut développer en moi le goût de l'observation et me donner le sens du terrain au cours des nombreuses marées que j'ai faites avec lui sur les grèves de Roscoff.

M. le Professeur GRASSÉ, Membre de l'Institut, fut toujours pour moi le meilleur conseiller. Ses travaux de biologie tropicale ont eu une profonde influence sur moi.

Le Docteur JEANNEL, Professeur au Muséum, m'a donné le goût de la systématique. Ses travaux taxonomiques sont un modèle que je me suis efforcé de suivre.

M. le Professeur L. FAGE, Membre de l'Institut, Professeur au Muséum, et M. le Professeur G. PETIT, Professeur à la Sorbonne, ont guidé mes recherches en me donnant des conseils très profitables. Ils m'ont placé dans d'excellentes conditions de travail, facilitant ainsi grandement ma tâche.

Qu'il me soit permis de remercier tout particulièrement M. le Professeur Th. MONOD qui me chargea d'une mission en A.O.F. au cours de laquelle j'ai pu amasser des matériaux nombreux et fort intéressants. Je n'oublie pas mon ami R. PAULIAN dont l'enthousiasme sur le terrain fut pour moi un réel stimulant.

Je garde une vive reconnaissance aux spécialistes qui ont bien voulu examiner mes matériaux de France et d'A.O.F. MM. ANDRÉ (Acariens), A. BADONNEL (Psocoptères), F. BERNARD (Formicides), M. CAMERON (Staphylinides), M. CONDÉ (Diploures et Protoures), L. CHOPARD (Orthoptères), A. DESCARPENTRIES (Buprestes), W.-D. HINCKS (Dermaptères), R. JEANNEL (Psélaphides), P.-D. LAWRENCE (Opilions), M. PIC (Malacodermes), PRIESNER (Thysanoptères), R. REMY (Pauropodes), E. SEGUY (Diptères), M. VACHON (Pseudoscorpions), A. VILLIERS (Hémiptères), P. WYGODZINSKY (Hémiptères).

Que tous ceux qui ont bien voulu m'aider à la présentation de ce mémoire trouvent ici l'expression de ma profonde gratitude et, tout particulièrement, Mme et M. DUMAZERT, aides-techniques au Laboratoire Arago.

Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer.
Février 1950.

Introduction

L'écologie générale est située à la confluence de nombreuses disciplines. La climatologie (et principalement la micrométéorologie), la Pédologie, la Botanique, la Zoologie, l'éthologie, la biogéographie historique, etc... entrent en ligne de compte quand il s'agit de comprendre un groupement naturel et de saisir, de ce fait, sa génèse et les modalités de son histoire. Sous cette forme large, on peut dire que le temps de la synthèse écologique n'est pas encore venu. Nos connaissances sont encore beaucoup trop fragmentaires.

On assiste cependant actuellement à un véritable essor de l'écologie et ce fait est particulièrement symptômatique.

Sous sa forme la plus vivante, l'écologie au sens large correspond à un véritable retour à l'antique Histoire Naturelle. Mais ce retour se fait après un siècle de recherches analytiques précises dans des domaines très variés, et il vient en un temps où l'histoire se trouve considérablement enrichie par ces données multiples.

Que l'écologie soit une science historique au premier chef, cela ne fait à mes yeux aucun doute. Au même titre que l'histoire humaine, elle doit être considérée beaucoup plus comme la résultante des liaisons et des attachements secrets que comme la divulgation pure et simple des grandes catastrophes qui en sont la traduction apparente. Elle est, à ce titre, avant tout centrée sur les relations des êtres entre eux dans les milieux naturels et c'est à cela que tient la grande importance de la biocénotique. Les concepts qui la guident sous ce rapport ne sont pas encore bien dégagés.

Il semble qu'une grande part de la synthèse biologique sera imputable, dans les années à venir, à l'écologie dans son sens le plus large. L'idée fait son chemin. Beaucoup d'esprits manifestent des préoccupations de cet ordre. Les termes de « bioécologie » (CLÉMENTS et SHELFORD), de « synbiologie » (GISIN,

qui n'emploie d'ailleurs jamais ce terme), de « géobiologie » (Institut de Géobiologie fondé en Chine par les Jésuites il y a plus de 50 ans), mettent clairement en lumière ces tendances. Nous croyons que ces termes n'apportent rien de nouveau, mais ils attestent un effort certain de synthèse.

Si une telle synthèse ne peut pas être envisagée pour le moment, il nous paraît cependant absolument nécessaire de commencer à effectuer les premières Monographies sur le peuplement des milieux naturels. Il est essentiel que ces Monographies puissent être comparées les unes aux autres, et pour cela il faut unifier les méthodes et les choisir d'un emploi facile.

Le sol est un milieu dont la microfaune doit être étudiée avec beaucoup d'attention. Sans donner l'historique des recherches sur la microfaune du sol, que l'on peut trouver ailleurs (JACOT 1936, FRANZ 1950, Colloque d'Ecologie C.N.R.S.), j'insisterai ici sur l'intérêt général du problème.

INTÉRÊT PÉDOLOGIQUE

La vie du sol joue un grand rôle dans sa génèse. AGAFONOFF a bien insisté sur l'importance de la vie dans le sol. Toute l'économie du *solum* est influencée par le facteur biologique.

L'analyse physico-chimique, très généralement employée dans l'étude des sols, en détruisant toute vie, altère définitivement la conception totale que nous pourrions avoir de ce sol si nous tenions compte de sa partie vivante. Il est donc nécessaire, parallèlement aux recherches physico-chimiques, d'étendre les recherches sur la microfaune édaphique.

Il est certain que lorsque les deux directions de recherches auront été suivies parallèlement, un certain nombre de correspondances seront mises en lumière. Dès lors la microfaune pourra par ses caractéristiques qualitatives et quantitatives, être employée comme indicateur précieux par le pédologue. Elle apportera des documents à la génétique pédologique.

INTÉRÊT AGROBIOLOGIQUE

Etant donné le rôle des microorganismes dans le sol, il ne fait aucun doute que la connaissance profonde des phénomènes qui en découlent modifiera nos moyens d'action dans une très large mesure. Elle permettra probablement de guider l'évolu-

tion de certains types de sol, actuellement incultes, ou en passe de le devenir, vers une rénovation.

Pour un temps la pédologie physico-chimique pourra dresser d'exactes cartes du terrain et pointer les zones actuellement en danger, pour un temps les engrais et les procédés culturaux pourront empêcher ou ralentir, voire même améliorer provisoirement, le rendement de terres condamnées, cela grâce au travail incessant des hommes. Mais il viendra peut-être un jour où la microfaune pourra travailler pour l'homme, comme elle l'a fait jadis pour l'instauration des formations en climax du monde actuel.

Les sols complètement morts n'existent sans doute pas. La surface des sols sahariens (KILLIAN) est riche en bactéries et en Champignons. Dans le sol tout procède en chaîne. Il suffit qu'un sol ne soit pas complètement mort pour que, de proche en proche, de régime peu spécialisé en régime plus spécialisé, de proie en proie plus spécialisée, on puisse parcourir l'échelle zoologique jusqu'aux plus actifs habitants du sol.

INTÉRÊT BIOLOGIQUE

La microfaune du sol se présente comme un ensemble biologique du plus haut intérêt. Les animaux euédaphiques, comme nous le verrons, présentent un certain nombre de caractères propres. Ils apparaissent comme le meilleur matériel qui soit pour aborder la difficile question de l'adaptation, et en particulier de l'adaptation statistique.

L'intérêt historique de la microfaune du sol est primordial et j'insisterai longuement sur ce sujet qui fut toujours présent à ma mémoire au cours de l'élaboration de ce travail.

I. *Les groupes typiquement terricoles l'ont toujours été.* — Si l'on considère les groupes appartenant normalement à la microfaune, les Pauropodes, les Symphyles, les Collemboles qui constituent l'immense majorité des peuplements édaphiques, on constate que ces animaux ne se sont jamais complètement évadés du sol au cours des temps. Les Pauropodes et les Symphyles ont toujours été inféodés au sol et aux biotopes qui en dépendent étroitement. Pour les Collemboles le cas est moins net au premier abord, car il s'agit là d'un groupe infiniment plus diversifié. Toutefois on peut dire que les genres relativement affranchis du sol, Entomobryens par exem-

ple ou Paronelliens, se recrutent parmi les lignées les plus évoluées de l'ordre ; par contre les familles qui comprennent de nombreux représentants dans le sol : Onychiuriens, Tullbergiens, Neelidae, Hypogastruriens, Xenylliens, Achorutini et Pseudachorutini ne se sont, sans aucun doute, jamais libérés de ce milieu au cours de l'histoire.

Ceci n'est pas sans importance, car si la microfaune est depuis toujours inféodée au sol, dans son immense majorité, l'histoire de ses lignées sera celle de la répartition des sols habitables au cours des temps.

II. *Le milieu terricole fut un milieu très stable au cours de l'histoire.* — Des remarques précédentes il résulte que l'on devrait trouver dans le sol un peuplement appauvri, peu à peu éliminé au cours des temps par suite de nombreuses vicissitudes. En fait la remarquable constance et la vaste distribution du sol ont atténué très efficacement ces désavantages théoriques. Le sol fut en effet :

1° Très constant spatialement au cours de l'histoire. Les épisodes correspondant à des phases désertiques, ou encore de transgressions marines ou glaciaires l'ont, certes, éliminé passagèrement, mais le repeuplement s'est toujours fait rapidement à partir des îlots respectés.

L'établissement d'un nouveau sol fut toujours la phase première de la reconquête du domaine terrestre.

2° Très constant en tant que milieu habitable au cours des âges. Il y a certainement moins de différence, en tant qu'habitat, entre un sol dévonien de Psilophytales (Rhynie Chert par exemple) et un sol de tourbière actuel qu'entre les catégories de végétaux qui formaient ces mêmes sols. Les opportunités de vie ne devaient pas être très différentes dans leurs grandes lignes ;

3° Si le sol fut constant spatialement et dans ses caractéristiques principales en tant qu'habitat, il est facile aussi de constater qu'il n'est actuellement que très progressivement modifié à l'échelle géographique. Quand on va du pôle à l'équateur on constate une très lente modification du microclimat du sol et les types extrêmes sont relativement peu différents si l'on songe à la prodigieuse diversité des milieux épigés. Cela tient d'ailleurs, en grande partie, aux caractéristiques même du microclimat du sol qui est établi sur des moyen-

nes et dont les variations sont considérablement amorties par rapport aux variations en surface; cette stabilisation étant d'autant plus complète que la profondeur est plus grande.

III. *Importance de ces diverses caractéristiques sur le peuplement.* — Ce que nous venons de dire du sol au cours de l'histoire prend toute son importance quand on sait que la microfaune du sol lui fût toujours inféodée.

Dans cet habitat constant on ne peut pas s'attendre à trouver des groupes en pleine diversification évolutive. Un milieu aussi stable a dû, au contraire, fonctionner comme un milieu conservateur pour les lignées qui ne s'en sont jamais éloignées. C'est en fait ce qui s'est produit. On peut dire que la microfaune du sol est caractérisée par un certain nombre d'Ordres très spécialisés.

Les *Pauropodes* et *Symphyles* sont des Myriapodes, à la fois primitifs et très spécialisés.

Les *Protoures* appartiennent à un rameau très isolé et très ancien (morphologiquement) d'Arthropodes.

Les *Diploures* et les *Collemboles* sont les plus primitifs des Insectes et leurs types les plus généralisés se trouvent dans le sol.

Les *Ricinulei* sont des Arachnides très primitifs que seule la litière du sol a pu conserver en forêt. Leur structure était déjà acquise au Carbonifère (*Anthracomarti*).

Les *Palpigrades*, autres Arachnides très primitifs ou très spécialisés, mais certainement très anciens, ne sont connus que du sol ou de ses annexes (sol de certaines grottes).

Ces ordres se caractérisent par une grande homogénéité morphologique.

Intérêt taxonomique

Persuadé que l'espèce est la seule unité valable en écologie, il me semble que la détermination très précise du matériel est d'une importance primordiale. Une détermination générique n'a strictement aucune signification, car les cas ne sont pas rares de deux espèces affines dont l'une est hygrophile et l'autre xérophile.

En ce qui me concerne j'ai estimé nécessaire de n'aborder l'étude de la microfaune du sol qu'après avoir étudié longuement la systématique de l'Ordre dominant des Collemboles.

Cet Ordre est encore très imparfaitement connu. Il en est de même pour tous les groupes de la microfaune. C'est ainsi que, dans nos récoltes de Côte d'Ivoire, les Pauropodes décrits par P. REMY, les Psélaphides étudiés par R. JEANNEL, etc..., étaient pratiquement tous nouveaux.

Il est surprenant de constater que la faune du sol, milieu le plus universellement présent et d'une importance primordiale, n'a été que très peu étudiée. En fait elle est presque totalement inconnue.

LES COLLEMBOLES COMME INDICES ÉCOLOGIQUES

La prééminence des Collemboles comme indices écologiques ne fait aucun doute. Ils sont, pour celui qui étudie la microfaune du sol, ce que sont les Copépodes pour le chercheur préoccupé de plancton. Leur rôle et leur diversité sont analogues à ceux des Graminées dans la composition des associations végétales. Cela tient à plusieurs raisons :

1° Les Collemboles sont, avec les Acariens, les plus nombreux des animaux du sol ;

2° Ils se reproduisent presque tout le temps au cours de l'année, dès que les conditions microclimatiques deviennent favorables ;

3° Leur cycle vital jusqu'à l'état adulte prend peu de temps de telle sorte que des conditions favorables ne tarderont pas à agir sur la population totale ;

4° Leur respiration étant cutanée, ils sont très étroitement dépendants des variations microclimatiques et tout particulièrement des variations de l'humidité.

***

Pour toutes ces raisons ce travail sur la microfaune du sol est axé sur l'étude des Collemboles.

Une partie des documents a été conservée pour des Monographies locales qui feront l'objet d'autres travaux.

Les caractéristiques spécifiques de constance, d'abondance et de fidélité et l'étude de certaines synusies ont également été réservées.

Il était nécessaire, en raison de l'ampleur du sujet, de limiter les recherches dans une large mesure. Ce travail n'envisage que la microfaune arthropodienne à l'exclusion absolue de la Protofaune dont l'étude doit être poursuivie par des méthodes très particulières, et à l'exclusion des Nématodes et autres Vers. Les Nématodes constituent en effet un monde très complexe et original, très peu connu également, et il faudrait consacrer à leur seule étude plusieurs années. Je n'en avais pas la possibilité puisque l'élaboration de mon travail, sous sa forme actuelle, a exigé de ma part près de dix années de spécialisation.

La biologie du sol étant à ses débuts, il n'est pas encore possible d'achever des travaux exhaustifs.

Tout au long de ce travail le sol est considéré dans son sens le plus large, les débris végétaux qui gisent en surface étant, à juste titre, considérés comme lui appartenant.

Les biotes, souvent appelés « endogés » qui peuplent les horizons profonds ont été étudiés au même titre. Il est nécessaire d'apporter une restriction en ce qui concerne les endogés des fentes de terrain argileux qui constituent un type de peuplement très particulier méritant amplement des études spéciales.

***

Ce travail comprend trois parties.

Dans la première j'étudie la microfaune du sol proprement dit, en poussant aussi loin que possible la comparaison entre les résultats obtenus en France et en Côte d'Ivoire. L'analyse est poussée tant du point de vue quantitatif que du point de vue qualitatif. Le cycle annuel est également envisagé.

Les caractères morphologiques des Collemboles euédaphiques me retiennent longuement.

Dans la seconde partie je donne tous les documents que je possède sur le peuplement des divers milieux qui peuvent être considérés, sous ce rapport, comme des dépendances du sol, principalement en pays tropicaux.

Dans la troisième partie j'envisage un certain nombre de questions générales soulevées par cette étude en insistant sur l'importance de la biocénotique pour aborder certains problèmes évolutifs, et sur les problèmes biogéographiques que pose la microfaune du sol en Afrique Occidentale.

PREMIÈRE PARTIE

Le Sol

CHAPITRE I

Techniques

Méthodes de récolte de la microfaune ..... p. 19
Critique du « Berlese » ..... p. 22
Modifications de l'appareil « Berlese » ..... p. 23
1. Système sans chauffage.
2. Système à chauffage électrique supérieur.
3. Extraction des Nématodes et Rotifères à l'eau chaude.
Etudes en série ..... p. 24
Taille des échantillons ..... p. 24
Prélèvements sur le terrain ..... p. 25

Méthodes de Récolte de la Microfaune

La méthode la plus communément employée pour l'étude de la microfaune est basée sur l'utilisation de ses tropismes. Le premier dispositif est dû au zoologiste italien Berlese (1905).

Tous les appareils utilisés ultérieurement, avec plus ou moins de bonheur, s'inspirent directement du même principe. L'appareil de récolte automatique de Berlese est bâti sur le modèle suivant (fig. 1) :

1° L'échantillon d'humus ou de mousse à étudier est placé sur un tamis ;

2° Celui-ci est posé sur un entonnoir ;

3° A l'extrémité de cet entonnoir est placé un tube dans lequel tombent les petits animaux ;

4° Pour accélérer le départ de la faune de l'échantillon à analyser, un cylindre rempli d'eau entoure l'entonnoir et cette

eau est chauffée par un bec Bunsen ou une lampe à alcool jusqu'à 60°-80°.

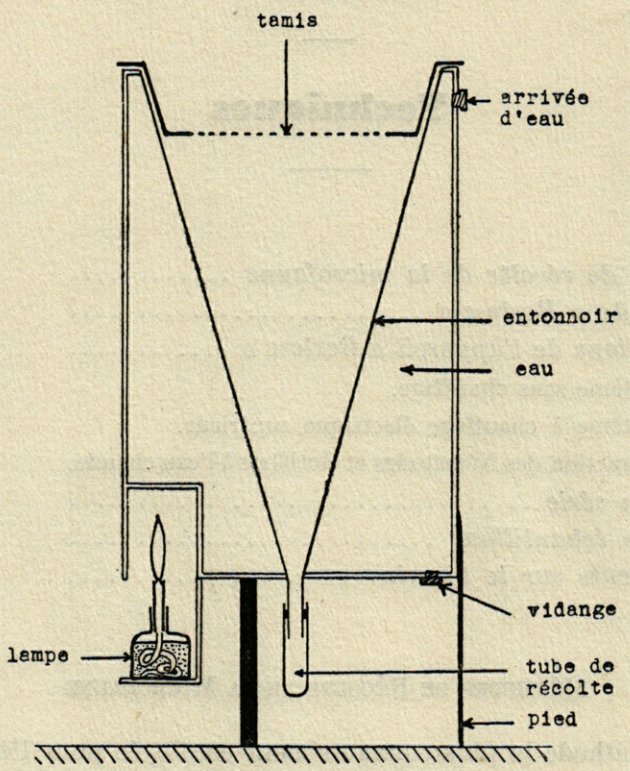


Fig. 1. — Schéma d'un extracteur du type BERLESE.

Au cours de nos recherches en Côte d'Ivoire nous avons utilisé une série de 3 appareils BERLESE construits sur ce principe par l'Ifan de Dakar mais adaptés à un service en brousse par une particulière robustesse de construction. Le cylindre chauffant avait environ 60 cm. de haut. Les échantillons prospectés variaient entre 250 et 400 cc. Le chauffage était assuré par une lampe fonctionnant à l'alcool de banane. La dessication produite était suffisante pour extraire la microfaune en 24 heures environ malgré des interruptions dans le chauffage. En triant les matériaux restant à la loupe binoculaire avec une grande attention nous pouvions constater que la faune avait réellement été extraite dans sa quasi-totalité. Il convient d'ailleurs de remarquer que même avec un chauffage continu pro-

longé pendant 3 ou 4 jours l'extraction de la faune à l'appareil BERLESE n'est jamais absolument complète. Certains animaux viennent mal à l'appareil BERLESE; c'est le cas des Protoures et de beaucoup de larves d'Acariens qui meurent sur place avant d'avoir eu le temps de s'échapper vers l'entonnoir. Dans l'ensemble les Collemboles et les Acariens adultes sont très bien extraits.

Les chasses remarquables de REMY et CONDÉ ont permis de constater à maintes reprises que les Protoures ne sont pas rares sous les pierres enfoncées. En Côte d'Ivoire, au cours de mes récoltes, je n'en ai trouvé que trois individus, ce qui est très peu. Ils sont certainement beaucoup plus nombreux et devraient figurer dans mes résultats pour une plus grande part.

Le pourcentage d'extraction de l'appareil BERLESE peut s'estimer aux 9/10 de la faune. Une erreur de cet ordre peut être considérée comme peu importante, les erreurs se produisent d'ailleurs toujours au préjudice des mêmes groupes. Pour notre étude, qui porte principalement sur les Collemboles, elles seront négligeables.

A l'échelle mondiale, l'emploi de l'appareil BERLESE, présente un intérêt très grand. Les résultats obtenus par son emploi, que ce soit au Groënland (mission P.-E. VICTOR, récoltes H. de LESSE, à l'étude) ou en Afrique, seront confrontés aisément et on pourra obtenir, à brève échéance, une image relativement exacte du peuplement du sol en fonction de la latitude et de la longitude.

Je me suis toujours astreint à faire les extractions à l'appareil BERLESE aussitôt que possible après le prélèvement des échantillons. Une telle précaution est d'autant plus nécessaire que le climat est plus chaud. Les écologistes des régions arctiques ont en effet remarqué que les échantillons de sol prélevés en vue d'une étude microfaunistique peuvent fort bien se conserver 2 ou 3 mois dans des cylindres métalliques sans altération notable de la faune malgré les modifications floristiques importantes qui se produisent alors, particulièrement du fait de l'extrême développement des champignons. En France même, pendant les hivers bretons, j'ai pu constater que des échanlillons de mousse ou de terreau bien enfermés dans des boîtes de bois ou de métal donnaient les mêmes résultats moyens en étant traités aussitôt ou seulement après 4-5 jours. Par contre en Côte d'Ivoire nos recherches sur le peuplement des litières de Mam-

mifères, des nids d'Oiseaux, ou du sol nous ont permis de constater toujours un brusque appauvrissement quantitatif ou qualitatif. Mais il convient de noter qu'on pourrait certainement pallier à cette mauvaise conservation en assurant la stabilité microclimatique, dans une bouteille « thermos » par exemple. Une telle méthode s'avérerait particulièrement utile pour des études biologiques délicates qu'on ne peut guère entreprendre dans les conditions précaires des laboratoires de brousse.

Critique du « Berlese »

Pour certains, l'appareil Berlese présente un inconvénient qui semble important. Le sol n'est pas toujours bien fractionné et ainsi une portion non négligeable de la faune peut ne pas être extraite (Jacot). Pour d'autres, et c'est là une objection apparemment sérieuse, les réactions à la température, à la lumière et à l'humidité, varient beaucoup d'une espèce à l'autre et comme les espèces ne sont pas en proportions équivalentes dans les diverses « biocénoses » les résultats des extractions ne sont pas superposables d'un biotope à l'autre (Tragardh). Il ne semble pas, néanmoins, que des erreurs importantes puissent se produire de ce fait quand on compare les peuplements de milieux analogues.

Les réactions des habitants du sol forestier sont très superposables même en des régions géographiquement très éloignées et, pour s'en rendre compte, il suffit de se souvenir de la grande extension géographique de beaucoup d'espèces euédaphiques. L'argument de Tragardh méritera de nous arrêter lorsqu'il s'agira de comparer des peuplements de milieux à microclimats très différents. Un peuplement xérophile ne sera évidemment pas extrait à l'appareil Berlese dans les mêmes proportions qu'un peuplement hygrophile.

Dans ce cas les résultats des extractions ne pourront être confrontés en toute rigueur que d'un point de vue strictement qualitatif. Toute confrontation quantitative ne nous donnera qu'un ordre de grandeur ou permettra de doser dans le peuplement de l'un des milieux l'importance des éléments qui présentent des affinités écologiques avec l'ensemble du peuplement de l'autre milieu. Ces renseignements, quoique fragmentaires, pourront être intéressants du point de vue dynamique.

Modifications de l'appareil « Berlese »

1. *Système sans chauffage.* — Tandis que l'appareil original comporte, ainsi que nous l'avons vu, un chauffage périphérique, certains écologistes, principalement naturalistes sur le terrain, préconisent un appareil beaucoup plus simple, sans chauffage. L'échantillon est placé sur un tamis, dans un entonnoir et c'est le dessèchement progressif de l'échantillon à analyser qui expulse la microfaune. Dans de tels dispositifs, l'extraction est fort lente ; mais ils peuvent rendre de grands services, faute de mieux, dans les laboratoires volants, en raison de leur emploi facile. Les résultats obtenus ont un intérêt essentiellement qualitatif, il est prudent de n'en pas tenir compte du point de vue quantitatif.

2. *Système à chauffage électrique supérieur.* — Cette modification a été apportée au montage primitif par Tullgren (1918). Le cylindre rempli d'eau pour le chauffage périphérique est remplacé par une ampoule électrique placée au-dessus de l'échantillon à analyser. C'est ce dispositif que nous avons presque toujours utilisé.

Niels Haarlov (1947) a heureusement modifié cet appareil et en a donné les caractéristiques à l'usage. Il en résulte que la faune est pratiquement totalement extraite après 12 heures de fonctionnement. C'est également ce qui ressortait des observations de Nordberg (1936) lors de ses recherches sur les peuplements nidicoles.

Il me semble que la modification la plus élégante de l'appareil de Tullgren est celle imaginée par le Collembologiste néo-zélandais J.-T. Salmon (1946). Ce chercheur a construit un petit appareil portatif, démontable où le chauffage est assuré par une résistance électrique construite sur le modèle « grille à toasts », au-dessus de laquelle on peut ajuster un réservoir à eau chaude quand on n'a pas d'électricité à sa disposition. A en juger par les études systématiques de cet auteur, l'appareil convient parfaitement même pour l'extraction des plus petites formes.

3. *Extraction des Nématodes et Rotifères à l'eau chaude.* — M. Chr. Overgaard (1948) a employé un dispositif dérivant du Berlese pour l'extraction des Nématodes, Rotifères et Tardigrades qui sont très mal extraits à sec. Le dispositif est identique à celui de l'appareil Tullgren-Haarlov mais le tube de l'entonnoir est prolongé par un tube clos à l'extrémité. L'ensemble de l'appareil jusqu'au dessus de l'échantillon à analyser est rempli d'eau. Le chauffage de l'eau par l'ampoule électrique ne tarde pas à faire fuir les Nématodes, Rotifères, Tardigrades et Enchytraeidae qui tombent au fond et sont récoltés dans le tube .

Je n'ai pas utilisé personnellement ce dispositif, m'étant attaché essentiellement à l'étude des Arthropodes du sol. Mes données quantitatives concernant ces groupes ne devront être considérées que comme très inexactes.

Etudes en série

Pour des études véritablement extensives on a souvent monté en séries des appareils Berlese fonctionnant simultanément. Quant à moi, je n'ai jamais employé plus de trois appareils en même temps car je tenais à déterminer mes exemplaires avec précision afin de pousser l'étude qualitative. Cet inconvénient de détermination ne joue plus lorsqu'on étudie au cours de l'année toujours la même faunule, exactement dans le même lieu, car on ne tarde par alors à reconnaître au premier coup d'œil les diverses espèces que l'on a déterminées à multiples reprises et qui restent essentiellement les mêmes d'un prélèvement à l'autre.

Ford (1937) a utilisé des batteries de 12 appareils Tullgren. Il en est de même de Tuxen et de quelques autres écologistes. Les uns et les autres s'adressaient à des peuplements limités qu'ils étudiaient, soit d'un point de vue purement quantitatif, soit en un lieu très précis.

Taille des échantillons

Il a été prouvé à maintes reprises que des échantillons nombreux et de faible volume sont préférables à quelques échantillons plus volumineux.

Mes échantillons ont toujours été de 250 cc. à 400 cc., rarement 1/2 dm3 ou 1 dm3. Dans le corps du travail le volume des échantillons de base sera toujours précisé.

S'il est possible, sans que les chiffres soient défigurés, d'aligner par simple multiplication, et sous quelques réserves, les résultats de 300 cc. sur ceux de 1 dm3, il me semble tout à fait dangereux d'effectuer de telles opérations arithmétiques à une plus grande échelle. Beaucoup d'auteurs ayant fait des prélèvements de 1/3 de dm3 ont donné, en fait, dans leur travail définitif des résultats s'appliquant à 1 m3, voire à un acre.

Or rien n'est plus variable dans l'espace, tant du point de vue quantitatif que qualitatif, que le peuplement du sol. On se trouve, quand il s'agit de grandes surfaces, devant un puzzle extrêmement complexe et serré de synusies et de populations

enchevêtrées. Pour cette raison les résultats obtenus sur 1 dm3 ne sont nullement représentatifs d'un grand ensemble mais ne donnent qu'un *état transitoire* d'un équilibre biocénotique complexe. La donnée moyenne, résultat de l'intégration de très multiples prises, n'aura qu'une valeur purement abstraite d'ailleurs sans grande importance car, en fait de peuplements, il nous semble que seules les données qualitatives ont une signification certaine.

Toute autre méthode obscurcira les multiples rapports biocénotiques qui donnent une image de la vie dans le milieu considéré.

Prélèvements sur le terrain

La plupart des chercheurs emploient des emporte-pièces permettant de prélever des colonnes de terre verticalement et de les découper ensuite en lamelles plus ou moins épaisses dans le sens horizontal. Par exemple tranche de 0 à 2 cm., de 2 à 4 cm., de 4 à 6 cm., etc.

Jacot conseille de couper les lamelles de sol (pour peu qu'elles soient suffisamment consistantes) au lieu de les détériorer et de mettre des matériaux informes sur l'entonnoir. Les animaux parcourent ainsi leurs galeries naturelles avant de tomber dans le collecteur.

Quant à moi j'ai toujours pris soin de ne pas mélanger dans mes échantillons des matériaux appartenant à deux horizons pédologiques successifs (1). Les peuplements sont en effet relativement homogènes à l'intérieur d'un même horizon mais peuvent varier dans d'importantes proportions dans les horizons voisins.

Sur le terrain j'ai toujours commencé par mettre en évidence le profil entier dans la zone intéressante, en creusant une fosse. J'ai ensuite prélevé mes échantillons dans le sens horizontal, horizon par horizon, en faisant plusieurs prises aussi souvent que possible, à diverses profondeurs de chaque hori-

---

(1) Une coupe de sol ou **profil** comprend un certain nombre de zones horizontales à texture différente ou **horizons**.

zon pour peu que celui-ci fut suffisamment épais. Certains horizons trop minces n'ont pas pu être prospectés comme, par exemple, l'horizon « d'accumulation humique » de la forêt de Côte d'Ivoire qui n'a guère plus d'1 cm. d'épaisseur.

Pour juger de l'hétérogénéité des peuplements superficiels il importe d'effectuer des prélèvements en divers points d'une station en les choisissant aussi différents et aussi rapprochés que possible.

CHAPITRE II

Stations prospectées

Stations françaises ..... p. 27
Stations de Côte d'Ivoire ..... p. 28

Dans ce chapitre nous donnerons un bref aperçu physionomique des stations que nous avons prospectées. L'intérêt de notre étude comparative résulte de ce que nous avons pu étudier des stations très écartées les unes des autres et correspondant à des types climatiques, botaniques et pédologiques extrêmement variés. Nous étudierons dans ce chapitre les types climatiques et botaniques, réservant pour le chapitre suivant les caractéristiques pédologiques.

Stations Françaises

Il est inutile d'insister longuement sur les stations françaises dont les caractéristiques régionales sont classiques, nous en reprendrons d'ailleurs ultérieurement l'étude dans des monographies partielles.

Les stations bretonnes, d'un climat côtier, tempéré et pluvieux, ont été étudiées dans le Finistère, aux environs de la Station biologique de Roscoff et sur l'Aber-Benoit (canton de Lannilis, soit à Prat-ar-Coum, soit au petit bois de chênes et de hêtres de La Motte situé au fond de cet aber). Sur les rives de l'Aber-Benoit j'ai également prospecté, dans les endroits abrités, les landes à *Ulex* et à Bruyères mêlées de buissons de ronces. Tous ces sols sont légèrement podzolisés, la roche mère étant soit du schiste, soit une arkose granitique. Je ne publie ici mes résultats que dans la mesure où ils entrent dans le ca-

dre de ce travail d'ensemble, en particulier quand il s'agit de variations qualitatives et quantitatives annuelles.

En climat plus continental, j'ai pu étudier, aux environs de Paris, le sol d'un jardin cultivé à Bourg-la-Reine, les bois de Verrières, la forêt de Marly (taillis sous futaies), et le Bois de Boulogne.

Au Mont-Dore, dans le Puy-de-Dôme, j'ai étudié le sol d'une sapinière à 1.200 m. d'altitude et à Banyuls (Pyrénées-Orientales) celui de la forêt de la Massane (600 à 800 m.). Mais je ne possède encore (1949), sur cette dernière station, cependant particulièrement intéressante, que des échantillonnages ayant une valeur qualitative. J'ai étudié également les Collemboles des sols halophiles, dans le schörre de la Penzé (environs de Roscoff) et de l'Aber-Benoit. Le résultat complet de cette étude sera publié ultérieurement car il s'agit plutôt d'écologie marine.

Stations de Côte d'Ivoire

Au cours de notre mission en Côte d'Ivoire nos recherches ont porté principalement sur la station du Banco, réserve forestière située à quelques kilomètres au Nord d'Abidjan.

Des échantillons de sols forestiers nous ont été rapportés par MM. Mangenot et Paulian d'Azaguié et de La Mé. Les données qu'ils nous ont fourni peuvent être considérées comme très partielles et ne se réfèrent qu'aux horizons tout à fait superficiels, pratiquement à la seule litière. Au cours d'une randonnée à l'intérieur de la Côte d'Ivoire avec MM. Mangenot, Bégué et Paulian, j'ai pu prélever des échantillons de sol au Koua Bocca, à l'Orombo Bocca, au Mont Tonkoui et dans la savane, aux environs immédiats de Bouaké. Ces diverses stations apportent d'intéressants éléments de comparaison avec la réserve forestière du Banco et c'est à ce titre que nous les utiliserons ici (cf. carte, fig. 2).

Dans un travail récent, R. Paulian (1947) a rappelé les caractéristiques essentielles de la réserve forestière du Banco. De plus, il a parfaitement résumé les diverses modalités du climat régional et du climat local ainsi que l'aspect du milieu biologique général et le style de la faune du bloc forestier occidental. Il est à peu près certain que la réserve forestière du Banco n'est pas, du point de vue botanique, une « forêt primaire ». C'est du moins ce que laisse penser la présence du Parasolier

(*Musanga Smithii* R. Br.) en bien des points du sous-bois où l'on ne devrait certes pas le trouver si la formation végétale n'avait pas été ébranlée dans un passé plus ou moins récent.

La forêt du Banco appartient au type *hygro-mésophile à Berlinia-Heisteria* tel qu'il vient d'être défini par G. MANGENOT, J. MIÈGE et G. AUBERT (1948). Nous rappelerons brièvement ici les caractéristiques de ce type forestier. « Sa physionomie est liée d'une part à son caractère encore très hygrophile, avec grand développement des lianes et coalescences des frondaisons, d'autre part à l'absence des espèces propres à la forêt azaguiéenne, enfin par la présence, en grande abondance, d'espèces caractéristiques telles que *Berlinia acuminata* Sol. parmi les arbres, *Heisteria parviflora* Smith. parmi les arbustes, *Sarcophrynium macrostachyum* K. Schum. parmi les herbes. Des formations où prédominent les grandes Marantacées (*Thaumatococcus Daniellii* Brath., *Sarcophrynium macrostachyum* et *S. brachystachyum* K. Schum.) ainsi qu'une puissante Commelinacée (*Palissota hirsuta* K. Schum.) remplacent aux lisières,

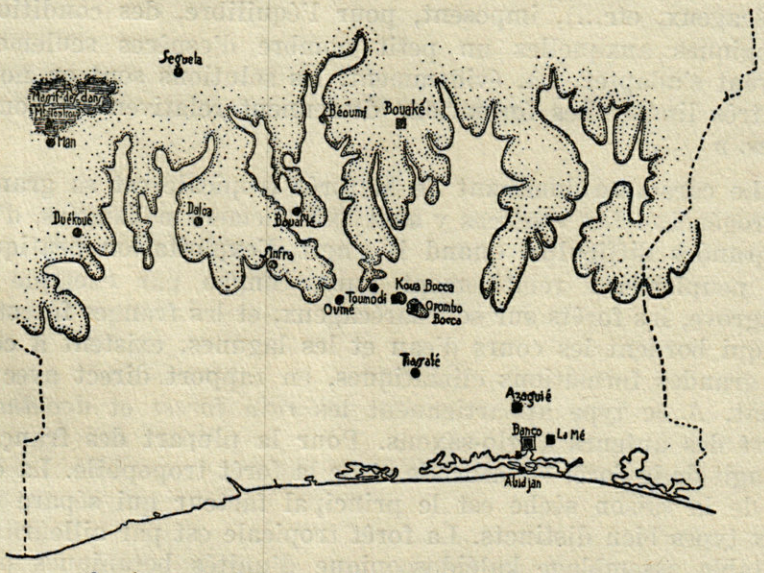


Fig. 2. — Stations étudiées en Côte d'Ivoire. Les localités marquées d'un carré sont celles dont un profil a été étudié.

aux bords des chemins, les élégants fourrés à *Gleichenia* de la forêt azaguiéenne. » Ces auteurs disent également combien cette forêt se dégrade facilement et combien elle est peu stable.

Ils notent qu'elle s'étend « sur toute la région des sables et grès nummulitiques, dits de HUBERT, c'est-à-dire depuis Fresco, à l'Ouest, jusqu'à la frontière de la Gold Coast ; elle est ainsi comprise entre les formations côtières, au Sud, et la forêt azaguiéenne, au Nord. Elle vit sur des sols sablonneux, ou sablo-limoneux pauvres en argile. »

AUBRÉVILLE (1934) : « Nous pensons qu'en forêt équatoriale, dans des conditions de milieu constantes, compatibles avec la présence d'essences multiples, aucune espèce, aucune association, n'est la maîtresse incontestée du sol. Les synoecies sont en perpétuelle transformation, les taches d'accumulation des espèces se déplacent continuellement. Partout des équilibres instantanés, mais pas d'équilibre définitif. Il semble qu'à l'intérieur d'une formation de forêt dense, il faille concevoir le climax non comme réalisé par une certaine association, mais par n'importe quelle combinaison des espèces grégaires, exclusives dans la formation. Il n'en est plus de même quand le climat ou un substratum très spéciaux (hautes montagnes, mangrove, sols marécageux, etc...), imposent, pour l'équilibre, des conditions biologiques auxquelles un petit nombre d'espèces seulement peuvent s'adapter. Là, évidemment, les solutions sont en nombre très limité. Les formations deviennent relativement homogènes. »

Le caractère dominant de la forêt tropicale est sa grande hétérogénéité. Les essences y sont extrêmement mélangées, d'où de grandes difficultés quand il s'agit d'exploitation pratique. Des peuplements relativement purs, comme par exemple la mangrove, les forêts sur sol marécageux, et les franges forestières qui bordent les cours d'eau et les lagunes, existent à côté des grandes formations climatiques, en rapport direct avec le climat, A ce type appartiennent les *rain forest* et *deciduous forest* des auteurs anglo-saxons. Pour la plupart des français il s'agit de la forêt équatoriale et de la forêt tropophile. La durée de la saison sèche est le principal facteur qui sépare ces deux types bien distincts. La forêt tropicale est par ailleurs un véritable assemblage kaléidoscopique d'unités botaniques plus ou moins différentes les unes des autres ; ici c'est telle essence qui domine, là telle autre, et les espèces associées varient également qualitativement et quantitativement.

Pour AUBRÉVILLE (1934), les espèces végétales rarissimes dans la forêt équatoriale sont dans un certain nombre de cas

des vestiges d'une flore plus ancienne actuellement en voie d'extinction.

Le climax, considéré comme terme final de l'évolution de la forêt n'est pas aussi généralisé que certains auteurs voudraient le croire. Telle est du moins l'opinion de l'éminent forestier qui n'hésite pas à dire (1934) : « A notre avis, pas plus qu'une association caractéristique, de tels noyaux ne peuvent représenter un climax. Si la nature équatoriale livrée à elle seule devait manifester des tendances vers des états d'équilibre définis d'une façon aussi précise par les climax de CHIPP, il faudrait constater dans les parties de la forêt primaire qui subsistent encore, incontestablement vierges, une certaine homogénéité des peuplements. Il n'en est rien. De plus, il est probable que dans chaque formation forestière équatoriale qui paraît la plus stable comme la plus propre à être considérée comme le terme final de la série des modifications floristiques, *aucun de ces supposés climax ne se perpétue dans son état actuel.* C'est un fait étonnant de constater la grande différence qui existe souvent entre la composition des peuplements supérieurs et la nature des plants sous-jacents appelés plus tard à les remplacer. Fréquemment une espèce abondante dans l'étage dominant n'a pas de régénération dans le sous-bois. »

AUBRÉVILLE (1949), à la suite de CHEVALIER, HEIM, etc..., pense que la forêt du Banco est une forêt secondaire ancienne et donne pour 200 hectares les chiffres suivants :

Diamètres approximatifs :

0,50	0,60	0,70	0,80	0,90	1,00	1,20	1,40
14,7	4,2	2,2	1,8	1,6	2	0,5	0,7

Soit 27 arbres environ par hectares ayant un diamètre de 0,50 mètre et plus. On voit donc que les gros arbres sont relativement peu nombreux.

Sur 200 hectares au Banco, AUBREVILLE (1932) dénombre pour un diamètre supérieur à 50 cm. :

4 espèces dominantes, environ 45 % du peuplement des grands arbres.

10 espèces abondantes, environ 33 %.

50 espèces disséminées, environ 22 %.

Selon cet auteur, les espèces dominantes sont l'Abalé (*Petersia africana*), l'Aramon (*Parinarium Kerstingii*), le Dabéna (*Piptadenia africana*) et le Pétépré (*Calpocalyx brevibracteatus*).

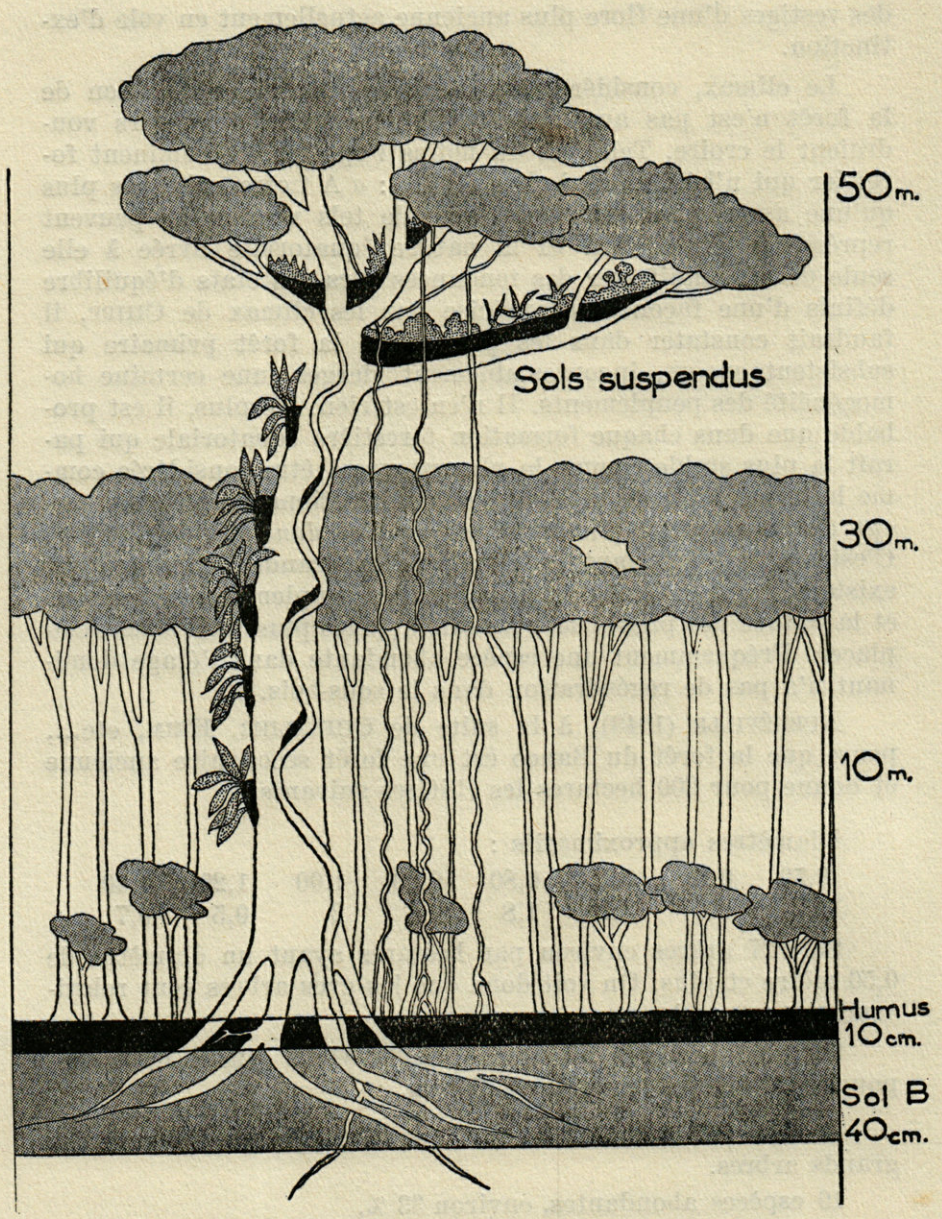


Fig. 3. — Morphologie schématique de la forêt tropicale (Côte d'Ivoire) montrant les rapports entre le sol, les sols d'épiphytes et les sols suspendus.

Les familles les plus importantes en Côte d'Ivoire sont les Légumineuses, les Euphorbiacées, les Rubiacées et les Sapotacées. La distribution est discontinue et se fait par taches, mais, dans la majorité des cas, une station peut être définie phytosociologiquement par un petit nombre d'espèces.

La forêt du Banco (fig. 3) comprend trois strates principales, la première culminant à une dizaine de mètres ; la seconde formant une voûte à peu près continue s'étage aux environs de 30 m. est percée çà et là par les représentants d'une troisième strate qui culminent entre 50 et 60 mètres. Les racines s'enfoncent peu profondément, aux environs de 1 m. au maximum, et

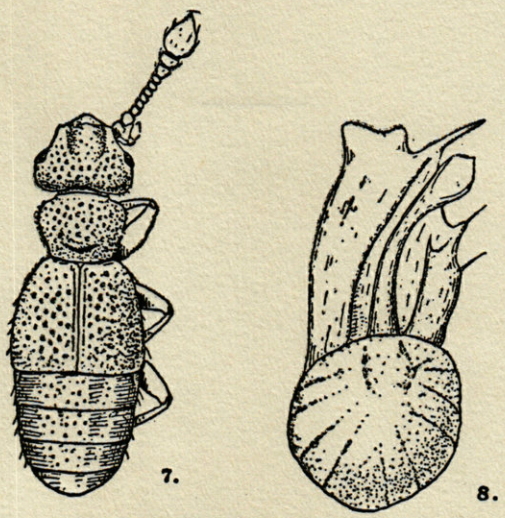


Fig. 4. — Un Psélaphide humicole très particulier de la Côte d'Ivoire : *Delamarea laticeps* Jeannel (n.g.n.sp.) et son édéage. (D'après Jeannel 1949).

la grande majorité seulement jusqu'à 60 cm. Les lianes et les épiphytes sont nombreux. Beaucoup d'arbres ont des racines adventices ou des contreforts. La caractéristique physionomique la plus intéressante, sur laquelle nous insisterons longuement dans ce mémoire, réside dans l'existence de petits volumes de terre entre les racines des épiphytes et de véritables sols sur les plus hautes branches. L'ombre et l'humidité jouent un grand rôle dans la vie de la forêt. A ce sujet, Stehlé (1943), étudiant la forêt dense des Antilles Françaises, note avec juste raison :

« Cet ensemble de causes détermine des effets assez comparables à ceux du milieu cavernicole et dans les sylves les plus sombres de la Guadeloupe et de la Martinique, les muscinées sciaphiles sont en grande abondance formant de nombreuses populations. Mais, lorsqu'une clairière ou une trouée se produit en forêt ou que l'aspect de haute futaie disparaît pour céder le pas au taillis régressif, l'augmentation de la luminosité et le passage de courants d'air éliminent rapidement ces espèces sensibles. »

CHAPITRE III

Caractéristiques des profils étudiés

I. *Historique* ..... p. 35
II. *Profil du sol en sous-bois élevé au Banco* .... p. 36
III. *Profil en marigot au Banco* ..... p. 38
IV. *Savane* ..... p. 40

I. — Historique

Les profils étudiés en France, correspondent du point de vue zonal à des sols faiblement podzolisés (Bretagne), à des sols bruns (Mont-Dore) et à des sols rouges méditerranéens (Banyuls) (Agafonoff 1936).

Les sols prospectés en Côte d'Ivoire sont tous des sols rouges latéritiques. J'insisterai plus longuement car les données qui les concernent sont moins classiques, et leur étude est moins avancée.

La forêt, par sa seule existence, ralentit l'usure de la couche éluviale du sol. Selon Scaetta (1941) ce ralentissement est dû à trois phénomènes principaux.

« A. La forêt abandonne au sol des déchets organiques abondants dont la décomposition entretient une microflore active et fournit des bases au *solum*.

B. La forêt capte les poussières amenées au niveau de la couronne des arbres par les brouillards qui s'y accrochent plus fréquemment pendant les moussons atlantiques. Toute une organisation végétale incorpore ces poussières au sol qui est ainsi reminéralisé.

C. La forêt enfin, par la densité de son couvert, limite le ruissellement superficiel. »

Scaetta (1938) a décrit le profil du sol à Yapo. Le point de vue pédologique ne nous intéressant pas directement ici, je me contenterai de rappeler la disposition des horizons superficiels. Il y trouve :

1° Un horizon humifère de 10 cm. d'épaisseur ;

2° Un horizon éluvial gravéoleux de 40 à 50 cm. ;

3° Un horizon illuvial de plus de 2 mètres formé d'une masse concrétionnée d'hydrates de fer et d'aluminium comprenant de petits enclaves kaoliniques.

Sur le sommet de l'Orombo Bocca comme sur le Béreidido et l'Otroutrikoué (Scaetta 1938) il doit y avoir une cuirasse latéritique évoluée, de grande épaisseur (10 m.) recouverte par une siallite humifère d'environ 1 m. supportant un couvert forestier intact. Sur les deux derniers de ces massifs, Scaetta (1938) a montré qu'en dessous il y a des argiles plastiques qui reposent sur la roche-mère, altérée sur une épaisseur assez grande. Pour l'auteur, de telles cuirasses sont fossiles.

On trouvera de très importantes indications physico-chimiques et biologiques sur les sols de Côte-d'Ivoire dans le travail de Killian (1942). Ils se rapportent à des profils analogues à ceux que nous étudions ici.

II. — Profil du sol en sous-bois élevé au Banco

(H.12, p. 38)

Nous nous placerons d'abord dans le cas le plus fréquent d'un sous-bois d' « evergreen Forest » à l'écart d'un cours d'eau ; les sous-bois en bordure de rivière présentent en effet des caractères aberrants, même lorsqu'il n'y a pas formation d'une Mangrove douce sur la rive. Nous étudierons ce cas par la suite. En sous-bois normal, les niveaux se succèdent ainsi de la surface vers la profondeur (H.12) à 8-10 m. d'altitude au-dessus du cours d'eau voisin (forêt du Banco).

Ao. — *Horizon des feuilles* (litière, *litter* des anglais). Niveau peu épais, ayant une épaisseur moyenne de 2 cm. (1,5 à 3 cm.). Composé de feuilles mortes et de débris végétaux (brindilles, fruits) d'assez gros diamètre. Brun foncé.

A1. — *Horizon des radicelles.* — Un peu plus épais, de 2,5 cm. (1,5 à 3 cm.), formé de radicelles enchevêtrées, formant un tissu spongieux de pénétration facile pour les petits organismes de surface. Brun rouge.

A2. — *Horizon des radicules.* — Niveau des petites radicules de taille supérieure aux radicelles et mêlées à celles-ci dans une grande proportion. 6,5 cm. Brun jaune.

H. — *Horizon d'accumulation humique.* — Niveau noir très mince, 1 cm., à contacts mal définis, impossible à analyser du point de vue faunistique. C'est un niveau de transition, instable, et qui manque souvent.

B. — *Horizon terreux foncé ou éluvial.* — Avec nombreuses grosses racines. Brun foncé. 40 cm. d'épaisseur. Ce niveau passe progressivement et régulièrement au niveau suivant.

C. — *Horizon terreux clair ou illuvial.* — Racines rares dans la partie tout à fait supérieure. Celles-ci ne se rencontrent qu'exceptionnellement en dehors des 30 cm. les plus élevés de ce niveau. L'épaisseur de ce niveau est considérable. Nous l'avons suivi sur 2 m. d'épaisseur sans en sortir. Il est probable qu'il atteint la roche mère.

Caractéristiques : Ce profil suggère les remarques suivantes.

1° *Rareté de l'humus.* — L'horizon Ao est beaucoup moins important que dans nos forêts. Les débris végétaux parvenant au sol se désagrègent vite ;

2° *Orientation des éléments constitutifs.* — Elle est pour les horizons A1 et A2 plus horizontale que verticale. Les radicelles sont plus près de la surface du sol que les radicules. Nous verrons plus loin qu'en savane la disposition est inversée ;

3° *Engorgement des matières humiques.* — L'existence de l'horizon H. est due à l'accumulation au-dessus de B. des matières humiques filtrant aisément au travers de Ao, A1 et A2 où elles sont formées. Un engorgement de matières organiques décomposées se forme ainsi au-dessus du premier horizon dense ;

4° *Absence de racines profondes.* — Vers 60 ou 70 cm. il n'y a plus guère de racines (c'est-à-dire sous l'horizon C.). Les arbres de la forêt sont donc plutôt posés sur le sol que solidement accrochés à lui. Il est fréquent d'entendre la nuit, la chute des arbres et chaque arbre qui tombe en entraîne plusieurs autres dans sa chute. Le processus de décomposition des arbres étant extrêmement lent (nous le verrons plus loin) le volume de bois en décomposition est toujours considérable. Cela explique qu'il y ait autant d'insectes vivants de la mort des arbres que de leur croissance et de leur épanouissement. Nous étudierons plus loin les stades saproxyliques ultimes de cette composition.

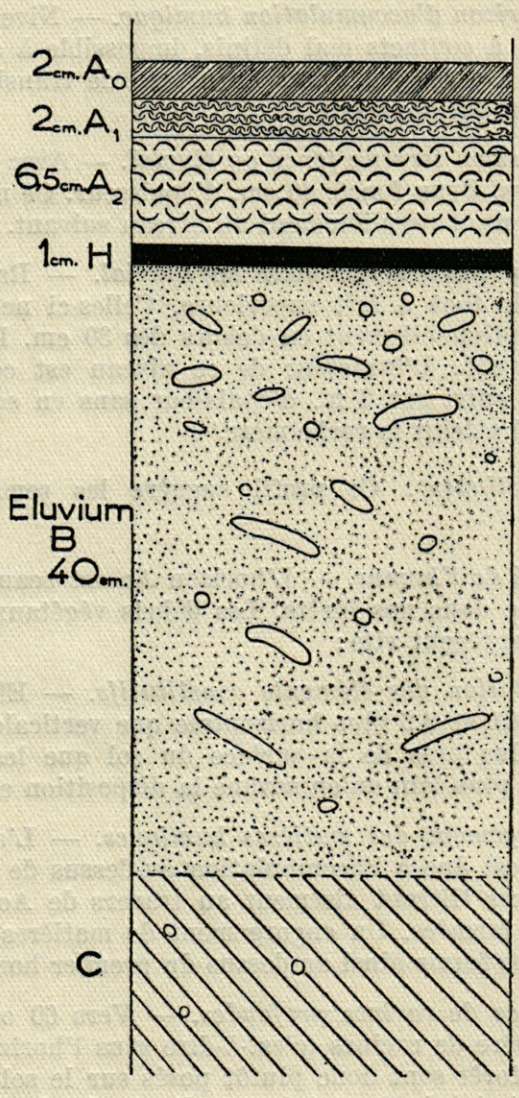


Fig. 5 .— Profil du sol en sous-bois au Banco (H. 12).

III. — Profil en marigot au Banco

(H.13, p. 39, H.14)

Sur le talus d'un chemin allant du plateau boisé (8-10 m.) au marigot, nous avons constaté les phénomènes suivants :

1° *Amenuisement progressif* de l'épaisseur des horizons Ao, A1, A2, H., qui sont humifères;

2° *Perte de l'individualité* de A1, A2 et H.;

3° *Diminution de la hauteur des horizons éluviaux et illuviaux* (B. et C.) et perte de leur autonomie;

4° *Apparition de sable alluvial sous le complexe B. C.* sans

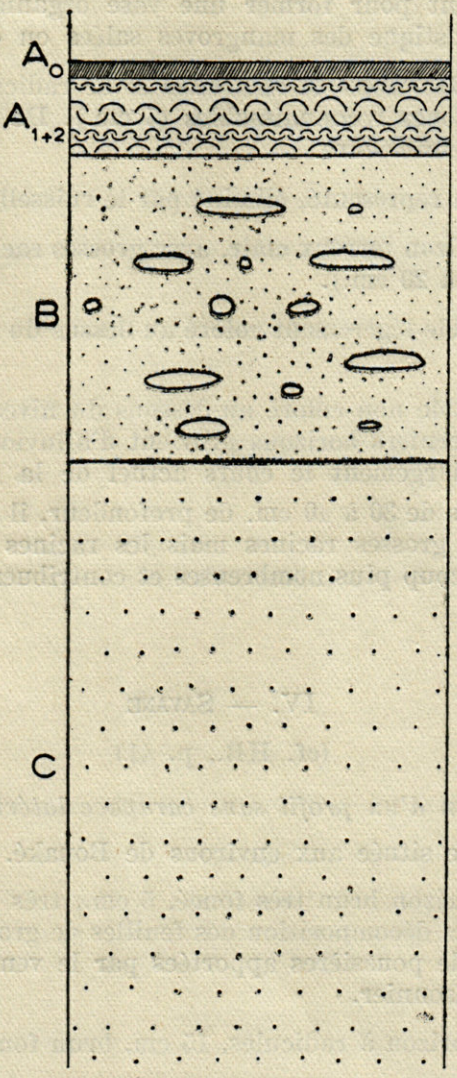


Fig. 6. — Profil du sol en sous-bois de marigot (H. 13).

que nous puissions préciser s'il se prolonge loin sous le plateau.

Le profil se trouve alors modifié dans le sens suivant :

Ao. — Horizon de feuilles décomposées plus mince (1 cm.) que sur le plateau et constitué de gros éléments, les débris de petite taille étant entraînés par lessivage au bord de la rivière où ils s'accumulent pour former une vase organique fine (poto-poto) caractéristique des mangroves salées ou douces.

A1+2. — Horizons de radicelles et de radicules non stratifiés en deux zones reconnaissables (5 cm.). De grosses racines dans la partie inférieure.

H. — Non représenté, éliminé par le ruissellement.

B. — Horizon terreux clair, avec grosses racines paralèles à la surface (16 à 20 cm.).

C.1. — Sable légèrement coloré au-dessus du niveau de l'eau 40 cm.

C.2. — Sable non coloré au-dessous du niveau de l'eau. Le sable de ces derniers horizons provient d'alluvions anciennes et déborde très largement le cours actuel de la rivière.

Au-dessous de 30 à 40 cm. de profondeur, il n'y a pratiquement plus de grosses racines mais les racines adventices deviennent beaucoup plus nombreuses et contribuent à la fixation du poto-poto.

IV. — Savane

(cf. HB., p. 41)

Description d'un profil sans carapace latéritique.

Coupe-type située aux environs de Bouaké.

Ao. — Horizon brun très foncé, 5 cm., très riche en humus provenant de la décomposition des feuilles de graminées tombées sur le sol et de poussières apportées par le vent. Son développement est saisonnier.

A1. — Horizon à radicules, 15 cm. brun foncé, humifère.

A2. — Horizon à radicelles, 30 cm. brun clair, humifère.



A. — Réserve botanique de Yapo : un gîte de mañans sous des Palmiers-lianes (*Ancistrophyllum opacum*).



B. — Forêt de Yapo (*Mapanietum*). Termitière — Champignon.



A. — Un sol suspendu de petite taille au bord du lac de l'Orombo Bocca. *Rhipsalis*, *peperomia* et Fougères sur *Pithecellobium*. (photo retouchée)



B. — Bords de la lagune à Adiopodoumé. Branches de *Pithecellobium altissimum* avec Orchidées épiphytes.

H. — Absent. Les parties absorbantes des graminées venant s'arrêter au contact de l'argile.

B. — Horizon terre de Sienne, d'épaisseur indéterminée, avec éléments ferreux et alumineux importants.

Comparaison avec un sol forestier typique.

Si nous comparons au sous-bois forestier décrit plus haut nous relevons les différences suivantes:

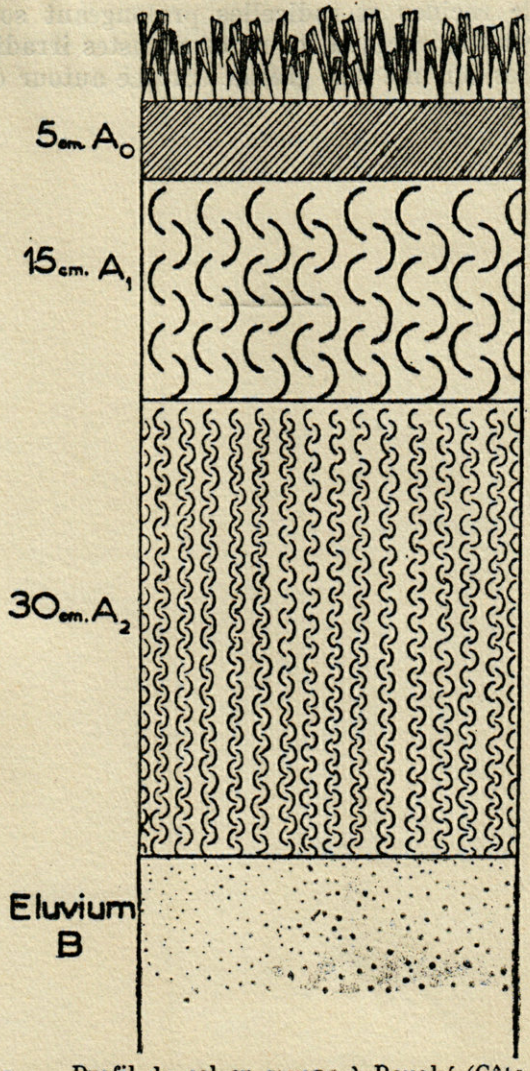


Fig. 7. — Profil du sol en savane à Bouaké (Côte d'Ivoire).

1° Les trois premiers horizons Ao, A1, A2, sont beaucoup plus développés (50 cm. au lieu de 11). Les graminées formant le tapis végétal vont capter l'humidité profondément dans le sol;

2° Donc l'horizon à radicules est au-dessus de l'horizon à radicelles à l'inverse de ce qui se passait en forêt;

3° La structure de A1 et A2 est verticale tandis qu'elle était horizontale en forêt. Chaque pied de graminée possède une touffe de racines et radicelles prolongeant son axe sous terre. En forêt les arbres et les rares arbustes irradient radicules et radicelles sur une très grande surface autour de leur axe.

CHAPITRE IV

Peuplement de quelques Profils caractéristiques

I. *Stations françaises* ..... p. 44
Podzol en Bretagne ..... p. 44
Limon des plateaux. Région Parisienne (Seine)... p. 45
Sapinière au Mont Dore (Puy-de-Dôme)..... p. 47

II. *Stations de Côte d'Ivoire* ..... p. 49

A. *Forêt secondaire ancienne* ..... p. 49
Sous-bois du plateau forestier au Banco ..... p. 49
Sous-bois dans la zone du marigot au Banco .... p. 57
La faune du cours souterrain des cours d'eau en Côte d'Ivoire ..... p. 59
Bordure de rivière au Banco ..... p. 59
Etude d'une cacaoyère en lisière ..... p. 62

B. *La forêt de La Bé* ..... p. 65

C. *L'Orombo Bocca* ..... p. 67

D. *Le Koua Bocca* ..... p. 68

E. *Peuplement du sol en Savane* ..... p. 69

Dans ce chapitre je donnerai les relevés effectués dans les sols de quelques formations naturelles que j'ai étudié en France et en Côte d'Ivoire. En raison de la grande somme de matériaux accumulés je me contenterai, afin de ne pas encombrer ce texte, de ne fournir que des relevés de certains profils caractéristiques.

En ce qui concerne les stations françaises mes documents complets seront publiés ultérieurement dans des monographies partielles.

Pour la Côte d'Ivoire, s'il m'est impossible de consigner ici

la totalité de mes documents, j'en donnerai cependant la plus grande part car l'originalité des profils étudiés augmente l'intérêt de ces énumérations systématiques.

I. STATIONS FRANÇAISES

PODZOL EN BRETAGNE (FINISTERE)

J'ai étudié un sol légèrement podzolisé en zone côtière du Finistère au lieu-dit Prat-ar-Coum, commune de Lannilis. Le profil était situé dans un champ exposé au vent à environ 100 mètres de la côte de l'Aber Benoit, « Ria » situé au N. de Brest. Je donnerai la composition d'un relevé pour divers horizons, en Septembre 1943 :

A. Horizon superficiel, 2 cm. d'épaisseur, couleur brun foncé, nombreuses racines entremêlées,, couverture de *Poa.*
Prise totale pour un volume de 20 cm. × 20 cm. × 2 cm.

VERS : Oligochètes	3
ARACHNIDES : Acariens Thrombidiformes	52
Oribatides	1
Araignées	1
MYRIAPODES : Symphyles	4
INSECTES : Collemboles :	
Hypogastrura armata Tullb.	45
Micranurida pygmaea Börn.	13
Neanura muscorum (Templ.)	15
Onychiurus armatus Tullb.	80
Lepidocyrtus lanuginosus Gmel.	30
Lepidocyrtus cyaneus Tullb.	80
Sminthurinus aureus (Lubb.)	30
Dicyrtomina minuta (Fabr.)	90
Divers	27
Coléoptères	7
Staphylins	4
Hémiptères : Pucerons	3
Cicadelle larve	1
Diptères, adulte	1
Lépidoptères, chenille	1
Total	488

B. Horizon brun foncé, peu de racines mais de plus grosse taille. 4 cm. d'épaisseur. Prise totale pour la même surface et le même volume dans la tranche moyenne.

VERS : Nématodes	12
ARACHNIDES : Acariens	22
MYRIAPODES : Symphyles	11
Chilopodes	1
INSECTES : Collemboles :	
Tullbergia Krausbaueri Börn.	131
Isotomodes plurisetosa Denis	1
Proisotoma sp.	2
Isotoma viridis	2
Orchesella cincta L.	1
Orchesella villosa L.	2
Pseudosinella alba Pck.	6
Megalothorax minimus Willem	10
Sminthurinus aureus (Lubb.)	2
Dicyrtomina minuta (Fabr.)	3
Hémiptères : Pucerons	1
Cicadelle larve	1
Lépidoptères : chenille	1
Total	209

C. Horizon de 35-45 cm. d'épaisseur, même surface. Prise de même volume à 30 cm. de profondeur.

MYRIAPODES : Symphyles	15
Pauropodes	30
INSECTES : Collemboles :	
Entomobrya lanuginosa jeune	1
Tullbergia krausbaueri Börner	4
Megalothorax minimus Willem	3
Total	53

LIMON DES PLATEAUX
REGION PARISIENNE (SEINE)

Profil de limon des plateaux à Bourg-la-Reine, dans un jardin cultivé. Les horizons superficiels sont homogénéisés par le béchage, en Avril :

A. 0-5 cm. sol brun sans racine. Pour 500 cc.

MYRIAPODES : Chilopodes	1
ARACHNIDES : Acariens	21
INSECTES : Collemboles	96
Coléoptères : Staphylins	1
Total	119

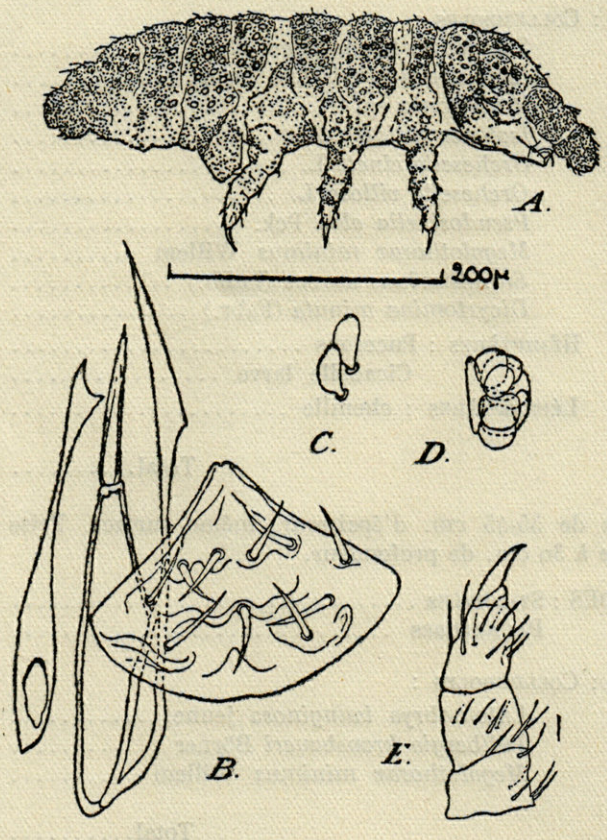


Fig. 8. — Un Anuridae euédaphique. *Micranurida pygmaea* Börner, vivant dans les horizons inférieurs des sols européens. La lignée est également représentée en Europe par quelques genres marins : *Anurida, Anuridella.*

B. 5-10 cm. pour 500 cc.

MOLLUSQUES : Gastéropodes	1

ARACHNIDES : Acariens	6
MYRIAPODES : Pauropodes	3
Chilopodes	2
INSECTES : Collemboles	37
Total	49

C. 35-40 cm. d'épaisseur pour 500 cm. Au milieu de l'horizon.

MYRIAPODES : Symphyles	2
Chilopodes	1
INSECTES : Collemboles	12
Total	15

SAPINIERE AU MONT-DORE (PUY-DE-DOME)

Cette sapinière est située à 1.100 m. d'altitude près de la Cascade du Saut-du-Loup, Juin 1947 :

500 cc. par échantillon.

A. 1 cm. de feuilles, peu dense.

B. 1 cm. 1/2 de radicelles, très dense.

D. 25 cm. de profondeur, brun foncé, très dense.

HORIZON A. (n° de matériel HM 6. A), 801 individus répartis comme suit:

OLIGOCHETES	7
NEMATODES	45
ARACHNIDES : Araneides : Erigonides	1
Pseudoscorpions : *Neobisium simoni* Koch.	1
Acariens variés	42
Oribates	142
MYRIAPODES : Symphyles	1
Chilopodes géophilomorphes	2
INSECTES : Collemboles variés	550
dont : *Isotoma maritima* Tullb.	2
Xenyllodes armatus Axels.	37
Folsomia quadrioculata Tullb.	80
Onychiurus sp.	14
Tullbergia krausbaueri Börner	9
Entomobrya	2
Pseudosinella Wahlgreni Börner	11
Lepidocyrtus lanuginosus Gmel.	3
Megalothorax minimus Willem	13

HORIZON B. (n° de matériel HM 6 B.) 671 individus répartis comme suit :

OLIGOCHETES		2
NEMATODES		6
ARACHNIDES	: Acariens variés	25
	Oribates	5
	Bdelles	3
MYRIAPODES	: Chilopodes géophilomorphes	7
	lithobiomorphes	3

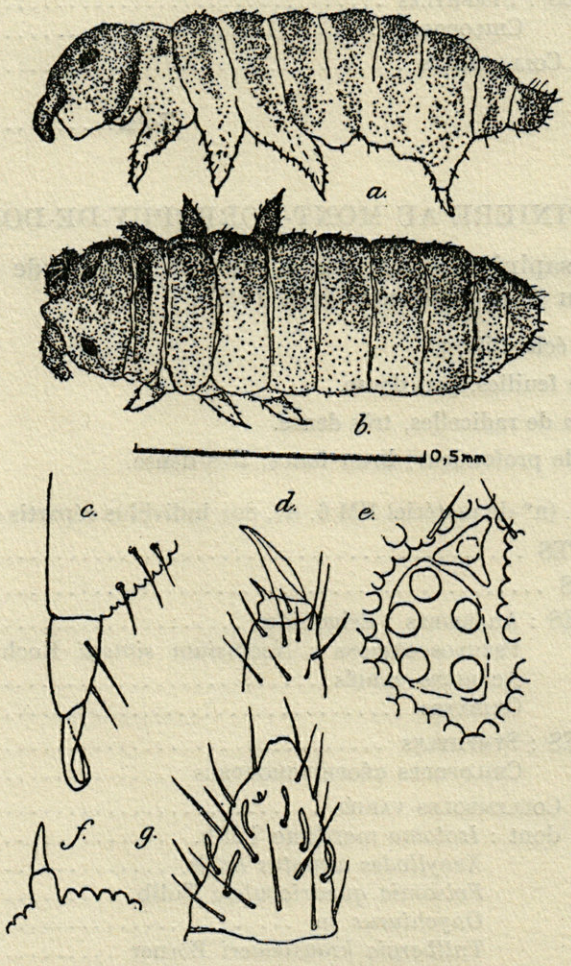


Fig. 9. — Un euédaphique peu différencié de Bretagne, *Xenyllodes armatus* Axels. a et b, habitus. — c, furca. — d, griffe. — e, tache oculaire. — f, épine anale de profil. — g, quatrième article antennaire.

Symphyles : *Scolopendrella* sp. 10

INSECTES : Collemboles :

Hypogastrura armata Nic. 9
Xenyllodes armatus Axels 472
Onychiurus sp. 28
Neanura Grassei Denis 2
Neanura muscorum (Templ.) 3
Folsomia 4-oculata Tullb. 61
Isotomiella minor (Schäffer) 11
Lepidocyrtus 11
Pseudosinella Wahlgreni Börn. 9
Megalothorax minimus Willem 3
Symphypleona ind. 1

HORIZON PROFOND D. (25 cm.) (n° de matériel HM 6 D.) 99 individus répartis comme suit :

ARACHNIDES : Acariens variés ..... 4 a. 2 l.

MYRIAPODES : Symphyles : *Scolopendrella* sp. 2

INSECTES : Collemboles :

Xenyllodes armatus Axels 60
Tullbergia krausbaueri Börn. 30
Pseudosinella Wahlgreni Börn. 1

II. STATIONS DE COTE D'IVOIRE

A. FORET SECONDAIRE ANCIENNE

Sous-bois du Plateau forestier. 8-10 m. d'altitude au-dessus de la Rivière (H. 12) au Banco

Je donne cette répartion à titre d'exemple pour les prises faites le 16-VIII 1945, au Banco (Côte d'Ivoire) :

Ao. *Horizon superficiel* de 2 cm. d'épaisseur en moyenne (1,5 à 3 cm.) brun foncé constitué par des feuilles mortes litées et des débris végétaux de grande taille (de l'ordre du cm.)

VERS : Nématodes : assez nombreux, absents plus profondément 100

CRUSTACES : Isopodes 2

ARACHNIDES : Pseudoscorpions : *Nannobisium* sp. 1
Opilions : *Phalangodidae : Metabiantes punctatus* (Roew.) 1
Aranéides 2

Acariens :	Oribates indéterminés	3
	Oribates *Nicoletiella* sp.	1
	Glycyphages indéterminés	4
	Jeunes larves	26
MYRIAPODES : Pauropodes :	*Polypauropus Duboscqi* Remy, larve	1
Symphyles		1
Diplopodes		2
INSECTES : Protoures :	*Acerentomon Delamarei* Condé (n.sp.)	11
Diploures :	Japygidae : *Japyx* sp.	1
Collemboles :	*Pseudachorutes* sp. (3 espèces)	39
	Ceratrimeria sp.	2
	Paronella Villiersi Delamare (n. sp.)	2
	Megalothorax subtristani Delamare (n.sp.)	6
	Deuterosminthurus sp. (n.sp.)	2
	Dicyrtominae	3
	Espèces indéterminées	121
Hémiptères :	Homoptères	2
	Hétéroptères : *Reduviidae*	1
	Cochenilles	2
Coléoptères :	Psélaphides	4
	Scolytides	1
	Larve	1
Lépidoptères :	*Tineidae* : chenille	1
Hyménoptères :	*Formicidae*	2
Diptères		1

Cet horizon superficiel est caractérisé par l'absence presque totale de Diploures qui sont beaucoup plus abondants dans l'horizon suivant. Par contre l'ensemble des espèces et des individus qui composent le peuplement sont plus nombreux qu'en profondeur. La liste des espèces et des individus, donnée ici, correspond à une seule prise totale pour un carré de 20 cm. de côté et de 2 cm. d'épaisseur, soit la totalité de l'épaisseur de cet horizon.

A1. *Horizon des radicelles fines*, très fortement enchevêtrées, formant un tissu spongieux à pénétration facile pour les petits organismes, de couleur brun rouge. 2,5 cm. d'épaisseur (1,5 à 3 cm.)

VERS : Nématodes : manquent.

CRUSTACES : Isopodes : manquent.

ARACHNIDES : Pseudoscorpions : manquent.
Opilions : manquent.
Aranéides : manquent.
Acariens : Oribates 1
Non déterminés 8

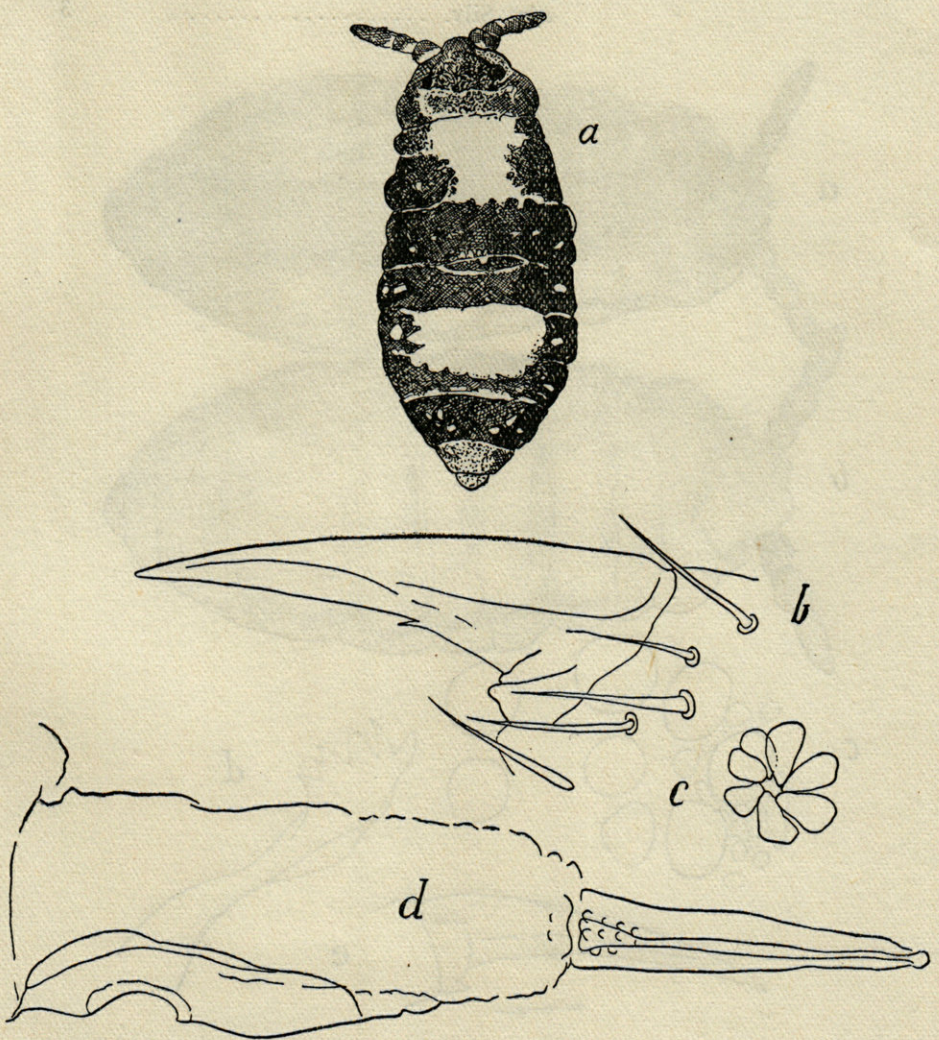


Fig. 10. — *Aethiopellina bimaculata* n.g.n.s.p., Collembole hémiédaphique. a, habitus. — b, griffe. — c, organe postantennaire. — d, mucron et dens.

MYRIAPODES : Pauropodes : *Allopauropus* sp.	1
Symphyles	13
Diplopodes	1
Chilopodes	3
INSECTES : Diploures : Campodeidae : *Lepidocampa Juradii afra* Silv.	3

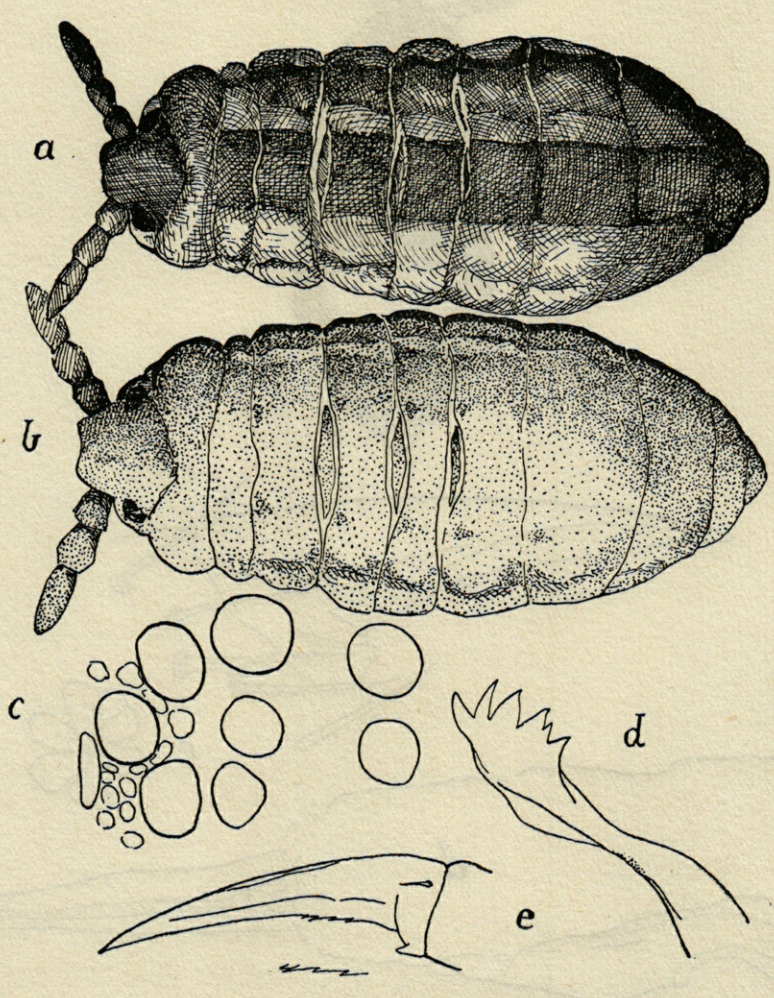


Fig. 11. — *Arlesiella saprophila* n.g.n.s.p., Collembole hémiédaphique. a et b, habitus, variétés de coloration. — c, tache oculaire. — d, mandibules. — e, griffe. Cette espèce est saproxylophage typique, mais se retrouve parfois dans la litière de feuilles mortes.

Parajapygidae: *Parajapyx gestrianus* f. *paramodestior* Delamare (s.sp.).	1
Parajapyx vinciguerranus Silv.	1
Japygidae : *Japyx* sp. juv.	1
PROTOURES : *Eosentomon* sp.	1
COLLEMBOLES : *Isotomiella africana minor* Delamare (n.sp.)	12
Troglopedetina sp. (n.sp.)	9
Lepidocyrtus sp. (n.sp.)	11
Serroderus interpositus (*Denis*) ..	5
Espèces indéterminées	5
HÉMIPTÈRES : Cochenilles radicicoles	4
COLÉOPTÈRES : Corylophide	1
DIPTÈRES : *Psychodidae*	1
Phlebotomidae	1

Cette prise correspond à un carré de 20 cm. de côté et de 2 cm. d'épaisseur, soit 800 cm3 comme pour l'horizon précédent. La diversité des Diploures est assez caractéristique. Les grands prédateurs : Opilions, Pseudoscorpions, Arachnides, se sont suffisamment raréfiés pour pouvoir ne pas être représentés dans une prise de cette surface. Il en est de même des Isopodes et des Nématodes qui semblent avoir totalement disparu si l'on peut en juger par leur absence constante dans toutes les prises que j'ai pu faire à cet horizon. Les Myriapodes sont devenus plus nombreux. Parmi les Collemboles, les *Troglopedetina* ont remplacé les *Paronella* dont ils sont les équivalents endogés.

A2. *Horizon des radicelles épaisses* de taille supérieure aux radicelles de l'horizon précédent et mélangées à quelques-unes de celles-ci, couleur brun-jaune, épaisseur de 6,5 cm. en moyenne.

ARACHNIDES : PSEUDOSCORPIONS	1
MYRIAPODES : PAUROPODES : *Allopauropus* sp.	2
INSECTES : COLLEMBOLES : *Paleotullbergia primigenia* Delamare (n.g.n.sp.)	19
Isotomiella africana minor Delamare (n.sp.)	6
Folsomina onychiurina Denis ...	2
Achorutini appartenant à un genre très primitif (n.g.n.sp.) ..	2

Oncopodura bidentata Delamare (n.sp.) 1
Heteromurus dubius Delamare (n. sp.) 1
Cyphoderus similis Folsom 1
HÉMIPTÈRES : Cochenille radicicole 1
LÉPIDOPTÈRES : *Tineidae*, chenille 1

Cette prise totale correspond à 170 cm3 de terre prélevée dans le même profil que les précédentes, le 2-IX-45. C'est la plus riche que j'ai obtenu dans ce profil.

A cette profondeur de 10 cm. la prédominance des Collemboles est très franche. Les autres groupes ont presque totalement disparus.

H. *Niveau humique* noir de 1 cm. d'épaisseur à structure très dense. En raison de la difficulté qu'il y a à prospecter un horizon de 1 cm. d'épaisseur, je n'ai pas pu en étudier la faune.

B. *Horizon terreux foncé* avec nombreuses grosses racines. Cet horizon, de 40 cm. d'épaisseur, brun foncé, passe progressivement à l'horizon suivant.

ARACHNIDES : ARANÉIDES 1
MYRIAPODES : PAUROPODES :
Allopauropus mandingus Remy (n.sp.) 1
Allopauropus tropicus Remy (n.sp.).. 1
Allopauropus Pauliani Remy (n.sp.).. 1
SYMPHYLES 4
INSECTES : COLLEMBOLES : *Tullbergia* sp. .....
Isotomiella africana minor (n.sp.) Delam. 3
HÉMIPTÈRES : Cochenille radicicole 1
COLÉOPTÈRES : Staphylinide : *Microdota* sp. (n.sp.) 1

Cette prise totale correspond à 2 dm3, le 16-VII-45. D'autres prises faites au même horizon et dans le même profil n'ont pas manifesté une plus grande abondance de faune. Les Myriapodes inférieurs et les Collemboles constituent la presque totalité de la faune.

C. *Zone argileuse* à racines plus rares vers le haut que dans l'horizon B. L'épaisseur de cet horizon doit être assez grande et s'étendre jusqu'à la roche mère.

ARACHNIDES : ACARIENS 1

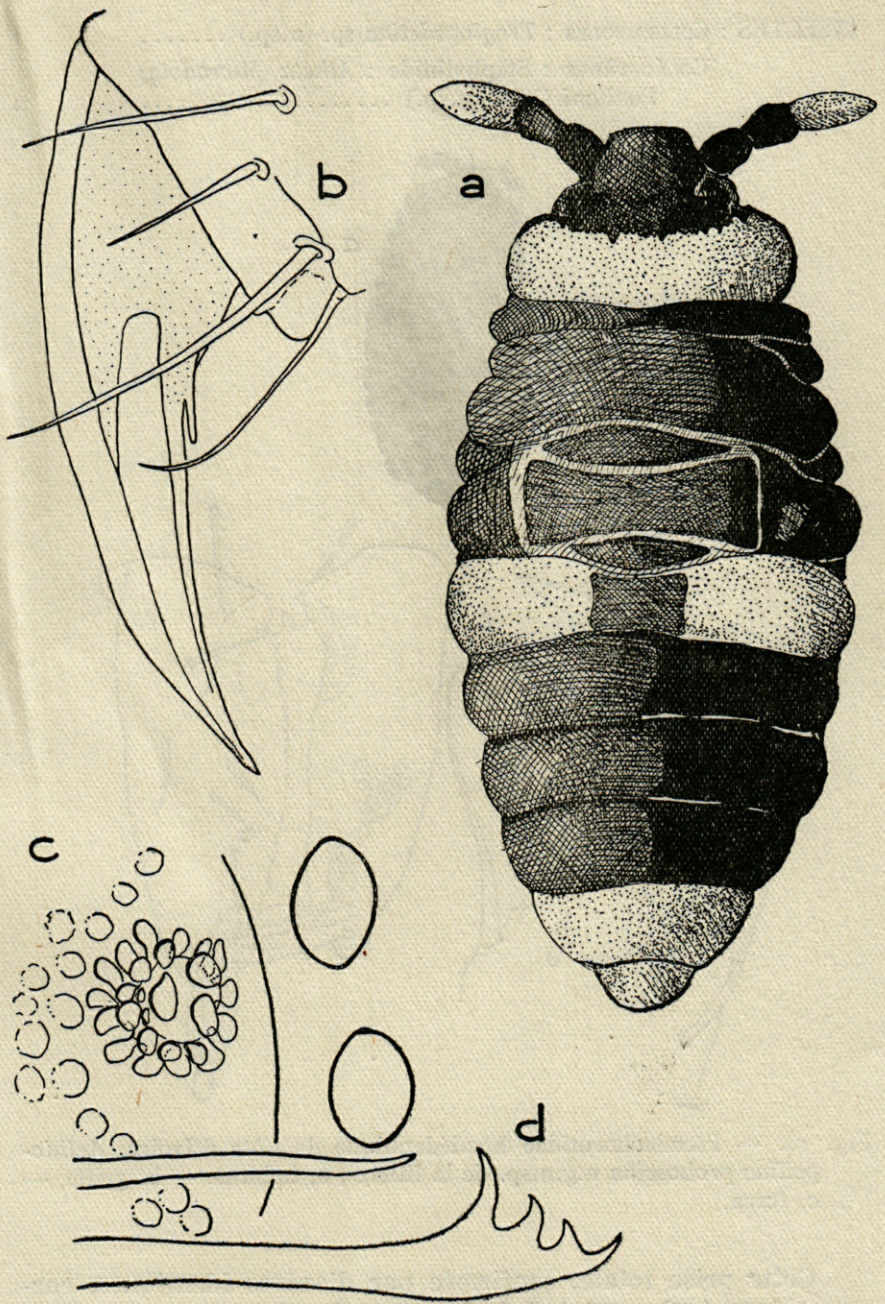


Fig. 12. — *Aethiopella Tournieri* n.sp. ; a, habitus. — b, gfriffe. — c, organe postantennaire et deux cornécules. — d, mandibule et maxille. Espèce typique des horizons supérieurs du sol et des biotopes connexes.

INSECTES : Collemboles : *Troglopedetina* sp. (n.sp.) 1
Coléoptères : Staphylinide : *Atheta* (*Microdota*) *Pauliani* Cam. (n.sp.) 2

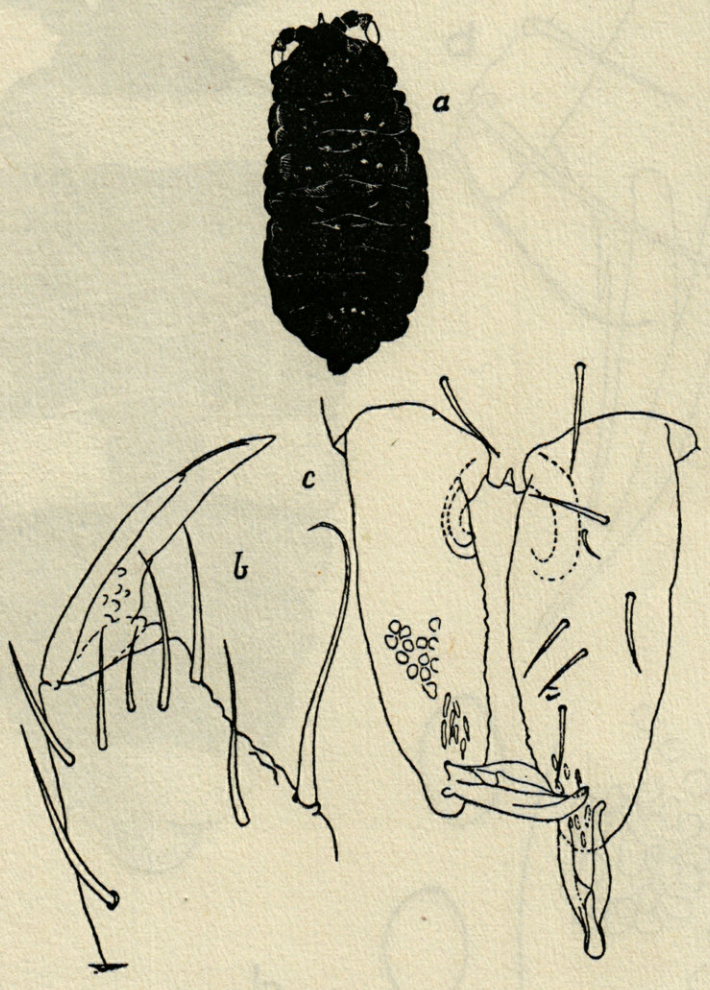


Fig. 13. — Pseudachorutidae hémiédaphique de Côte d'Ivoire, *Aethiopellina proboscina* n.g.n.sp. de la litière ; a, habitus. — b, griffe. — c, furca.

Cette prise totale, confirmée par d'autres identiques, correspondant également à 2 dm3, accuse la presque totale disparition de la faune.

SOUS-BOIS DANS LA ZONE DU MARIGOT (H. 13) AU BANCO

Nous avons vu plus haut (p. 38) qu'il s'agit d'un profil dont l'horizon superficiel est composé par un niveau d'humus de 1 cm. auquel fait suite une zone à radicelles et radicules mêlées et non stratifiées en deux niveaux distincts, le niveau d'accumulation humique qui existait sur le plateau est ici absent et l'on trouve directement sous le précédent un niveau terreux clair parcouru par de grosses racines qui courent parallèlement à la surface. Ce dernier niveau a 16-20 cm. d'épaisseur. Au niveau de l'eau du cours souterrain de la rivière le sable est plus clair, parfaitement propre, et de même couleur que les bancs de sable dans le cours du Banco. L'ensemble de ce profil est très pauvre en faune. Il faut en chercher la principale raison dans l'excessive humidité qui le caractérise.

En surface, en de nombreuses récoltes, j'ai trouvé les groupes et les espèces suivantes. Les chiffres donnent les nombres totaux d'individus récoltés au cours de ces échantillonnages. Ils correspondent donc à des proportions réelles entre les divers groupes mais ne sont pas superposables à ceux qui ont été obtenus pour le plateau ou pour la zone riveraine.

VERS : Oligochètes	13
CRUSTACES : Isopodes : Oniscoides	5
ARACHNIDES : Acariens : Oribates	3
Thrombidions	2
Camerothrombidium distinctum Can. ..	
Camerothrombidium bipectinatum Trag.	
Pseuposcorpions : *Tyrannochthonius* sp. ...	2
Araignées	9
MYRIAPODES	3
INSECTES : Diploures	6
Japyginus sp.	
Lepidocampa Juradii afra Silv.	0
Collemboles	30
dont : *Ceratrimeria* sp.	2
Pseudachorutes sp.	1
Paronella villiersi	14

Thysanoptères	*Klinothrips femoralis* (Bagnall)	1
Névroptères		1
Coléoptères	Larves indéterminées	7
	Carabiques	1
	Trichoptérygiens	2
	Scolytides	1
	Psélaphides	3
	Staphylinides	23
Hémiptères	Hénicocéphalides	1
Diptères	Drosophile	1
Hyménoptères	Larves de Fourmis	5
	Fourmis adultes	65
Lépidoptères	Chenille	1

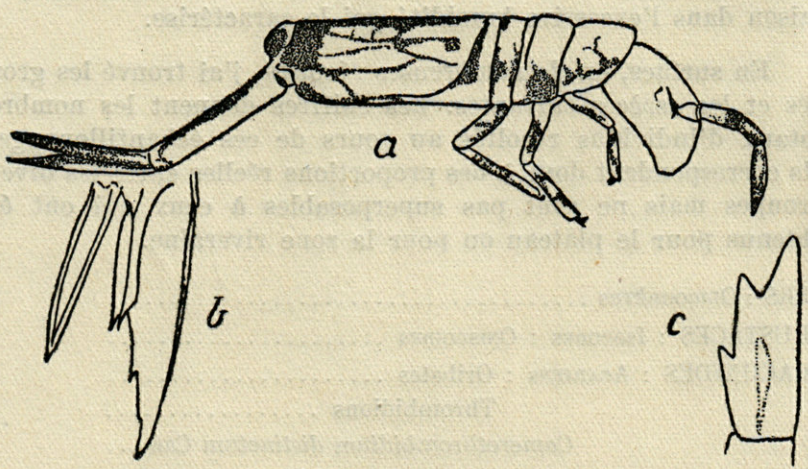


Fig. 14. — Un Paronellien euédaphique, *Paronella montana* n.sp., espèce humicole profonde du Mont Tonkoui. a, habitus. — b, griffe postérieure. — c, mucron.

En profondeur le niveau à radicelles n'a fourni aucune faune, en raison certainement de sa trop grande humidité.

Le niveau (noté B sur le terrain) n'a fourni en-dessous, pour toute faune, qu'un seul *Afrojapyx*. Ceci correspond également à une absence totale de faune autochtone à cet horizon car nous savons que les *Japyx* se déplacent dans le sol avec une certaine rapidité, et tout nous porte à affirmer que leurs horizons de prédilection sont les horizons tout à fait supérieurs du sol.

La Faune du cours souterrain des cours d'eau en Côte d'Ivoire

Arrivant aux niveaux inférieurs du profil du sol en marigot nous trouvons un niveau d'eau qui correspond au cours souterrain du Banco. Connaissant les recherches de Chappuis sur ce biotope en Roumanie nous avons voulu voir s'il existait un peuplement phréaticole dans le profil étudié. On sait, depuis la découverte du Dytiscide, *Bidessus Chappuisi* Peschet, en Haute Volta, qu'il existe des animaux phréatiques dans des régions voisines de la Côte d'Ivoire.

Toutes nos recherches dans ce sens ont été infructueuses. Nous avons immergé des appâts (bananes décomposées, viande fraîche ou putréfiée, divers végétaux pourris) entourés d'une fine toile métallique, nous avons effectué des pêches au filet à plancton et des lavages de terre, sans parvenir à mettre en évidence le moindre peuplement. Nos recherches dans le puits de la réserve du Banco, à proximité de l'école forestière, ont également été négatives. Il est impossible d'en tirer ni affirmations, ni, *a fortiori,* conclusions, mais le fait méritait, semble-t-il, d'être signalé.

Bordure de la Rivière (H. 14) au Banco

Il s'agit là d'un profil dont nous avons donné les caractéristiques dans un chapitre précédent (p. 38).

La microfaune se répartit de la façon suivante :

Ao. *Horizon supérieur,* 1/2 cm. d'épaisseur, décomposition beaucoup plus rapide que sur le plateau forestier. Les petits éléments végétaux sont emportés par le ruissellement dû à la grande pente de la rive. La microfaune de cet horizon est relativement pauvre en individus mais riche en espèces variées. Les prises correspondent à 800 cc.

VERS : Oligochètes	8
Nématodes	20
MYRIAPODES : Pselaphognathes	1
Pauropodes : *Allopauropus tenuis* Remy (n.sp.)	1
Diplopodes	1
CRUSTACES : Isopodes	1

ARACHNIDES :	Araignées, 3 espèces	3
	Pseudoscorpions	6
	Acariens : Oribates	48
INSECTES :	Collemboles variés	18
	Pseudachorutes Pauliani Delamare (n.sp.)	22
	Folsomina onychiurina Denis	1
	Isotomiella africana minor Delamare (n.sp.)	41
	Isotomiella africana paraminor Delamare (n.sp.)	16
	Paronella sp.	24
	Paronella Beguei Delamare (n.sp..)	1
	Megalothorax minimus Willem	6
	Arrhopalites rouge, propre à ce biotope (n. sp.)	3
	Sminthurinus (n.sp.)	1
	Thysanoptères : *Phlaeothripidae* sp. pupe	2
	Psocoptères : *Lepidopsocidae* g. *Loa* 2 larv. dont 1 subad.	2
	Coléoptères : Scolytides	1
	Larves de Staphylins	4
	Corylophides	1
	Trichoptérygiens	1
	Hyménoptères : Fourmis adultes	1
	larves	2
	nymphes	2
	Diptères	3

Soit un total de 222 animaux.

A1. *Horizon des radicelles*, 20 cm. d'épaisseur correspondant aux deux premières couches de H. 13, prise effectuée le 20-VIII-1945 comme la précédente ; pour 800 cc.

MYRIAPODES :	Symphyles	1
	Chilopodes : Géophilomorphe	1
ARACHNIDES :	Araignées	1
	Acariens	3
INSECTES :	Collemboles : *Isotomiella africana minor* Delamare (n.sp.)	3
	Psocoptères : *Nepticulomina Hosemanni* End.	1
	Coléoptères : larve de Mélolonthide	1
	Hyménoptères : Fourmis	1

En fait, afin de bien appuyer sur l'hétérogénéité du peuplement de cet horizon, je vais donner maintenant les résultats d'un prélèvement effectué à un mètre du précédent huit jours plus tard. J'ajoute qu'une telle hétérogénéité est tout à fait remarquable car les prélèvements effectués dans la zone du

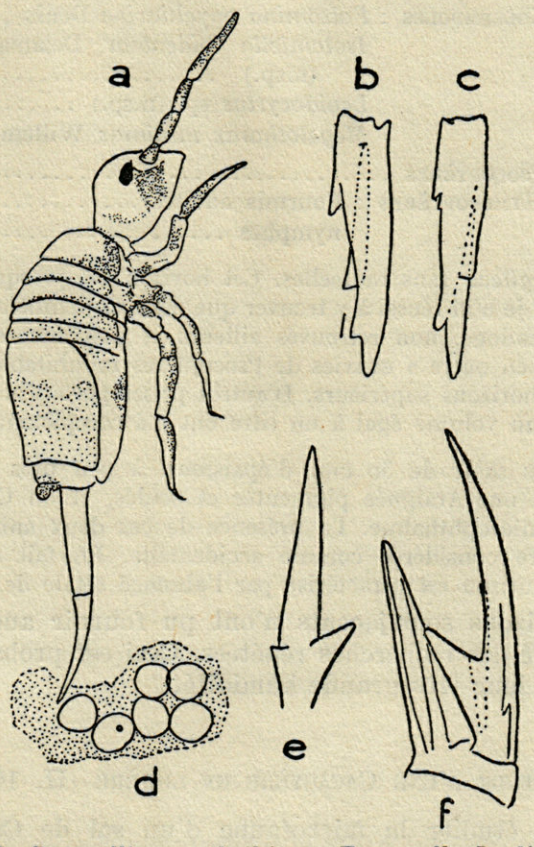


Fig. 15. — Un Paronellien euédaphique, *Trogonella Pauliani* n.g.n.sp., habitant les horizons inférieurs du sol en Côte d'Ivoire. a, habitus. — b et c, mucrons. — d, tache oculaire. — e, griffe postérieure, face supérieure. — f, griffe postérieure, face latérale (e et f, au même grossissement).

plateau forestier ont, au contraire, été toujours très étroitement superposables les uns aux autres, tant du point de vue quantitatif que du point de vue qualitatif.

Prise du 27-VIII-1945 ·

MYRIAPODES :	Symphyles	6
	Pauropodes : *Allopauropus bifuscus* Remy (n.sp.)	1
ARACHNIDES :	Pseudoscorpions : *Nannobisium* sp.	2
	Acariens	3
INSECTES :	Collemboles : *Folsomina onychiurina* Denis	2
	Isotomiella bidentata Delamare (n.sp.)	3
	Lepidocyrtus sp. (n.sp.)	8
	Megalothorax minimus Willem	1
	Psocoptères	1
	Hyménoptères : Fourmis adultes	1
	nymphes	3

B. *Horizon argileux* sans radicelles. Cet horizon est presque totalement azoïque et je n'ai réussi à y trouver que deux Collemboles Folsomiens à facies endogé, non retrouvés ailleurs et non encore déterminés. Il y avait en outre 2 exuvies de Psocoptères indubitablement entraînées des horizons supérieurs. D'autres prises portant sur des échantillons d'un volume égal à un litre ont été complètement azoïques.

C. *Horizon de sable* de 30 cm. d'épaisseur, à peu près azoïque avec seulement une Araignée pigmentée et oculée, et un Coléoptère Nitidulide microphthalme. La présence de ces deux animaux semble devoir être considérée comme accidentelle. En fait on peut dire que cet horizon est caractérisé par l'absence totale de faune.

Les horizons sous-jacents n'ont pu fournir aucune microfaune malgré des recherches répétées. Ceci est probablement en liaison avec leur très grande humidité.

Etude d'une Cacaoyère en lisière (H. 16)

J'ai pu étudier la microfaune d'un sol de Cacaoyère en lisière de la réserve du Banco. Une telle étude était indispensable car un tel sol réunit les caractéristiques d'une bordure forestière et d'un sol cultivé, où cependant l'empreinte de l'homme est faible car il n'y a, en particulier, aucun apport d'engrais. Seul le dénudement intervient dans une faible mesure. Nous verrons plus loin quelle peut être dans certain cas, l'influence du dénudement. Ici rien de tel, car la litière n'a pas été enlevée. Le sol de Cacaoyère en lisière est caractérisée par le fait que son microclimat est nettement plus sec que celui du sous-bois. Cela n'est pas sans importance sur la litière qui,

de ce fait, est nettement plus épaisse et plus sèche. Son épaisseur arrive à protéger suffisamment l'horizon sous-jacent dans lequel la microfaune est relativement abondante.

Je donnerai ici la composition de la faunule (moyennes de 5 prélèvements de 800 cc.). Il est à remarquer que la litière n'est peuplée que très pauvrement en raison de la sécheresse qui y règne. Les prélèvements ont été effectués le 20-VIII-1945.

Ao. *Horizon supérieur*, feuilles mortes litées grossièrement de 5 cm. d'épaisseur en moyenne. Les 2 cm. les plus profonds sont pleins de lacunes.

ARACHNIDES : Pseudoscorpions : *Olpiinae* à classer près d'espèces et de genres Sud-américains	3
Opilions	1
Acariens : Oribatides	1
MYRIAPODES : Pselaphognathes : *Lophoproctus* sp.	1
Diplopodes : Polydesmiens	1
Iuliforme	1

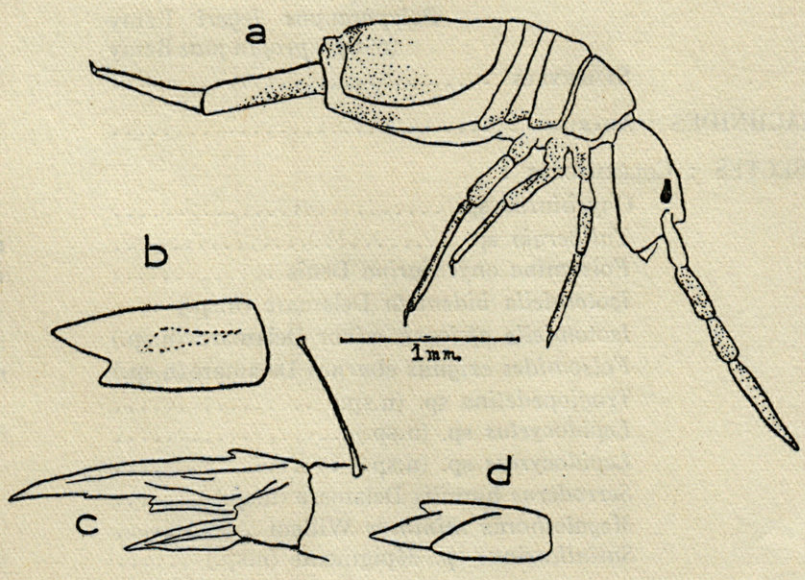


Fig. 16. — Un Paronellien euédaphique, *Paronella Grassei* n.sp. a, habitus. — b, mucron en vue externe. — c, griffe antérieure. — d, mucron en vue supérieure.

INSECTES : Diploures : *Japyx* sp. 1
Collemboles :
Arlesiella sp. 1
Aethiopella sp. 1
Isotomiella africana minor Delamare (n.sp.) 6
Paronella Villiersi var. *pallida* Delamare (n. sp.) 12
Campylothorax longicornis Sch. f.pr. 2
Campylothorax longicornis f. *nigrocapita* Delamare (n.sp.) 1
Megalothorax minimus Willem 1
Coléoptères : Carabiques : *Chlaenius* sp. 1
Oodites sp. 1
Hyménoptères : *Formicidae* 10

A1 + 2. *Horizon inférieur* assez poreux et pas très humide, avec de nombreux débris de gousses, de 15 cm. d'épaisseur.

MYRIAPODES : Pauropodes : *Allopauropus liticen* Remy (n.sp.) 1
Allopauropus tenuis Remy (n.sp.) 1
Polyporaupus legeri Remy (n.ssp.) *propinquus* Remy 1
Symphyles 8

ARACHNIDES : Acariens 2

INSECTES : Collemboles :
Onychiurus sp. 9
Tullbergia sp. 12
Folsomina onychiurina Denis 12
Isotomiella bidentata Delamare (n.sp.) 7
Isotomiella africana minor Delamare (n.sp.) 3
Folsomides exiguus eburnea Delamare (n.sp.) 10
Troglopedetina sp. (n.sp.) 1
Lepidocyrtus sp. (n.sp.) 2
Lepidocyrtus sp. (n.sp.) 2
Serroderus humilis Delamare (n.sp.) 1
Megalothorax minimus Willem 1
Sminthurinus sp. dépigmenté (n.sp.) 6

Toutes les espèces qui peuplent l'horizon inférieur sont des espèces terricoles typiques. Nous n'avons pas pu prospecter les horizons sous-jacents.

B. LA FORET DE LA BE (COTE D'IVOIRE)

Je n'ai pu prospecter le sol de cette forêt que d'une façon très superficielle grâce à l'obligeance de MM. MANGENOT et PAULIAN qui ont bien voulu me rapporter un échantillon d'une de leurs tournées. L'analyse de cet échantillon, qui avait probablement souffert du voyage dans un sac de toile pendant deux jours, mérite cependant d'être donnée ici car elle présente un certain intérêt du point de vue purement qualitatif. La forêt de La Bé est en effet beaucoup plus intouchée que la réserve du Banco. L'humus et la litière y sont, paraît-il, beaucoup moins épais et l'on trouve, dans l'ensemble, des caractéristiques morphologiques beaucoup plus typiquement primaires que dans la réserve du Banco. L'échantillon étudié (H. 33, le 1-IX-1945) 2,5 dm3, était une portion de litière provenant d'un sous-bois humide.

MYRIAPODES :	DIPLOPODES : 2 espèces	5
	SYMPHYLES	6
	PAUROPODES	2
ARACHNIDES :	PSEUDOSCORPIONS : *Ideobisium Lepesmei* Vachon	2
	Tyrannochthonius Gezei Vachon	1
	ACARIENS : *Camerothrombidium distinctum* Can.	3
	Microthrombidium Delamarei André (n.sp.)	2
	Autres espèces	2
INSECTES :	DIPLOURES : *Japyx* sp.	1
	COLLEMBOLES : *Folsomides* sp.	40
	DYCTYOPTÈRES : Blattes	2
	PSOCOPTÈRES : *Psoquilla marginepunctata* Hagen	1
	COLÉOPTÈRES : Trichoptérygiens : *Acrotrichis tropicalis* Paulian (n.sp.)	1
	Psélaphides	7
	HOMOPTÈRES : Auchénorhynques larves	2
	DIPTÈRES	1
	HYMÉNOPTÈRES : *Formicidae*	16

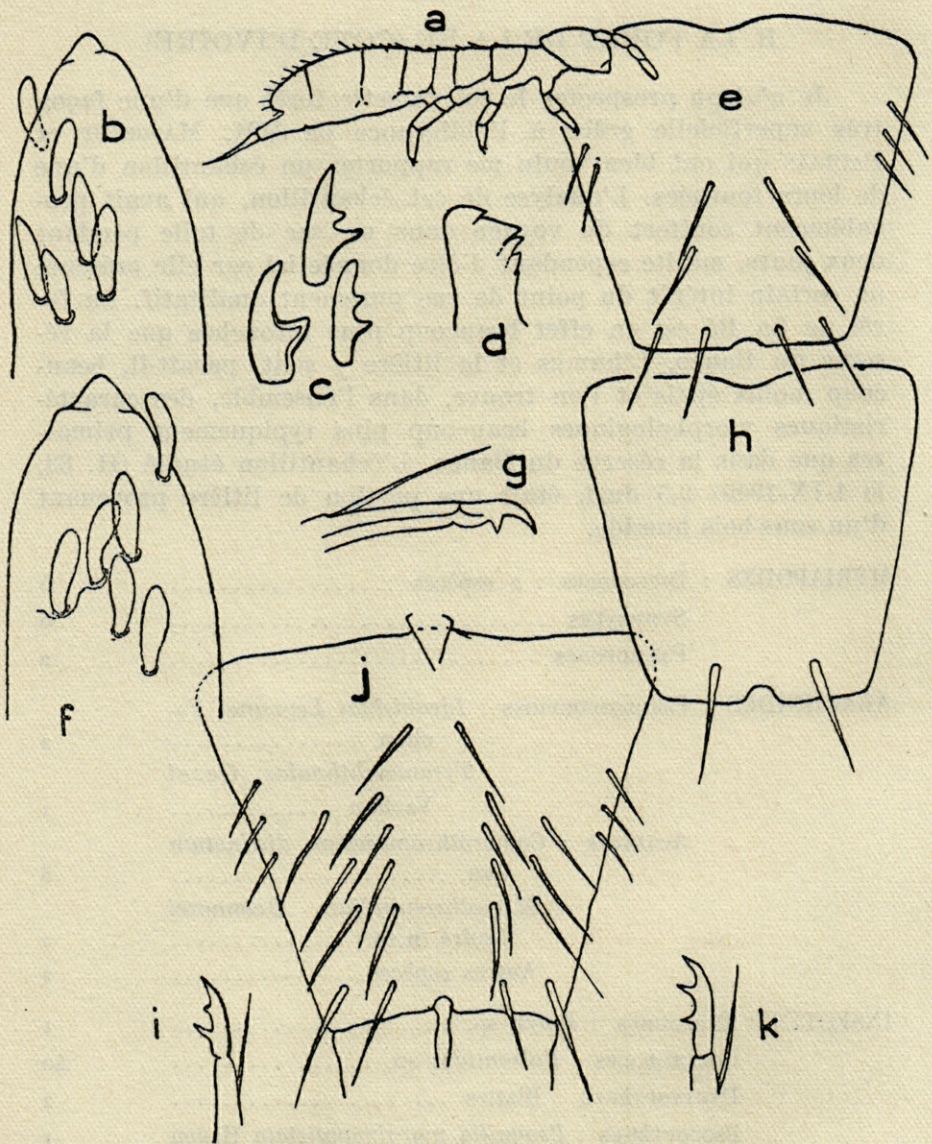


Fig. 17. — Isotomidae euédaphiques des horizons profonds en Côte d'Ivoire.

Isotomiella africana minor n.sp. a, habitus. — b, organe ant. IV. — c, mucrons. — d, apex mandibulaire. — e, manubrium.

Isotomiella bidentata n.sp. f, organe ant. IV. — g, mucron. — h, manubrium.

Isotomiella africana paraminor n.ssp. i, mucron. — j. manubrium. — k, mucron.

C. L'OROMBO BOCCA

Sur deux petits massifs de faible altitude, l'Orombo Bocca et le Koua Bocca, situés en Basse Côte d'Ivoire, j'ai pu faire de rapides prélèvements de la faune du sol. J'en donne ici les résultats à titre de comparaison.

Le 5-IX-1945, 1 dm3 (Station 14), humus en bordure du chemin à proximité de la prairie du sommet.

INSECTES : Collemboles :	*Serroderus humilis* Delamare (n.sp.)	1
	Lepidocyrtus sp.	1
	Heteromurus dubius Delamare (n. sp.)	4
Coléoptères : Staphylinides :	*Medon* sp. (n.sp.)	1

Sur le même massif, j'ai pu, le lendemain 5-IX-1945 (Station 15), chercher la microfaune sous une pierre très enfoncée en bordure du lac fétiche à 20 cm. de profondeur. La composition de la faunule, pour 1 dm3, était la suivante :

VERS : Nématodes		20
MYRIAPODES : Symphyles		3
Pauropodes		5
INSECTES : Collemboles :	*Serroderus humilis* Delam.	1
Collemboles non déterminés		9
Coléoptères : Psélaphides		1
(1) Staphylinides :	*Scopaeus* n.sp. ...	1
	Hypomedon n.sp.	1

Dans l'ensemble ce dernier échantillon accuse une prédominance de Nématodes de grande taille. D'après l'observation sur le terrain de la faune située sous un grand nombre de pierres retournées dans le même biotope j'ai estimé que la proportion entre les divers groupes était la suivante : Nématodes 20, Collemboles 10, autres Ordres 2.

Dans l'ensemble la microfaune aux abords du lac fétiche, en *Septembre,* se présente comme une microfaune de milieu très humide. Je n'ai cependant pas observé de Copépodes Harpacticides bien que cet Ordre soit assez répandu en général dans les humus saturés en eau.

---

(1) Les espèces marquées **n. sp.** nous ont été affirmées telles par les spécialistes autorisés. Pour les Staphylinides le spécialiste consulté a été M. CAMERON.

Sur le flanc du massif, sous un bouquet de *Dracaena* (7-IX-1945) j'ai fait un prélèvement dont la composition microfaunistique était la suivante, pour 1/2 dm3 :

ARACHNIDES :	Acariens	4
MYRIAPODES :	Symphyles	3
	Pauropodes	2
	Diplopodes	1
INSECTES :	Collemboles :	
	Folsomina onychiurina Denis	23
	Isotomiella bidentata Delamare (n.sp.)	32
	Proisotoma subdeflexa Delamare (n.sp.)	11
	Lepidocyrtus sp.	14
	Coléoptères : Staphylins adultes	2
	Mimogonus n.sp.	1
	Gigarthus n.sp.	1
	Larves de Staphylins	2

D. LE KOUA BOCCA

Le Koua Bocca est un tout petit massif de moindre altitude (voir étude des stations). J'ai fait un prélèvement de faune du sol sur le dôme, vers le Nord, hors de l'association à *Dracaena*. Le sol n'était pas sec, même au soleil. Pour 1/2 dm3, le 4-IX-45, la microfaune était la suivante :

ARACHNIDES :	Opilions	1
	Pseudoscorpions	1
	Acariens	8
MYRIAPODES :	Symphyles	5
	Pauropodes	3
	Allopauropus tenuis Remy (n.sp.)	1
	Diplopodes	1
INSECTES :	Diploures : *Lepidocampa Juradii afra* Silv.	1
	Collemboles	23
	Papirius n.sp.	7
	Diptères : *Phlebotomidae*	1

E. PEUPLEMENT DU SOL EN SAVANE (HB)

Les sols de savane n'ont jamais été étudiés du point de vue qui nous intéresse ici. LAMOTTE s'est en effet consacré à

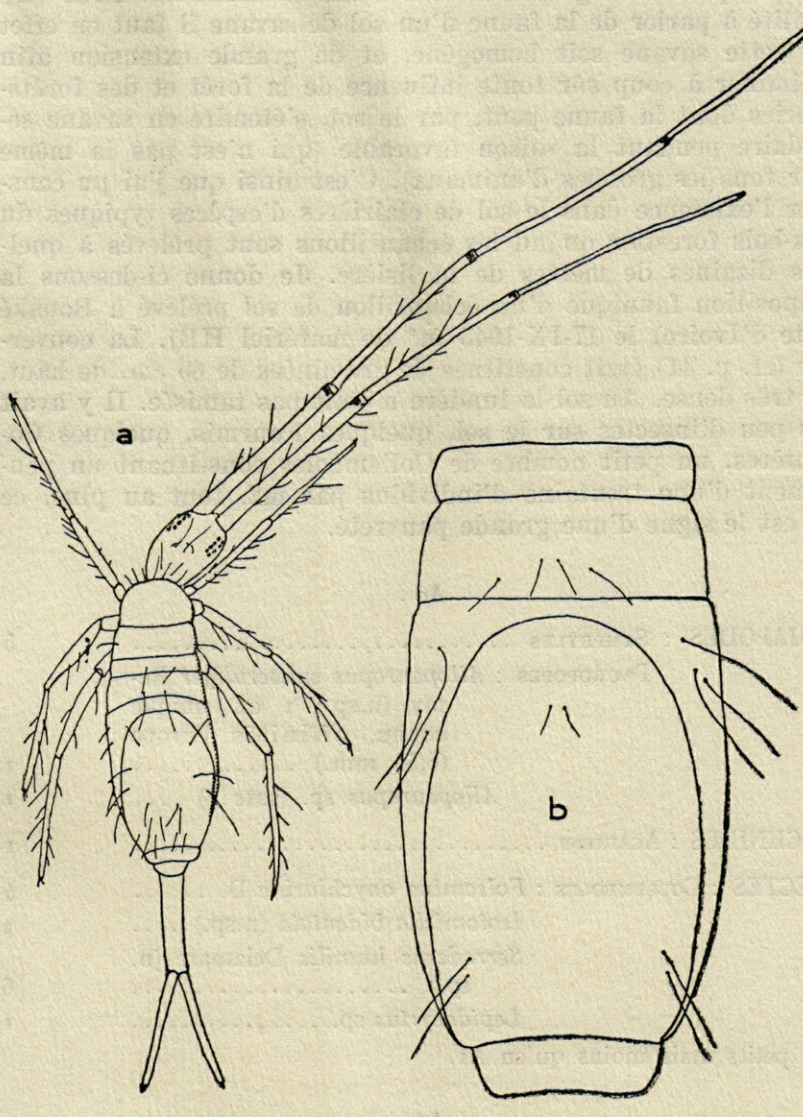


Fig. 18. — Forme de l'Atmobios de Côte d'Ivoire, *Salina bidentata* (Hds.), espèce connue du Costa-Rica. a, habitus. — b, répartition des trichobothries.

l'étude de la macrofaune de surface qui pose des problèmes nettement distincts. Malheureusement notre séjour en savane de Côte d'Ivoire a été très bref et je ne peux, de ce fait, apporter que quelques renseignements tout à fait insuffisants. Pour être habilité à parler de la faune d'un sol de savane il faut en effet que cette savane soit homogène, et de grande extension afin d'éliminer à coup sûr toute influence de la forêt et des forêts-galeries dont la faune peut, par le sol, s'étendre en savane secondaire pendant la saison favorable (qui n'est pas la même pour tous les groupes d'animaux). C'est ainsi que j'ai pu constater l'existence dans le sol de clairières d'espèces typiques du sous-bois forestier quand les échantillons sont prélevés à quelques dizaines de mètres de la lisière. Je donne ci-dessous la composition faunique d'un échantillon de sol prélevé à Bouaké (Côte d'Ivoire) le 17-IX-1945 (n° de matériel HB). La couverture (cf. p. 41) était constituée de graminées de 60 cm. de haut, pas très dense. Au sol la lumière n'était pas tamisée. Il y avait très peu d'insectes sur le sol, quelques Fourmis, quelques Coléoptères, un petit nombre de Collemboles constituant un peuplement d'une trentaine d'individus par m2, tout au plus, ce qui est le signe d'une grande pauvreté.

Ao

MYRIAPODES :	Symphyles	5
	Pauropodes : *Allopauropus sphaeruliger* Remy (n.sp.) 1 ex. unique connu, affinités Europe (o,54 mm.)	1
	Allopauropus sp. (sexe ?)	1
ARACHNIDES :	Acariens	1
INSECTES :	Collemboles : *Folsomina onychiurina* D.	4
	Isotomiella bidentata (n.sp.)	2
	Serroderus humilis Delamare (n. sp.)	6
	Lepidocyrtus sp.	1

Très petits mais moins qu'en Ai.

Ai

MYRIAPODES :	Symphyles	2
	Pauropodes	6

Allopauropus Vouauxi Remy (n.sp.) seuls connus; affinités Côte d'Ivoire 2
Allopauropus tenuis Remy (n.sp.) Banco, Koua Bocca; aff. Europe 2
Allopauropus sp., 1 à 6 pp. 1

ARACHNIDES : Acariens 1

INSECTES : Diploures : *Parajapyx* sp. 7
Collemboles 5
Hyménoptères : Fourmis claires .. 1

A2

MYRIAPODES : Symphyles 1
Pauropodes : *Allopauropus aspergillifer* Remy (n.sp.) aff. Côte d'Ivoire, le plus grêle des *Allopauropus* 1
Allopauropus socius Remy (n. sp.) aff. Europe seul connu 1
Allopauropus microchaetus Remy (n.sp.) peut être genre spécial. Seul ex. connu ... 1
Allopauropus sp., 6 pp. 1

ARACHNIDES : Acariens 2

INSECTES : Collemboles : *Tullbergia* sp. (n.sp.) 6

B

MYRIAPODES : Symphyles 4
Pauropodes 2

ARACHNIDES : Acariens 4

INSECTES : Collemboles : *Tullbergia* sp. (n.sp.) 5
Onychiurus sp. (n.sp.) 10
Isoptères : Termite 1
Diptères : *Phlebotomidae* 1

En savane, la microfaune est très peu nombreuse en individus mais riche en espèces non encore décrites pour la plupart. Les Pauropodes y sont très diversifiés et très originaux.

CHAPITRE V

Documents annexes concernant les Peuplements de certains horizons du sol en Côte d'Ivoire

I. *Surface du sol en sous-bois* ..... p. 72
II. *Litière en sous-bois* ..... p. 76
III. *Faune des horizons à radicelles* ..... p. 81

I. SURFACE DU SOL EN SOUS-BOIS

En sous-bois l'existence d'une litière épaisse offre un abri sûr à l'ensemble de la microfaune. Parmi les animaux qui déambulent en plein jour la part de la microfaune est extrêmement peu importante. Des Insectes de grande taille parcourent le sol : Blattes, Coléoptères variés, etc... On ne trouve pratiquement pas de Collemboles ni d'Acariens. Les Collemboles actifs en plein jour appartiennent essentiellement aux genres : *Campylothorax, Lepidocyrtus, Lepidocyrtinus* et *Paronella*. Ce sont, pour la plupart, des espèces dont l'habitat n'est pas le sol proprement dit mais plutôt les écorces, les Champignons en putréfaction. Leur régime alimentaire est surtout à base d'algues microscopiques et de Champignons. Ils pénètrent occasionnellement dans la litière mais ne s'enfoncent jamais très profondément et ne font pas partie réellement de la microfaune du sol. Les Acariens qui déambulent en plein jour se recrutent dans deux ensembles : les Thrombidions et les Oribates. Les habitudes voyageuses des Oribates sont bien connues. Ce sont de petits animaux qui résistent relativement bien à la

dessication et n'ont rien à craindre d'un passage rapide dans un biotope exposé. Les Thrombidions sont également plus résistants que beaucoup d'Acariens.

On peut donc dire quant à la microfaune, que le peuplement de surface du sous-bois est très pauvre et pratiquement constitué par des espèces qui ne sont pas inféodées au sol proprement dit.

Faune de la surface en lisière

Il n'en est pas de même dans les biotopes où la couverture végétale est moins élevée. En savane j'ai pu constater qu'un certain nombre de Collemboles se déplacent sur le sol, au plus fort de l'insolation. Là encore les individus sont très peu nombreux et appartiennent à des genres relativement xérophiles : *Paronella, Lepidocyrtus* et *Lepidocyrtinus*. Une limite faunistique très tranchée existe encore entre la faune du sol proprement dit et le peuplement de surface. Mais, faute de pouvoir trouver d'autres abris, les espèces qui déambulent en surface vont se réfugier dans les petits trous et les crevasses particulièrement au pied des tiges.

C'est en lisière de forêt que le peuplement de surface est le plus riche tant du point de vue des espèces que des individus. Afin de posséder une appréciation objective de ce type de peuplement j'ai prospecté méthodiquement une surface *d'un demi mètre carré* sous des Graminées en bordure de la réserve du Banco. J'ai récolté tout ce qui se déplacait en surface à l'intérieur de l'aire délimitée. Afin d'éliminer les animaux qui vivent sur les plantes elles-mêmes, celles-ci ont été soigneusement coupées à la base. Le prélèvement a été effectué le 22 Août 1945 au Banco.

CRUSTACES :	Isopodes oniscoïdes	2
ARACHNIDES :	Pseudoscorpions : *Geogarypus* (*A.*) *senegalensis*, Vachon, espèce endémique en A.O.F., une autre espèce du genre en Afrique du Sud	3
	Aranéides	4
	Acariens : 10 espèces	67
MYRIAPODES :	Diplopodes : Polydesmien	2

INSECTES : DIPLOURES : *Lepidocampa Juradii afra* Silv. 1

COLLEMBOLES : *Arlesiella Monodi* Delamare (n.sp) 3

Aethiopella Tournieri Delamare (n.sp.) 3

Lepidocyrtus Lamarcki Delamare (n.sp.) 3

Lepidocyrtus sp. (n.sp.) 37

Paronella Villiersi f. *pallida* Del. 1

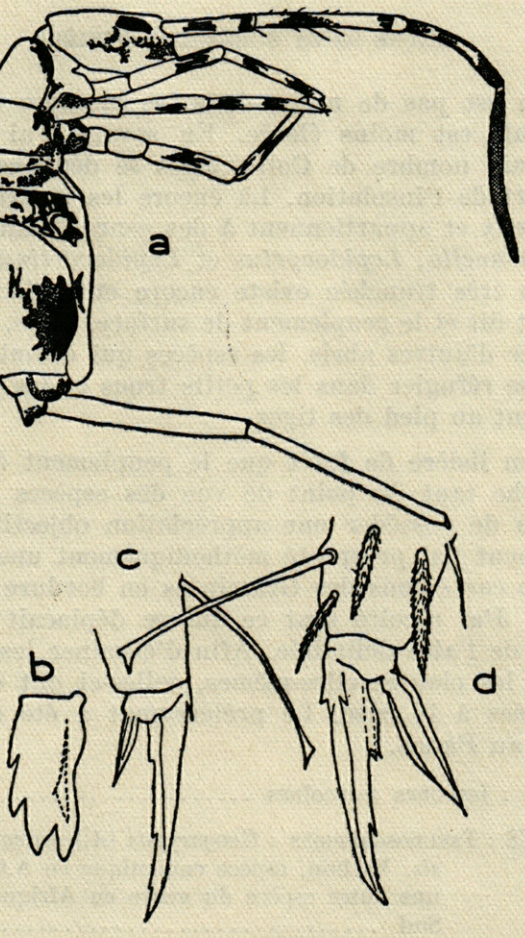


Fig. 19. — Un Paronellien de l'Atmobios, *Aphysa eburnea* n.sp., espèce corticole de Côte d'Ivoire. a, habitus. — b, mucron. — c, patte antérieure. — d, patte postérieure (les trois dernières figures au même grossissement).

	Serroderus humilis Delamare (n. sp.)	2
	Cyphoderus subsimilis Delamare (n.sp.)	5
	Ptenothrix (nov.sp.)	2
Coléoptères :	Trichoptérygiens : *Acrotrichis tropicalis* Paulian (également en forêt de La Bé)	2
	Acrotrichis humicola Paulian (in litt.)	1
	Curculionides	1
	Psélaphides : *Centrophthalmus guinaeensis* Raffray	1
	Carabique	1
	Larves	2
Hémiptères :	Homoptères : 2 espèces	2
	Hétéroptères : 4 espèces	5

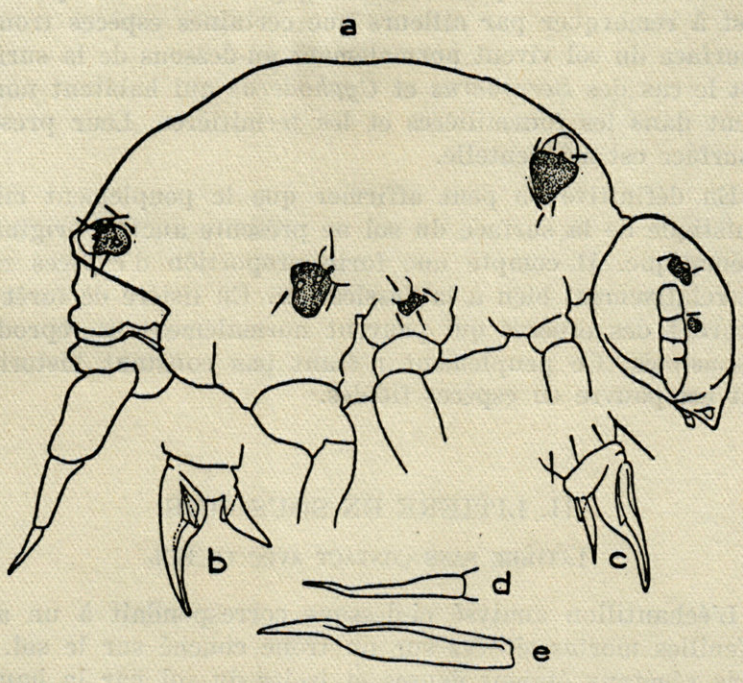


Fig. 20. — Un Symphypléone euédaphique caractéristique, *Megalothorax minimus* Willem. a, habitus. — b, griffe. — c, griffe. — d et e, mucrons.

Hyménoptères : Chalcidiens	2
Diptères : larves	2
Lépidoptères : Chenilles arpenteuses	6

Il est aisé de constater qu'un tel peuplement est assez riche. Un certain nombre d'espèces semble normalement vivre ainsi à la surface du sol en lisière de forêt. S'il est vrai qu'un obstacle fréquent à la différenciation d'une faunule originale à la surface du sol réside principalement dans les sautes saisonnières de l'hygrométrie, cela joue beaucoup moins en ce qui concerne les animaux de la lisière des forêts, car ils peuvent se maintenir dans une même région, tout ou partie de leur population allant se réfugier sous le couvert pendant les périodes inclémentes.

Un certain nombre des espèces que nous avons ainsi trouvées en lisière du Banco vivent effectivement en sous-bois dans les mêmes régions ; c'est le cas du *Geogarypus senegalensis* Vachon et de l'*Acrotrichis tropicalis* Paulian, pour n'en citer que deux. Il est à remarquer par ailleurs que certaines espèces trouvées en surface du sol vivent normalement au-dessous de la surface. C'est le cas des *Serroderus* et *Cyphoderus* qui habitent normalement dans les fourmilières et les termitières. Leur présence en surface est accidentelle.

En définitive on peut affirmer que le peuplement microfaunistique de la surface du sol ne présente aucune originalité systématique. Il compte une forte proportion d'espèces résistant relativement bien à la dessication. En lisière de forêt s'aventurent des espèces qui peuvent normalement se reproduire en sous-bois. Ce peuplement n'étant pas constant historiquement est pauvre en espèces fidèles.

II. LITIERE EN SOUS-BOIS

Litière sans contact avec le Sol

L'échantillon analysé ci-dessous correspondait à un amas de feuilles mortes situées sur un tronc couché sur le sol. Les débris végétaux étaient denses et isolés du sol par la hauteur correspondant au diamètre du tronc soit 80 cm., échantillon de 500 cc., total de 736 individus répartis comme suit :

VERS : Oligochètes	3
Nématodes	200
MOLLUSQUES : Gastéropodes 3 esp.	6
CRUSTACES : Copépodes harpacticides	100
Isopodes : 3 ou 4 esp.	21
ARACHNIDES : Aranéides	7
Opilions : *Conomma minima* Roew.	3
Pseudoscorpions	6
Acariens : Thrombidion : *Thrombicula* sp.	1
Camerothrombium distinctum Ca.	29
	1
MYRIAPODES : Pauropodes	1
Iuliformes	10
Polydesmiens	5
Chilopodes	8
INSECTES : Diploures : *Lepidocampa juradii afra* Silv.	1
Collemboles : Folsomiens et *Paronella*	172
Aethiopellina bimaculatus Delamare (n.sp.)	8
Isotomiella africana paraminor Delamare (n.sp.)	1
Megalothorax (n.sp.)	5
Sminthurinus (n.sp.)	16
Cyphoderus sp.	1
gen. sp.	1
Coléoptères : Scaphidiides : *Toxidium brevipenne* (n.sp.) Pic.	3
Scaphosoma grandis (n.sp.) Pic.	3
Staphylins : *Medon* Cam. (n.sp.)	1
Holotrochus paleotropicus Cam. (n.sp.)	2
Psélaphides : *Octomicrus linearis* Jeann. (n.sp.)	1
Zethopsinus (Zethopsellus) Delamarei Jeann. (n.sp.)	1

Euplectus (E.) Delamarei Jeann. (n. sp.)	1
Delamarea laticeps Jeann. (n. g. n. sp.)	1
Cyathiger Delamarei Jeann. (n.sp.) .	1
Batrisodes laevis Jeann. (n.sp.) .	1

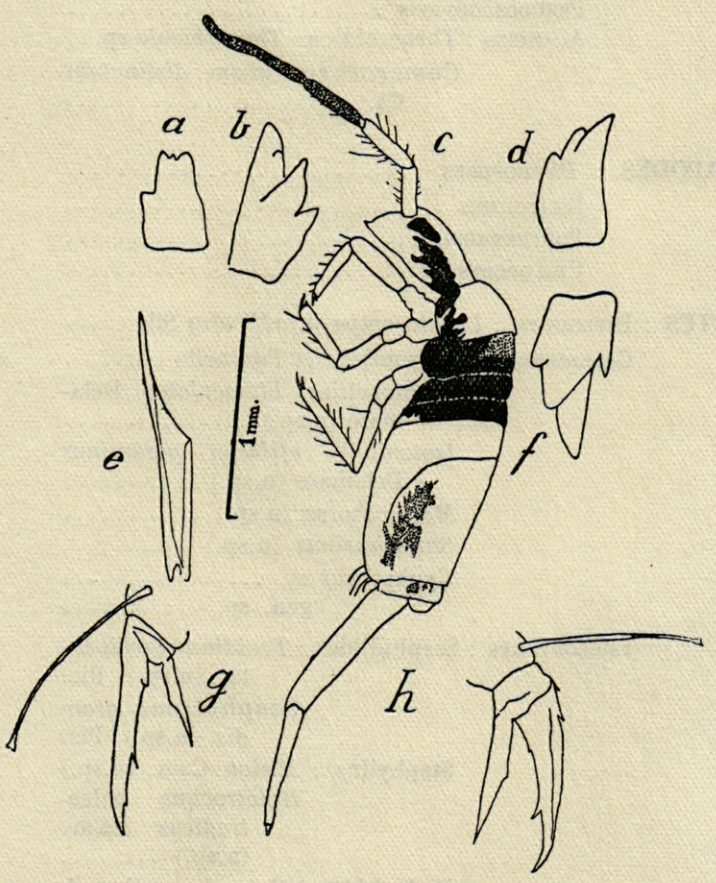


Fig. 21. — Paronellien hémiédaphique de Côte d'Ivoire, *Paronella Beguei* n.sp. de la litière. a et b, mucrons, dont l'un anormal. — c, habitus. — d, mucron. — e, empodium de la patte postérieure. — f, mucron. — g, griffe antérieure. — h, griffe postérieure.

Diptères : Tipulide	1 l.
Lépidoptères : Chrysalides	1
Psocoptères : *Ectopsocus Maindroni* Bad.	11
Hémiptères : *Distantus Delamarei* Villiers (n.sp.)	2
Homoptères : Auchénorhynques	6 l.
Hyménoptères : Fourmis adultes, larves et nymphes	31

Il est aisé de constater la richesse qualitative et quantitative extraordinaire de cet échantillon.

Litière sur Sol sablonneux

H. 19, 22-VIII-45. Feuilles mortes sur fond de sable en bordure d'un chemin moyennement éclairé, assez sec. Diploures tout à fait en surface. Absence presque totale de Collemboles. Remontée des Diploures qui sont relativement abondants.

ARACHNIDES : Acariens :	Coeculide : *Coeculus* sp.	1
	Thrombidide : *Thrombidium bipectinatum* Trag.	1
	Gamaside : Uropodide Gen. sp.	1
	Bdellide	1
MYRIAPODES : Diplopodes		2
INSECTES : Diploures :	Campodeidae : *Lepidocampa Juradii*	1
	afra Silv.	2
	Projapygidae : *Projapyx Jeanneli* Delamare (n.sp.)	3
	Japygidae : *Isojapyx* sp.	5
	b	1
Collemboles :	Orchesellini : *Dicranocentrus eburneus* n.sp.	3
	Paronellinae : *Paronella* sp.	3
Psocoptères :	Ectopsocus	1 l.
Hémiptères		4
Coléoptères :	Corylophides	3
	Psélaphides : *Odontalgus crassicornis* Jeannel (n.sp.)	1
	Staphylinides : *Ozorius* n.sp. Cameron	1
	Scydmaenides	3
	Curculionides : 2 esp.	2
Hyménoptères :	Formicidae : 2 esp.	4

LITIÈRE EN SOUS-BOIS

H. 21, 24-VIII-45. Feuilles mortes en sous-bois, 5 cm. d'épaisseur avec un peu de terre (voisinage de H. 13) :

MOLLUSQUES : Gastéropodes		1
ARACHNIDES : Araignées	(4 esp.)	8
Pseudoscorpions : *Tyrannochthonius* sp.		2
Tartarides : *Trithyreus* sp.		5
Opilions : *Banconyx dentichelis* Lawrence (n. g.n.sp.)		1
Acariens : Oribatides : *Galumna* sp.		1
Coeculide : *Coeculus* sp.		9
Gamaside		1
CRUSTACES : Isopodes		17
MYRIAPODES : Chilopodes		1
Diplopodes		14
Symphyles		11
INSECTES : Diploures : Campodeidae : *Lepidocampa Juradii afra* Silv.		6
Projapygidae : *Projapyx Jeanneli* Delamare (n.sp.)		2
Japygidae : *Isojapyx* sp.		1
Thysanoures : Lepismidae		1
Collemboles : Orchesellini : *Dicranocentrus* sp.		3
Psocoptères : *Ectopsocus* sp.		11
Hémiptères	(2 esp.)	2
Coléoptères : Corylophide		5
Psélaphide		8
Staphylinide : *Edaphus* Cameron (n.sp.)		1
Trichoptérygidien : *Acrotrichis humicola* Paulian (n.sp.)		1
Scydmaenide		1 et 1 l.
Carabique		1 l.
Curculionides	(3 esp.)	4
Hyménoptères : parasites		2
Formicidae : Ponerinae		2
Formicidae		15

III. FAUNE DES HORIZONS A RADICELLES

I

H. 2, 10-VII-47. Humus constitué de radicelles intriquées dans la zone à *Ficus* du Marigot, très humide, prise totale de 4 dm3 par lavages successifs. Très pauvre en individus si on le compare aux humus de France, couleur jaune orange :

VERS	Planaire	1
ARACHNIDES	Araignées	1
MYRIAPODES	Pauropodes : *Allopauropus caldarius* Remy (aussi : serres du Muséum Paris)	10
	Symphyles	2
	Diplopodes	2
CRUSTACES	Isopodes	10
INSECTES	Collemboles : *Tullbergiinae : Tullbergia* sp.	30
	Achorutini : Achorutes sp.	5
	Pseudachorutini : Pseudachorutes sp.	20
	Neelidae : Megalothorax minimus Willem.	10
	Sminthuridae : Sminthurides sp.	10
	Variés	50
	Isoptères : *Coptotermes* sp.	15
	Coléoptères	1 l.
	Hyménoptères : *Formicidae : Poneridae*	10
	Chalcidides	1
	Diptères : *Bibionidae*	1
	Chironomidae	1

II

H. 3, 12-VII-45. Près du puits, humus de radicelles assez comparable à H. 2 en milieu moins humide; humus entre les radicelles, couleur générale brun foncé, prise totale. Espèces en général plus petites qu'en Europe :

ARACHNIDES	Pseudoscorpions : *Nannobisium* sp. genre du Libéria	1
	Acariens : Bdellides	2
MYRIAPODES	Symphyles	5

INSECTES : Collemboles : *Troglopedetina 4-oculata* Delamare (n.sp.) 1
Isotomiella bidentata Delamare (n.sp.) 2
Isotomiella africana minor Delamare (n.sp.) 14
Isotomiella africana paraminor Delamare (n.sp.) 1
Heteromurus Pauliani Delamare (n.sp.) 2
Folsomina onychiurina D. 16
Heteromurus Tournieri Delamare (n.sp.) 6
Ceratrimeria sp. 1
Tullbergia sp. 1
Megalothorax minimus Willem. 5
Paronella Beguei Delamare (n.sp.) 1

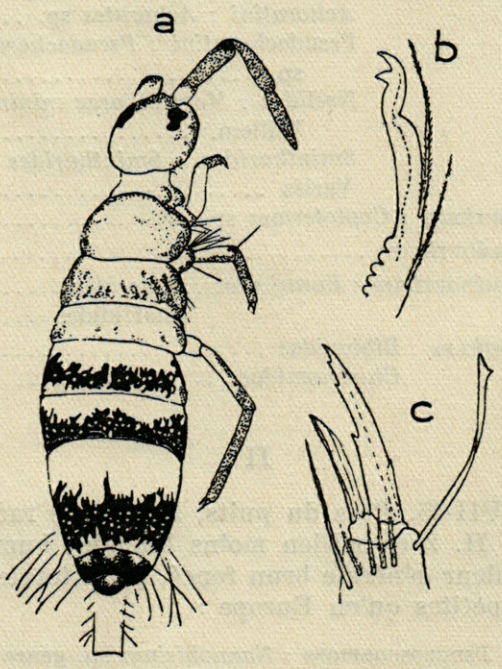


Fig. 22. — Siraeforme hémiédaphique de Côte d'Ivoire, *Sira Jacobsoni* Börner var. *africana* nov. a, habitus. — b, mucron. — c, griffe postérieure.

Paronella Villiersi f.pr. Delamare (n.sp.) 6
Sminthurides tropicus Delamare (n.sp.) 1
Lepidocyrtus subpistiae Delamare (n.sp.) 1
DIPLOURES : *Lepidocampa juradii afra* Silvestri 1
PROTOURES : *Eosentomon armatum* 1
COLÉOPTÈRES : Corylophinae 1

III

H. 4, 12-VII-47. Humus vaseux derrière le puits, très pauvre en individus, très humide, peu d'interstices. 500 cc. :

VERS : NÉMATODES 5

MYRIAPODES : CHILOPODES 1
SYMPHYLES 2
CRUSTACES : COPÉPODES HARPACTICIDES 50

INSECTES : COLLEMBOLES : *Pseudachorutes* sp. 3
Sminthurides sp. 1
Lepidocyrtus sp. 15
Lepidocyrtinus sp. 17
Paronella sp. 18

IV

H. 6, 16-VII-45. Humus en Marigot. Prise non totale après plusieurs jours de séjour dans une boîte. Pour 500 cc. :

ARACHNIDES : PSEUDOSCORPIONS : *Nannobisium* sp., genre du Libéria 1
ACARIENS : Thrombidiide voisin d'*Achilus*.. 5

INSECTES : COLLEMBOLES :
Pseudachorutes 3
Arlesiella 2
Arlesiella Monodi Delamare (n.sp.) 1
Paranura 2
Proisotoma deflexa Schött ..... 1 j.
Folsomia 47
Isotomiella africana minor Delamare (n.sp.) 8
Paronella 12
dont 3 jeunes.
Paronella Villiersi Delamare (n.sp.) 8
Aphysa eburnea Delamare (n.sp.) ..... 1 j.
Dicyrtomides 6

V

H. 7, 22-VII-45. Humus léger, plein de sable, sous un tronc d'arbre abattu en bordure de clairière :

ARACHNIDES :	Acariens	3
	Glyciphages	4
CRUSTACES :	Isopodes	1
MYRIAPODES :	Pauropodes	1
	Symphyles	8
	Diplopodes	1
INSECTES :	Diploures : *Isojapyx* sp.	1
	Collemboles : *Pseudachorutes* sp.	4
	Lepidocyrtus sp.	17
	Folsomia sp.	10

VI

H. 15, 17-VIII-45. Sous humus en forêt, sur sable. Bordure d'un chemin :

ARACHNIDES :	Pseudoscorpions : *Nannobisium* sp. (*liberiense* B.) genre signalé au Libéria	2
CRUSTACES :	Oniscoïdes	3
MYRIAPODES :	Diplopodes	1
INSECTES :	Diploures : *Lepidocampa juradii afra* Silv.	2
	Isojapyx cf. *scopiferus* Silv.	2
	Thysanoures : *Machilis* sp. maturus junior	1
	Collemboles : *Lepidocyrtus* sp.	1
	Coléoptères : Carabiques	2
	Cossiphodides	2
	Psélaphides : *Neotrabisus gibbifrons* Jeannel (n. sp.)	1 ♂
	Syrbatus niger Jeannel (n.sp.)	1 ♂

CHAPITRE VI

Microclimat du sol

Les sols non forestiers ..... p. 86
A. *Dans les pays tempérés* ..... p. 86
1. *Température* ..... p. 86
Rythme nychtéméral.
Rythme annuel.
Inertie thermique du sol.
Gradient thermique au sol.
Rôle de la couverture.
Rôle du fractionnement.
2. *Humidité* ..... p. 91
B. *Dans les pays tropicaux* ..... p. 93
Les sols forestiers ..... p. 94
A. *Forêts tempérées* ..... p. 95
1. *Température* ..... p. 95
2. *Humidité* ..... p. 96
3. *Importance de la litière* ..... p. 96
B. *Forêts tropicales* ..... p. 97
1. *Température* ..... p. 97
2. *Humidité* ..... p. 97
3. *Eclairement* ..... p. 100
Conclusions ..... p. 101

Je crois utile de compléter, dans la mesure où elles ont une importance pour les peuplements étudiés dans ce travail, les données de la récente mise au point de CHAUVIN et D'AGUILAR (1946) qui ont synthétisé avec beaucoup de bonheur, l'essentiel de nos connaissances sur le microclimat du sol telles qu'elles découlent des travaux anglo-saxons, allemands et russes.

LES SOLS NON FORESTIERS

A. — Dans les Pays tempérés

1. TEMPERATURE

Rythme nychthéméral. — Dans les pays tempérés les variations de la température au cours de la journée sont moins sensibles que celles de l'atmosphère ambiante. Krogerus (1927), étudiant la variation de la température au cours d'une journée dans une dune de sable, avait déjà constaté ce phénomène. Tandis qu'à 30 cm. au-dessus de la surface les variations sont encore très grandes avec un maximum de 45° vers 15 heures et un minimum de 14° vers 2 heures du matin, en surface le maximum n'est plus que de 28° et le minimum de 15°.

A 10 cm. de profondeur il existe encore des variations minimes avec maximum retardé de 25° vers 18 heures et, à une profondeur de 30 cm., on observe déjà une quasi-uniformité, la température se maintenant, au cours de la journée vers 20°.

Il convient de remarquer qu'une dune de sable est très peu protégée contre les échanges thermiques. Il n'en est plus de même lorsque le sol est couvert d'un tapis végétal continu qui forme écran et constitue une barrière efficace contre les échanges thermiques en augmentant l'inertie du sol vis-à-vis de l'atmosphère ambiante. Quand il existe un tel tapis végétal l'uniformité thermique existe déjà à 10 cm., juste sous l'horizon des radicelles.

C'est ainsi que Boizowa (1931) étudiant le *Pinetum cladinosum* de la région de Kama (Russie) couvert d'une végétation de *Cladonia* trouve que la variation est plus forte au sol qu'à 1 m., et est pratiquement nulle à 10 cm. La température à 10 cm. est également plus élevée qu'à 5 cm. de profondeur (+3° c. au lieu de 0° c. à 5 cm.). Au sol les variations oscillent de —3° c. à +3° c. entre la nuit et le midi.

Rythme annuel. — L'uniformité thermique des horizons inférieurs du sol se constate encore si l'on étudie la variation du microclimat au cours d'un cycle annuel tout entier.

Geiger (1942, graph. 14, p. 35) a fourni des indications

fort intéressantes sur la température du sol à Postdam de Décembre à Avril. Il en résulte qu'en fin Décembre la température est de 0° mais, le froid augmentant rapidement en surface, l'isotherme de 0° plonge en profondeur : il est à 0,75 m. au milieu de janvier, tandis qu'il fait —9° —16° en surface; il se trouve à 1 m. 40 en fin Février, tandis qu'il fait —10° —15° en surface; dans la première semaine de Mars on a de nouveau 0° en surface et ensuite, avec le printemps, le sol se réchauffe pour atteindre 22°35 en Août à 2 cm. de profondeur.

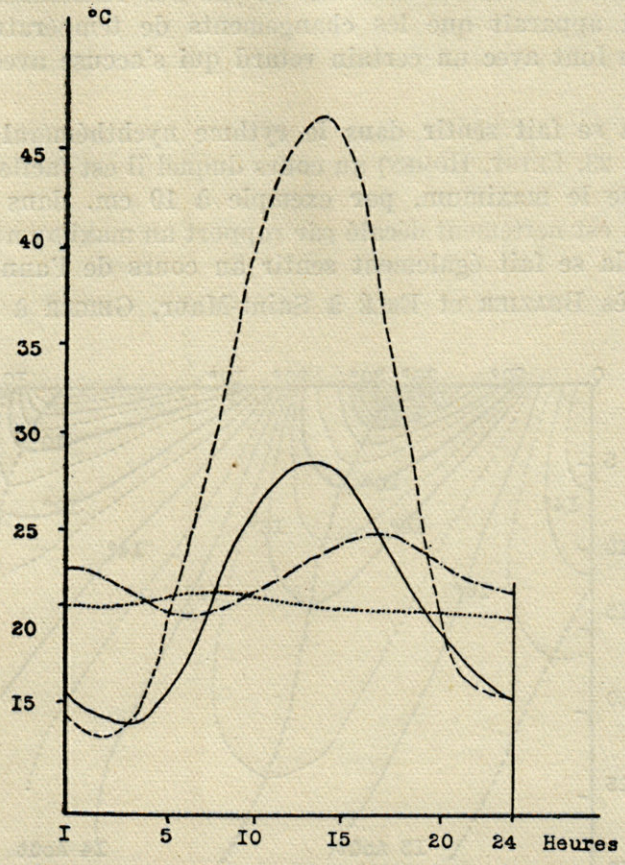


Fig. 23. — Variations nychthémérales d'une dune de sable pendant 24 heures, les 26-27 Juillet 1927 à Syndlae (Finlande) d'après Krogerus).

——————— température à la surface.
---------- à 30 cm. au-dessus de la surface.
—.—.—.—.—.—. à 10 cm. au-dessous de la surface.
..... à 30 cm. au-dessous de la surface.

Les saisons sont donc bien perceptibles dans le sol mais les variations de la température y sont moins brusques. Même au plus froid de l'hiver il fait toujours +4° ou +5° à 2 mètres de profondeur. Les Oligochètes descendent sans difficulté jusqu'à ce niveau et, à leur suite, éventuellement, un certain nombre de Collemboles et d'Acariens.

Inertie thermique du sol. — Autant par le graphique donné par KROGERUS (fig. 23) pour les dunes que par les données de LEYST dans le sable (Pawlowsk) et par nos recherches personnelles il apparaît que les changements de température dans le sol se font avec un certain retard qui s'accuse avec la profondeur.

Cela se fait sentir dans le rythme nychthéméral (KROGERUS, fig. 23, LEYST, HOMEN) au cours duquel il est facile de constater que le maximum, par exemple à 10 cm. dans le sable (fig. 24), est nettement décalé par rapport au maximum à la surface. Cela se fait également sentir au cours de l'année.

Après BRAZIER et EBLÉ à Saint-Maur, GEIGER à Postdam

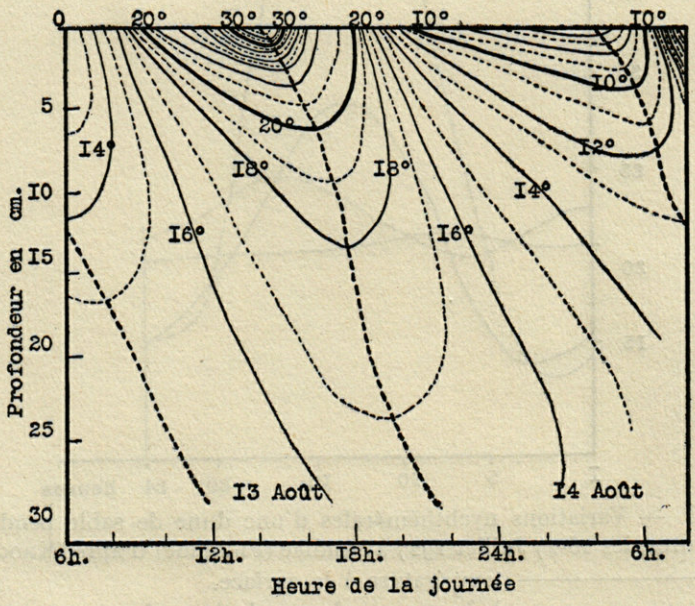


Fig. 24. — Répartition de la température dans le sol au cours de la journée en fonction de la profondeur en cm. (d'après HOMEN).

(graph. 14, p. 35 de son ouvrage) a fait des constatations tout à fait superposables.

Un trait important du microclimat des sols dénudés a été mis en évidence par lui. Il fait en effet remarquer que les microclimats indépendants sont toujours plus extrêmes que les microclimats dépendants (types forestiers).

Gradient thermique au sol. — La surface du sol est soumise à des échauffements très considérables. CHAUVIN et D'AGUILAR citent à ce sujet les intéressantes observations des météorologistes agricoles hindous qui ont constaté une diminution de 87°4 c. à 56° c. dans le premier millimètre.

Ainsi, par exemple, Fourmis et Pimelies désertiques, les unes petites, les autres grandes, ne vivent pas du tout dans le même microclimat.

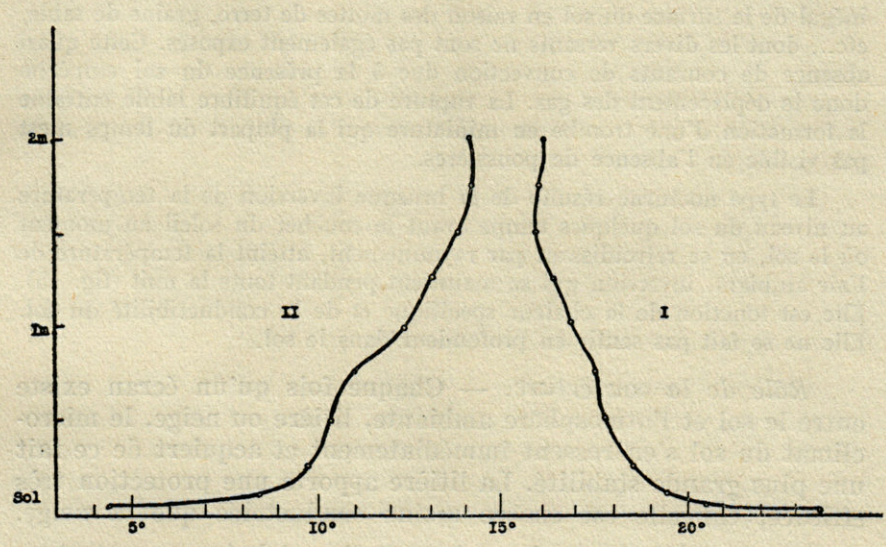


Fig. 25. — Types diurne et nocturne de répartition de la température à partir du sol. I, à 12 h. 30 ; II, à 18 h. 15, en Alsace (d'après SELTZER 1935).

L'auteur français qui a le mieux étudié ces phénomènes est incontestablement SELTZER (1935) en Alsace.

Le type diurne de répartition de la température se rencontre toutes les fois que la surface du sol est plus chaude que l'air situé au-dessus d'elle. Chaque fois, par conséquent, qu'elle lui cède de la chaleur. Quand

le sol est dépourvu de végétation la température de la surface est déterminée par les facteurs suivants :

1° L'énergie rayonnée reçue par unité de surface ;

2° La nature et la couleur de la surface ;

3° La chaleur spécifique et la conductivité du sol ;

4° Le brassage produit par le vent.

Il résulte de l'influence de ces divers facteurs que la température de la surface du sol est plus élevée le jour que celle de l'atmosphère ambiante.

SELTZER cite un cas où le gradient thermique était de 7° entre les niveaux 2 cm. et 2 m. (fig. 25).

Si d'aussi forts gradients verticaux peuvent s'établir c'est parce que la convection se réduit à « la juxtaposition de minces filets d'air chaud ascendants et d'air froid descendants ». Ils sont dûs à l'échauffement inégal de la surface du sol en raison des mottes de terre, grains de sable, etc... dont les divers versants ne sont pas également exposés. Cette quasi absence de courants de convection due à la présence du sol empêche donc le déplacement des gaz. La rupture de cet équilibre labile entraîne la formation d'une trombe en miniature qui la plupart du temps n'est pas visible en l'absence de poussières.

Le type nocturne résulte de la brusque inversion de la température au niveau du sol quelques temps avant le coucher du soleil au moment où le sol, en se refroidissant par rayonnement, atteint la température de l'air ambiant, inversion qui se maintient pendant toute la nuit (fig. 25). Elle est fonction de la chaleur spécifique et de la conductibilité du sol. Elle ne se fait pas sentir en profondeur dans le sol.

Rôle de la couverture. — Chaque fois qu'un écran existe entre le sol et l'atmosphère ambiante, litière ou neige, le microclimat du sol s'en ressent immédiatement et acquiert de ce fait une plus grande stabilité. La litière apporte une protection très efficace, car elle est encore moins conductrice que la neige.

Il est évident que la présence d'un tel écran protecteur sera d'une grande importance écologique. Cette protection microclimatique, due à l'inertie thermique des feuilles mortes, est éminemment favorable aux animaux sans métamorphoses et sans phase de repos, ainsi qu'à l'hibernation des Insectes holométaboles et à l'accomplissement des nymphoses un peu délicates.

S'il existe sur le sol une couche d'herbe, même de faible hauteur (10 cm.), les brins d'herbe tout en arrêtant le rayonnement de la surface du sol, se refroidissent eux-mêmes fortement et déterminent le minimum de température à peu près à

mi-hauteur des brins (*sol effectif*). La couche d'air comprise entre le sol et le niveau du minimum jouit d'un microclimat plus tempéré, et comparable par son origine au climat de l'intérieur d'une forêt. Au contraire, après l'établissement du type diurne, le maximum de température se trouve à la surface même du sol. Le *sol effectif* se confond alors avec le *sol réel* (SELTZER). Il en résulte que le sol lui-même se trouve protégé la nuit par le microclimat moyen qui s'établit au niveau de l'herbe, le haut des brins faisant hernies dans le microclimat du lieu. La présence d'une couverture végétale mince aura donc déjà sur le microclimat du sol, un effet nettement régulateur.

BRAZIER et EBLÉ (1938) ont étudié la température au Parc Saint-Maur sous une couverture gazonnée. Ils trouvent toujours à 4 cm. de profondeur une température supérieure à celle des horizons directement supérieurs et inférieurs, sauf pendant les mois d'hiver.

Cet accroissement de la température est certainement en rapport avec le métabolisme du végétal.

La litière de feuilles mortes en décomposition présente souvent une température élevée, et en hiver elle peut être beaucoup plus chaude que le milieu ambiant. Son rôle protecteur est ainsi renforcé à une époque où le sol en a le plus besoin.

Rôle du fractionnement du sol. — SELTZER (1935) a insisté avec juste raison sur le fait que lorsque le sol est très divisé (sable, gravier) ou encore lorsqu'il a été récemment travaillé, les interstices remplis d'air empêchent, dans une certaine mesure, l'onde thermique de pénétrer à l'intérieur du sol, la surface est donc relativement chaude. Inversement un sol compact s'échauffe sur une plus grande profondeur, mais à un degré moindre.

Ainsi les températures les plus basses en surface se rencontrent sur les sols secs, de faibles chaleurs spécifique et conductibilité thermique, et très divisés.

2. HUMIDITE

Plus on se rapproche du sol plus l'hygrométrie est élevée. Je n'en donnerai pour exemple que les variations constatées au Bois de Boulogne sur la grande pelouse du Tir aux pigeons.

A 19 h., à 5 m. de la rivière, sous une couverture de *Poa annua* et de *Senecio* sp., j'ai pu faire les enregistrements suivants :

	Température	Hygrométrie
1 m. de hauteur	15°	62 %
45 cm. de hauteur	14°	64,5 %
Au sol	16°5	95 %
A 5 cm. de profondeur	17°	98 %

Au sol, l'humidité s'élève considérablement pendant la nuit.

Dans le sol, l'hygrométrie est toujours très forte ainsi qu'on vient de le voir et peu variable au cours de la journée ou de l'année pour peu que le sol soit protégé par un tapis végétal mince. Les sols secs se recrutent principalement dans les sables dénudés (dunes étudiées par KROGERUS), mais sont relativement peu fréquents sous nos climats. Les horizons chargés d'humus et la litière gardent l'humidité facilement. La litière ainsi que les horizons humiques superficiels sont très fréquemment à saturation.

Il existe également une relation entre l'humidité et la température.

SELTZER (1935) a pu montrer que l'échauffement du sol est réduit lorsque celui-ci est imprégné d'eau : « L'air, dans les interstices, est remplacé par de l'eau, de conductibilité très supérieure à celle de l'air et de chaleur spécifique très élevée; d'autre part, l'eau superficielle prend au sol la chaleur nécessaire à son évaporation. Cette dernière cause joue souvent un rôle déterminant dans l'économie thermique du sol, en raison de la grande chaleur de vaporisation de l'eau. » Ceci est le cas notamment pour les sols tourbeux et marécageux, dont l'échauffement reste toujours relativement faible.

Il apparaît nettement que l'immense majorité des Collemboles et des Acariens qui constituent la faune du sol ne sont dans de bonnes conditions de vie qu'au-dessus de 90 % d'humidité relative. Ainsi que les observations de NIELS HAARLOV (1947) l'ont montré, à partir de 75 % la totalité du peuplement ne peut pas vivre normalement. Il se produit dès lors un affolement et c'est ce phénomène qui rend si efficaces les appareils BERLESE. Après environ 24 heures, les animaux qui ont résisté à l'action prolongée d'une température élevée ne peuvent pas résister à un abaissement hygrométrique important.

B. — Dans les Pays tropicaux

L'insolation étant beaucoup plus forte sous les tropiques que dans les régions tempérées, tout sol non protégé par une couverture y aura un microclimat beaucoup plus extrême.

La température étant beaucoup plus élevée il peut y avoir suppression de l'inversion thermique nocturne par suite d'un réchauffement excessif du sol au cours de la journée. C'est ce que l'on observe en particulier sur les savanes africaines, là où existe une carapace latéritique excluant toute végétation. Le sol est plus chaud que l'atmosphère pendant la nuit comme pendant le jour.

La température arrive à être presque invariable en profondeur pendant de longues périodes.

Le régime hygrométrique est différent de celui des sols de nos climats, le régime saison sèche-saison des pluies amenant en savane une opposition tranchée au cours de l'année.

Lamotte (1943, 1947) a bien montré l'importance de cette dualité sur le cycle de la faune. En fait le sol devient pour les espèces hygrophiles un habitat instable qui cesse d'exister pendant toute la durée de la saison sèche. Le peuplement de surface des sols de savanes, à opposition entre deux périodes dont l'une est nettement xérophile, sera donc très appauvri qualitativement et sera presque totalement dépourvu des éléments des sols toujours humides : Collemboles, Pauropodes, Symphyles, Protoures, etc...

Nous ne retrouvons pas en effet, en savane, les 90 % d'humidité relative qui étaient courants dans les sols tempérés. Les recherches de Strickland dans une savane de la Trinidad ont donné des résultats qui nous intéressent car ils proviennent d'une région très comparable à la Côte d'Ivoire du point de vue climatique et quant à la physionomie des Associations botaniques et zoologiques.

POURCENTAGE D'HUMIDITÉ

Echantillons	Profondeurs	1	2	3	4	5	6
Dans une Cacaoyère :	0-3,75 cm.	38,8	31,2	39,0	37,6	38,6	31,7
	3,75-7,5 cm.	37,7	29,8	34,0	32,5	33,3	27,4
Savane à sol régulièrement dénudé :	0-3,75 cm.	25,9	32,6	43,3	39,1	28,1	16,0
	3,75-7,5 cm.	22,1	26,7	32.8	29,1	24,1	16,5
Savane avec couverture d'herbe parmanente :	0-3,75 cm.	27,8	29,2	41,5	45,9	27,8	22,1
	3,75-7,5 cm.	25,0	23,2	30,0	31,7	33,9	21,4

L'humidité du sol est donc beaucoup plus faible et se situe aux environs de 35-45 %. Il est notable par ailleurs que l'humidité est plus élevée en surface qu'en profondeur. Il apparaît surtout que le microclimat d'une cacaoyère, dont la végétation n'est cependant pas dense, est nettement plus humide que celui de la savane. Nous retrouverons l'accentuation de ce phénomène en forêt où la couverture végétale dense isole complètement le microclimat du sol, qui reste, en régions tropicales proche de la saturation.

LES SOLS FORESTIERS

L'existence d'une couverture végétale dense donne au microclimat forestier un cachet très particulier. Nous reviendrons plus loin (cf. Chap. XV) sur ses caractéristiques pour tenter d'expliquer le peuplement des sols d'épiphytes et des sols suspendus. Le fait primordial du microclimat du sous-bois réside dans la disjonction entre *sol effectif* situé à la couronne et *sol réel* situé au sol.

Le microclimat du sous-bois n'est pas sans analogies avec le microclimat du sous-sol en terrain découvert. Il est en effet caractérisé par une absence quasi-totale de variations thermiques au sol, par une hygrométrie qui devient de plus en plus forte en s'éloignant de la couronne et par un éclairement qui diminue très rapidement dans les premiers mètres de la lisière, quand la couronne est continue, tandis qu'il est pratiquement normal quand le couvert est espacé (par exemple, forêt de Baobabs ou certains taillis sous futaies).

Nous avons eu l'occasion de signaler que GEIGER a déjà insisté très clairement sur cette loi générale qui veut qu'un microclimat indépendant soit toujours plus extrême qu'un microclimat dépendant. Le climat de la forêt se range dans la deuxième catégorie car il dépend, nous l'avons vu, essentiellement de la valeur des éléments météorologiques au niveau des couronnes, qui jouent le rôle de sol effectif principal.

A. — Forêts tempérées

1. TEMPERATURE.

Seltzer (1935) a montré qu'au voisinage du sol et jusqu'à 2 m. environ, il fait plus chaud la nuit en forêt que hors forêt, et que l'inversion au sol y est également incomparablement plus

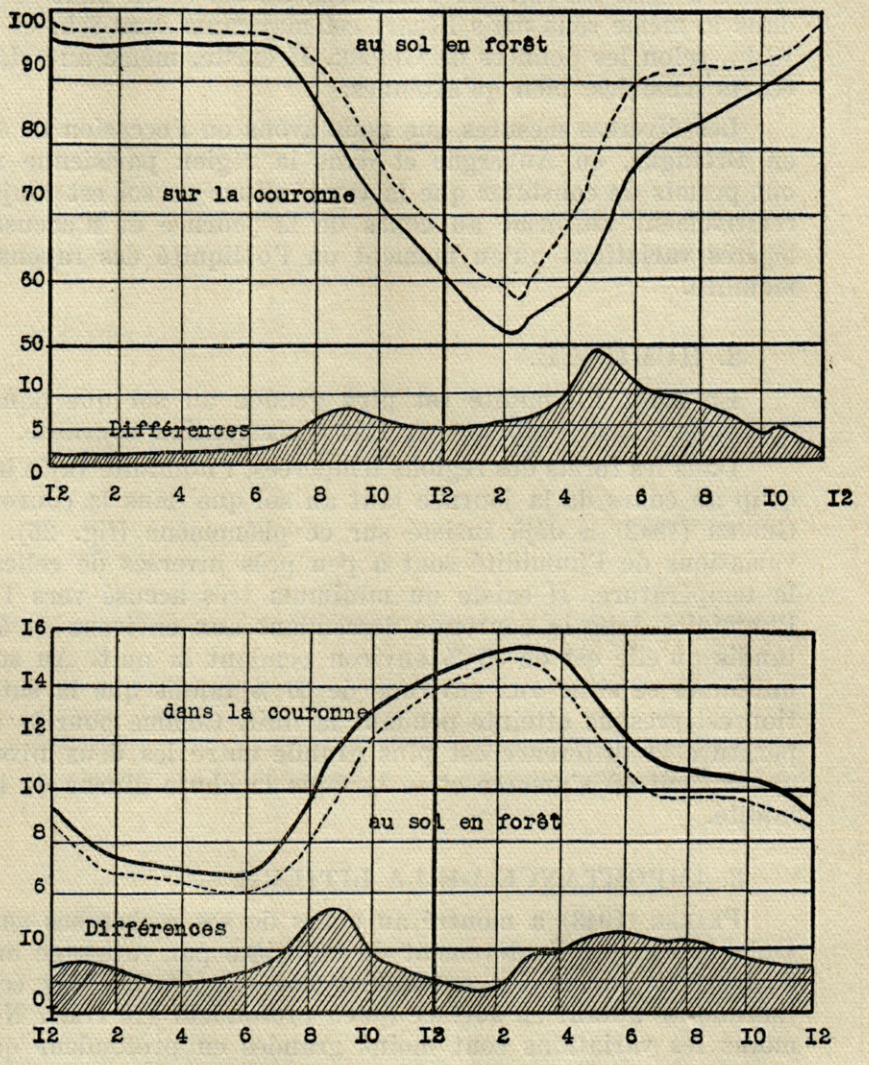


Fig. 26. — Variations nychthémérales ; I, de l'hygrométrie dans une forêt. — II, de la température dans une forêt (d'après Geiger).

faible qu'en terrain découvert. Près du sol, l'air est moins froid en forêt qu'au dehors et les couronnes des étages supérieurs empêchent les plantes basses de se refroidir, par rayonnement, au-dessous de la température de l'air ambiant. Le jour, la forêt tempérée est toujours plus froide que les environs.

De jour, la température de la couronne est toujours supérieure à celle du sol. Les variations au sol et en haut se font dans le même sens mais l'écart est maximum vers 8 h. et vers 18 h., selon les données de GEIGER. Il existe, même au sol, des écarts sensibles, bien qu'atténués.

Les diverses mesures que nous avons eu l'occasion de faire en Bretagne, en Auvergne et dans la région parisienne nous ont permis de constater que la température au sol est toujours relativement uniforme au cours de la journée et n'accuse de légères variations qu'au moment où l'obliquité des rayons est moindre.

2. HUMIDITE.

En forêt l'humidité est plus grande au sol que dans la couronne. C'est d'ailleurs un fait d'observation courante.

Dans les forêts des régions tempérées, l'humidité varie beaucoup au cours de la journée tant au sol que dans la couronne. GEIGER (1942) a déjà insisté sur ce phénomène (fig. 26). Les variations de l'humidité sont à peu près inverses de celles de la température. Il existe un minimum très accusé vers 14 h. l'humidité dans la couronne descendant aux environs de 50 % tandis qu'elle est de 95 % environ pendant la nuit. Au sol le minimum se situe aux environs de 60 % tandis que la saturation est presque atteinte pendant la nuit. Comme pour la température la différence est plus grande entre les deux niveaux au moment où s'amorce et se termine la chute diurne de l'humidité.

3. IMPORTANCE DE LA LITIERE.

PEARSE (1943) a montré au cours de ses recherches sur la Duke forest que l'enlèvement de la litière par ratissage ou sa destruction par le feu entraînent une exagération des écarts thermiques autant en surface qu'en profondeur (10 cm.). Néanmoins les variations sont moins grandes en profondeur qu'en surface. La litière a donc, là encore, un rôle nettement régulateur.

B. — Forêts tropicales

Le microclimat forestier de la Réserve du Bance a été étudié avec quelque détail au cours de notre mission (cf. Paulian 1947). Les observations faites cadrent parfaitement avec les renseignements que nous possédons sur d'autres forêts tropicales.

1. TEMPERATURE.

Dans le sous-bois la température varie relativement peu au sol. Nos enregistrements au Banco (fig. 27) montrent un maximum d'environ 21-22° situé vers 14 h. et un minimum quotidien de 17-18° vers 6 h. du matin. Ces variations sont atténuées si on les compare aux variations au niveau de la couronne (Paulian 1947).

A l'intérieur du sol la température est absolument stable à 1 m. 20 de profondeur (fig. 29). Mais elle est aussi relativement peu élevée puisqu'elle se maintient aux environs de 10° c. alors qu'en surface elle est de 17-21° c.

Nos renseignements en Côte d'Ivoire ne s'échelonnent que sur une courte période de l'année, de juin à septembre, c'est-à-dire pendant l'hivernage.

Selon Scaetta la température annuelle moyenne dépasse 13° dans la zone intertropicale. La température du sol tropical est constamment plus élevée que celle de l'air libre. Mais cette remarque de Scaetta ne semble pas s'appliquer, à la température en profondeur. Il est probable que l'auteur a voulu marquer la presque totale disparition de l'inversion thermique au cours de la journée.

Il est à remarquer que les enregistrement de Von Faber (1915) pour la « Regenwald » de Tjibodas sont entièrement superposables aux nôtres. Strickland (1947) donne la température en surface pendant 4 mois.

2. HUMIDITE.

D'après nos observations au Banco (Paulian 1947) le minimum d'humidité est situé vers 12 h.-14 h., au moment où l'obliquité des rayons solaires est moindre. Mais en général, au sol, les variations de température sont déjà trop atténuées pour que l'humidité puisse varier de façon sensible au cours de la journée (figs. 27-28).

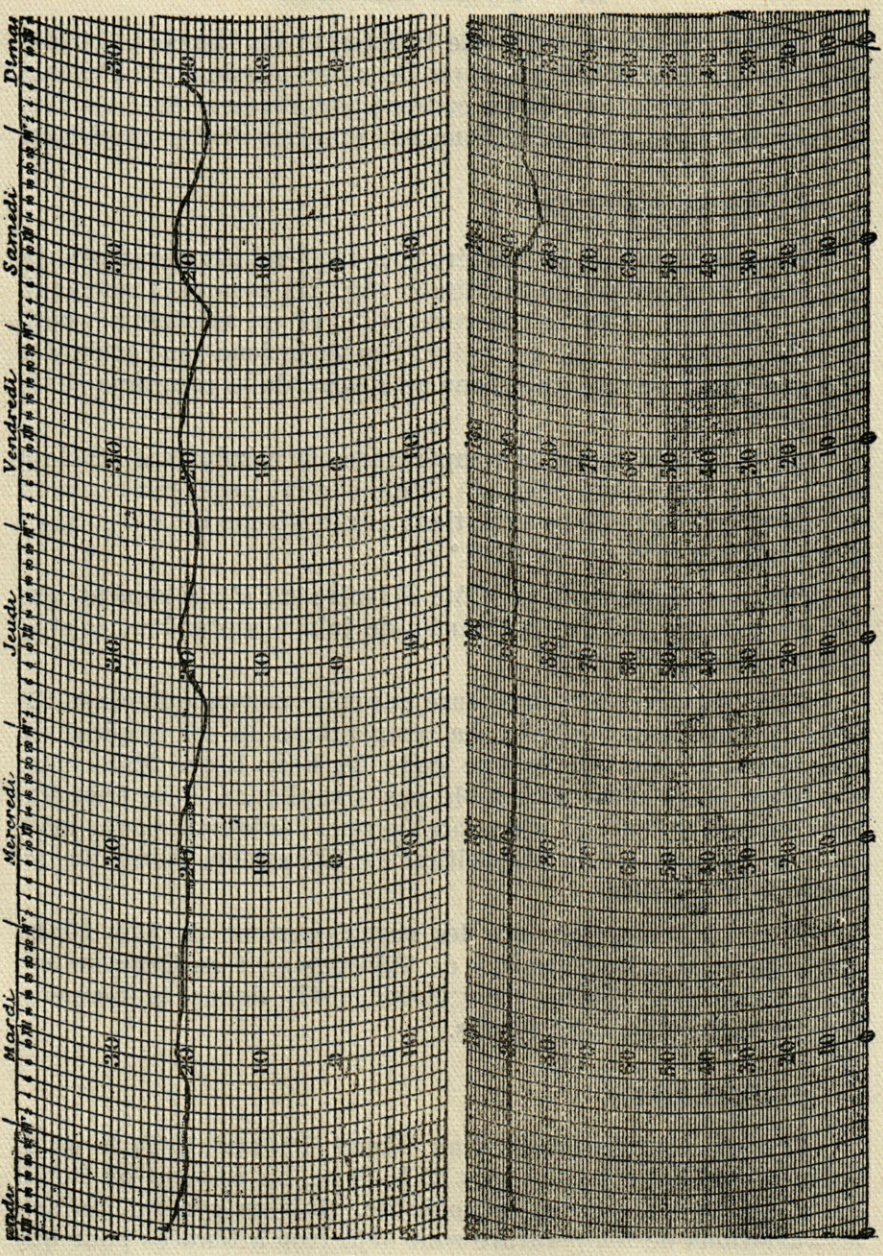


Fig. 27. — Température et hygrométrie en sous-bois au sol. Le Banco, semaine du 13 au 19-VIII-45.

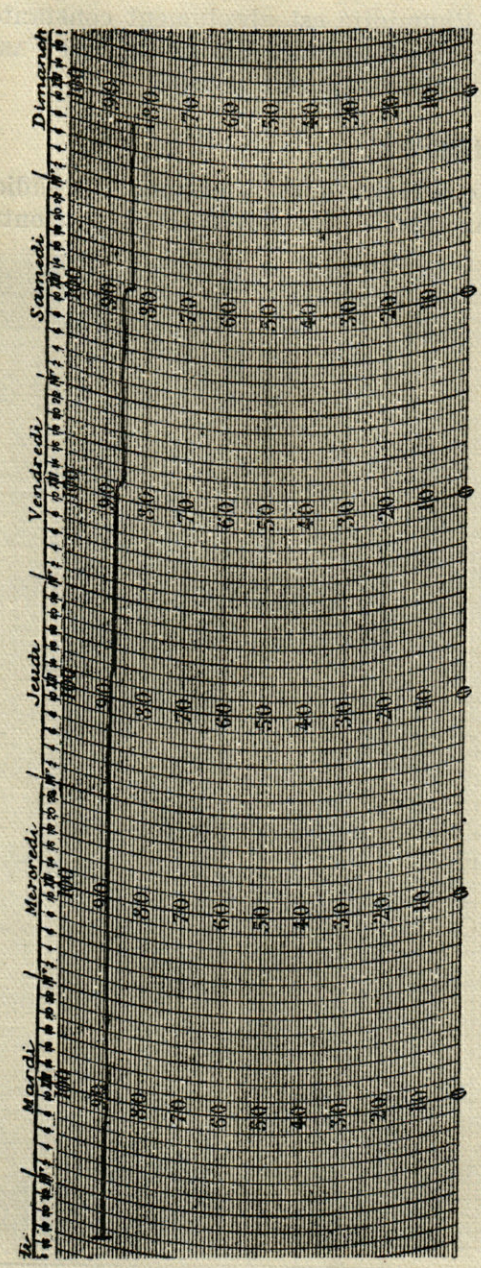


Fig. 28. — Hygrométrie au sol en sous-bois. Le Banco (Côte d'Ivoire), semaine du 30 Juillet au 5 Août 1945.

Dans le sol l'humidité est absolument constante comme la température (fig. 29). Les observations de Von Faber (1915) à Tjibodas sont superposables aux nôtres.

3. ECLAIREMENT.

Pour la Côte d'Ivoire nous renvoyons aux indications données par Paulian (1947). Von Faber (1915) a montré qu'à Tji-

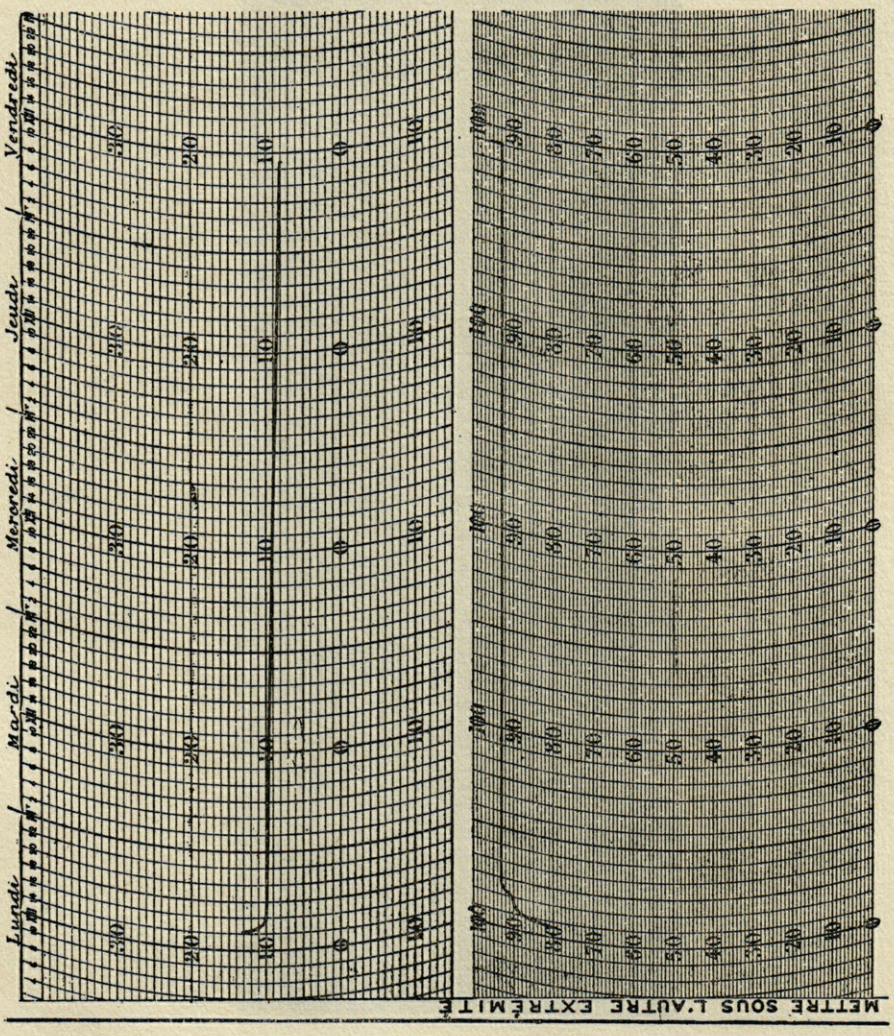


Fig. 29. — Température et hygrométrie à 1,20 m. de profondeur (avec 40 cm. de terre sur l'appareil), Le Banco (Côte d'Ivoire).

bodas, à 1 m. du sol, les variations de l'éclairement sont à peu près nulles en sous bois. A 5 m. elles varient dans de faibles proportions et ont une grande amplitude à 18 m. de hauteur.

CARTER (1933) a étudié l'illumination en forêt de Guyane au niveau du sol à l'aide d'une cellule photo-électrique de BERNHEIM.

Il trouve que l'illumination en forêt primaire est de 2 % à 0,5 % et que les valeurs de la lumière réfléchie varient de 0,8 % à 0,2 %. Ces données sont comparables à celles de BURKILL (1911) qui trouve dans les forêts de l'Himalaya une illumination minima de 1/400, de ALLEE (1927) qui donne pour la rain forest de Panama une valeur de 1/442, de DAVIS et RICHARDS (1933) en Guyane Anglaise qui trouvent une illumination entre 1,6 % et 0,55 %. CARTER trouve en Angleterre des illuminations de 1 % (SALISBURY 1916, ADAMSON 1921). L'étude de CARTER met également en évidence, en Guyane, la réduction de la lumière rouge en sous-bois. C'est là un phénomène intéressant dont l'importance écologique devra être étudiée plus en détail. Pour 9 mesures il trouve une réduction moyenne d'environ 20 % de la lumière rouge.

Des études sur la répartition des U.V. en forêt n'ont pas encore été entreprises.

CONCLUSIONS

La surface du sol possède un microclimat à variations bien tranchées de type continental. Dans le sol, au contraire, les variations thermiques et hygrométriques sont très atténuées, tant au cours de la journée qu'au cours des saisons. Par ailleurs ce microclimat est d'autant plus stable que l'horizon est plus profond. Sous les tropiques les sols de savanes sont relativement peu doués pour être peuplés, mais en forêt, au contraire, la stabilité au cours de l'année atteint son maximum en raison du grand développement de la végétation. Les horizons profonds du sol d'une forêt tropicale sont peu exposés et leur température n'est pas très élevée. Les analogies avec les forêts européennes sont très étroites, beaucoup plus étroites que celles que l'on peut constater entre microclimats d'autres biotopes tempérés ou tropicaux. Il ne faudra donc pas s'étonner de trouver une remarquable uniformité physionomique dans l'étude des peuplements des sols forestiers tempérés et tropicaux.

CHAPITRE VII

Le sol comme habitat

Texture du sol ..... p. 103
Humidité ..... p. 103
Température ..... p. 105
Oxygène et CO^2 ..... p. 105
Chimisme du sol ..... p. 106
Les débris végétaux ..... p. 107

AGAFONOFF définit le sol de la façon suivante : « Le sol est un corps créé par la rencontre de deux mondes : le monde minéral et le monde vivant. Ce dernier, par les processus biochimiques causés par la vie et la mort de tous ses organismes, avec l'aide des agents atmosphériques (les eaux atmosphériques, les variations de température, les vents, etc...), transforme la couche superficielle de la roche en ce corps nouveau qui est le sol. »

Le sol, tout entier né de l'activité de la microflore et de la microfaune, apparaît ainsi comme un tout vivant. BURGER (1922) compare avec juste raison le sol cultivé à « une masse inorganisée de matières premières, alors que le sol forestier naturel, avec son organisation définie et stable, est une maison dont la construction est achevée. » ROMELL (1930) ajoute : « Il est très généralement admis qu'un sol naturel, tout comme un organisme vivant doit être étudié comme un tout pour avoir une idée correcte de son comportement. »

L'étude de la microfaune constitue un objectif, intéressant en lui-même, qui ne sera peut-être pas inutile pour l'Agronomie et la Pédologie.

Au Biologiste, nous l'avons vu, le sol se présente com-

me le grand réservoir de vie dont sont parties de nombreuses vagues de peuplement et dans lequel se sont conservés bien des types archaïques.

Il est très remarquable (BUCKLE l'a déjà souligné en 1923) que l'immense majorité des animaux terrestres sont liés au sol pendant une période plus ou moins longue de leur existence (95 % selon BUCKLE). C'est le cas de beaucoup d'Insectes. C'est le cas de tous les Nématodes non aquatiques, des Crustacés, des Mollusques, etc...

Nous essaierons de préciser très grossièrement dans ce chapitre et le suivant les deux termes du complexe formé par le sol et sa microfaune. Pour atteindre ce but nous étudierons d'abord les possibilités qu'offre le sol en tant qu'habitat.

TEXTURE DU SOL

Pour que les animaux puissent vivre dans le sol, il est essentiel qu'il soit suffisamment aéré. L'aération est fonction de l'importance de ses espaces lacunaires. Quand les éléments organiques ou minéraux d'un sol ont des dimensions très irrégulières, la porosité est forte car le tassement est minimum. Dans un sable de texture uniforme le tassement est maximum. Alors qu'un sol ameubli aura une porosité de 60 %, un tel sol n'aura que 25 % environ.

Ce sont les plus grandes lacunes qui, d'après SEKERA (1943), favorisent l'aération du sol et permettent la respiration des petits organismes.

Mais la porosité seule ne suffit pas à assurer une ambiance favorable à la microfaune. Les sables à faible porosité seront souvent secs et de température irrégulière, les sols très fractionnés, comme les argiles, seront tellement tassés qu'ils s'opposeront à la pénétration des animaux.

Selon CAMERON (1913) les sols légers et à texture large sont les plus fréquentés par les Insectes du sol, toutes autres conditions égales d'ailleurs.

HUMIDITÉ

L'humidité est un puissant facteur de peuplement. Presque tous les groupes que l'on trouve dans le sol sont liés à un

fort pourcentage d'humidité. Par contre beaucoup d'espèces ne résistent pas à l'immersion et fuient de ce fait les sols sursaturés en eau libre. Le sol, par la régularité de son régime hydrique au cours du jour comme au cours de l'année, peut assurer la survie d'organismes à respiration cutanée qui auraient à souffrir de la moindre dessication (Collemboles, Pauropodes, Palpigrades, Oligochètes, etc...). Cette importance du facteur hydrique a été notée par WILLMANN (1928) pour les Acariens et par FORD (1938) pour les Collemboles.

Les animaux peuvent se protéger efficacement contre l'excédent ou le manque d'humidité en opérant dans le sol des migrations verticales jusqu'à un niveau convenable.

Pour JACOT (1936) l'activité des Oribates, et probablement de tous les microarthropodes du sol, est influencée principalement par l'humidité. Dans l'ensemble ils montent quand l'humidité est élevée et descendent quand elle est basse. La distribution de la faune n'est évidemment pas la même dans les sables que dans les glaises et les argiles, ceci tenant aux caractéristiques hygrométriques.

BUSNEL (1938) a fait remarquer que la profondeur d'enfouissement des larves de *Leptinotarsa decemlineata* Say varie entre 3 et 6 cm. lorsqu'il s'agit de sols meubles, d'origine granitique et moyennement humides. Elle atteint 8-12 cm. dans des sols analogues mais secs en surface et elle est réduite à 0,5 cm. dans les terres compactes et humides (argile), tandis qu'en sol très humide la nymphose peut se produire en surface. C'est donc une certaine humidité que la larve va rechercher dans le sol tout en évitant néanmoins les nappes d'eau.

Les animaux du sol peuvent, dans une certaine mesure, s'isoler du milieu extérieur si celui-ci n'est pas assez humide. Sous l'angle physiologique SCHAERFFENBERG (1946) a montré que les animaux qui vivent dans les sols secs (*Selastosomus aeneus, Corymbites pectinicornis, Limonius nigripes, Agriotes* sp., *Asilus* sp., *Melolontha* sp., *Anomala aenea, Thereva* sp.) sont entourés d'un milieu hypotonique et se gonflent beaucoup quand ils sont plongés pendant quelques jours dans l'eau. Les larves qui vivent au contraire dans les sols humides (*Corymbites sjaelandicus, Agriotes* sp., *Phyllopertha horticola,* Tipulides sp.) ne se gonflent pas ou à peine. L'eau n'est que légèrement hypotonique pour eux. Si l'on met certaines larves vivant normalement en sol humide (Elaterides par exemple) pendant quel-

ques semaines dans un sol sec, leur concentration vient s'aligner sur celle des animaux qui vivent normalement dans le milieu ambiant et elles gonflent quand elles sont plongées dans l'eau. Les animaux du sol sont donc poikilosmotiques.

Un sol salin est écologiquement sec, car l'eau disponible y est, en général, minime.

Température

La valeur absolue de la température dans le sol est certainement moins importante que sa relative stabilité. Les animaux qui vivent dans le sol ont en général un préférendum éloigné de leur maximum et de leur minimum. Signalons par exemple le cas des *Hypogastrura* que l'on trouve dans la litière. Ce sont des Collemboles de la zone tempérée froide. *Hypogastrura armata* Nic. résiste à + 35° et à — 11°6 ; ces températures ne sont pratiquement jamais rencontrées par lui, mais, comme tous les Collemboles, il a besoin, pour vivre et se reproduire, d'une grande uniformité thermique et d'une grande permanence hygrométrique.

Le sol, mauvais conducteur, est un excellent refuge biologique. Son inertie sous ce rapport fera de lui une cave en été et une serre en hiver. Il sera, de ce fait, le biotope de prédilection des animaux fragiles.

Aux variations éventuelles du facteur thermique dans le sol, les animaux réagiront par des migrations verticales. Blake (1926) a bien mis en évidence que le gel et le dégel ne portent pas préjudice aux populations de la litière et du sol car, au cours de l'hiver, la plupart des espèces migrent verticalement en fonction de la température, ce qui constitue une protection efficace.

Oxygène et CO^2

Dans les sols suffisamment poreux et à espaces nombreux, l'oxygène est en quantité suffisante pour assurer la vie de la microfaune. Mais le sol est également riche en CO^2. Dans la litière on constate, de plus, l'existence d'ammoniaque. Les animaux pénètrent d'autant plus profondément dans le sol qu'ils ont besoin de moins d'Oxygène et qu'ils craignent moins le CO^2.

KUPKA et SCHAERFFENBERG (1947) ont montré que les animaux qui vivent en profondeur dans le sol (*Melolontha* sp., *Selastosomus aeneus, Agriotes obscurus, Lacon murinus,* etc...) ont une grande résistance au CO^2 et ne consomment que peu d'oxygène. *Lumbricus terrestris* et *Eisenia foetida* (Oligochètes), dans les sols ouvragés, ont une position moyenne quant à leur respiration et à leur résistance à CO^2. Les *Enchytraeides* de la surface du sol consomment relativement beaucoup d'oxygène et sont peu résistants à CO^2. *Gryllotalpa vulgaris* a des exigences en CO^2 approchant à celles des Insectes épigés. Les larves de *Melolontha* et les Vers de terre s'opposent nettement aux animaux de la surface par une certaine indépendance vis-à-vis de l'oxygène.

Cependant, pour ADAMS, ce serait le manque d'oxygène après les fortes pluies qui feraient sortir les *Lumbricus,* parallèlement au dégagement intense de CO^2.

Il semble qu'un grand nombre d'Insectes puissent résister à de telles conditions par la fermeture de leurs stigmates.

Certains Oligochètes qui vivent dans des sédiments très pauvres en oxygène ont acquis une adaptation très spéciale pour assurer leur respiration. *Drilocrilus,* Glossoscolecide abondant au Chaco paraguayien et *Alma emini* Mich., de l'Afrique Orientale, région des Lacs, possèdent un sillon longitudinal externe sur la face dorsale de l'extrémité postérieure. Un tel caractère se retrouve chez beaucoup de Glossoscolecidae, mais BEADLE (1932, 1933) et CARTER et BEADLE (1931) ont montré que chez ces espèces l'épithelium du sillon est fortement vascularisé et que l'ensemble présente toutes les caractéristiques histologiques d'une surface respiratoire. L'animal vient respirer à la surface en sortant la partie postérieure de son corps.

CHIMISME DU SOL

Les caractères chimiques des sols ne sont pas encore suffisamment connus pour que l'on sache quelle est leur influence exacte sur la microfaune.

WILLIAMS (1942) constate, en rain forest de la Canal Zone de Panama, que les densités de populations de certains échan-

tillons de sol n'accusent aucun parallèlisme avec les analyses chimiques de ces échantillons. Seul le pH semble influer sur la population totale, un pH neutre correspondant à une population dense.

Mac Lagen (1933) a montré que les Oligochètes et les Gastéropodes du sol sont liés à des valeurs du pH oscillant entre 6 à 7 et 7 à 8, respectivement. Pour les Collemboles du sol et de la surface (*Sminthurus viridis*), il trouve que l'optimum du pH est aux environs de 6,3 et que des valeurs inférieures à 6 ou supérieures à 7 inhibent la croissance, arrêtent la ponte et que la population diminue. De tels résultats ne sont certainement pas aussi absolus que le voudrait leur auteur.

Il n'en subsiste pas moins qu'il est fort probable que les mêmes synusies ne sont pas liées à des valeurs différentes de pH. L'étude de cette liaison éventuelle n'est pas encore assez avancée pour que l'on puisse rien affirmer de certain.

Les débris végétaux

Les débris végétaux constituent la matière énergétique fondamentale du sol. Le *solum* superficiel qui, seul, est la partie vivante du sol, est entièrement dépendant de l'apport continuel ou périodique de débris végétaux.

Le pourcentage de l'Azote, du Carbone, ainsi que leur quotient C/N sont au maximum en surface, de même que celui des combinaisons assimilables de l'Azote.

Sous les climats tempérés, la chute des feuilles est essentiellement saisonnière et la microfaune aura, de ce fait, une période de latence en saison sèche. La majorité des espèces se maintiendront néanmoins mais il y aura diminution du nombre des individus de toutes les espèces, avec accentuation du phénomène pour les plus hygrophiles d'entre elles.

En pays tropicaux la température élevée et l'humidité forte, jointes à un approvisionnement continu en matières végétales, dans la forêt ombrophile tout au moins, créent des conditions particulières.

L'humus forestier de la forêt ombrophile, et de la forêt secondaire, est peu développé. Le taux de l'hygroscopicité est faible, le pH est très uniforme. La matière minérale est très

rapidement détruite ainsi que la matière humique. Celle-ci est, de plus, entraînée très rapidement en profondeur par le lessivage.

⁂

En définitive l'importance de la microfaune sera surtout influencée par la quantité et la communication des espaces aérés du sol, par l'abondance de la matière nutritive et la stabilité microclimatique. Cette dernière joue à l'égard de la microfaune du sol le rôle le plus important. Toute variation oblige l'edaphon à se protéger par migration ou à périr sur place.

CHAPITRE VIII

La Microfaune dans la vie du sol

I. *Influence de la microfaune sur le sol*..... p. 109
Fractionnement des débris végétaux ..... p. 109
Humification ..... p. 110
Aération et transports dans le sol ..... p. 110
Agglomération ..... p. 112
II. *Les facteurs biotiques dans le sol*..... p. 113

I. INFLUENCE DE LA MICROFAUNE SUR LE SOL

FRACTIONNEMENT DES DEBRIS VEGETAUX. — Les niveaux supérieurs de la litière sont le champ d'action presque exclusif des Champignons, des Collemboles et des Acariens Oribates.

Les Collemboles et les Acariens jouent un rôle primordial dans le fractionnement des débris végétaux qui tombent sur le sol. Ce sont eux qui enlèvent les premières assises cellulaires des feuilles et les rendent ainsi vulnérables à l'action bactérienne. Il n'est que d'analyser leur *feces* pour constater, avec FORSSLUND, combien leur action est efficace.

Mais, si ce rôle mécanique est important, il faut constater que l'on a totalement négligé le côté chimique du problème. Aucun effort n'a été fait, à ma connaissance, pour analyser les *feces* et doser le rôle exact des diverses catégories de la microfaune dans l'élaboration du complexe humique (à l'exception toutefois de FORSSLUND, 1944).

JACOT (1939) a montré que les Oribates des familles *Nothridae* (*Adoristes ovatus*) et *Hoplodermatidae* (*Hoplophorella thoreaui* spécialement) jouent aux Etats-Unis un rôle important dans l'émiettement et la pulvérisation des aiguilles de pins et débris végétaux.

STRICKLAND (1945) constate à Trinidad (British West Indies) l'abondance d'Acariens appartenant aux mêmes familles et à quelques familles voisines, liée, selon lui, au grand développement des radicelles dans les forêts primaires des Antilles.

Dans les forêts correspondantes de Côte d'Ivoire, j'ai eu également l'occasion de constater la grande abondance des Oribates *Galumnidae* qui sont assez proches des *Nothridae*.

HUMIFICATION. — Le rôle de la microfaune en ce qui concerne l'humification n'est pas encore bien connu. Dans un beau travail, FRANZ (1944) apporte quelques données intéressantes. Ses études ont porté sur l'engrais de Cheval. Toutes ses analyses ont montré que la décomposition se faisait dans de bien meilleures conditions et beaucoup plus rapidement en présence de la microfaune que par le seul jeu de l'action microbienne.

SPRINGER et LEHNER (1941) ont montré que par l'adjonction de produits ammoniacaux en l'absence de la microfaune, on n'obtient qu'une humification très lente et très incomplète de la paille et de l'engrais. Et ces auteurs sont arrivés à la conclusion pratique qu'il est important d'accroître l'activité des petits organismes pour la formation des engrais biologiques.

Il apparaît donc que la microfaune non seulement facilite l'action microbienne par le morcellement mécanique qu'elle opère, mais joue également un rôle actif dans les processus d'humification.

AERATION ET TRANSPORTS DANS LE SOL. — De nombreux auteurs ont déjà insisté sur le rôle des Oligochètes qui aèrent et retournent le sol (DARWIN 1890, BORNEBUSCH 1930, 1940, BRANNER 1912, TAYLOR 1928) et favorisent ainsi la poussée des plantes, en particulier des arbres (BORNEBUSCH 1930, EATON et CHANDLER 1942, GREEN et REYNARD 1937, HILGARD 1930, VARGA 1937, WAKSMAN 1932).

Les chiffres cités par DARWIN sont restés classiques. Les Oligochètes peuvent remuer chaque année 40 à 70 tonnes de terre par *acre* (40 ares).

Les tunnels qu'ils creusent sont assez faciles à reconnaître : ils sont réguliers et cannelés. Ils servent de voie de pénétration dans le sol à des micro-arthropodes comme les Collemboles et les Oribates. C'est ainsi que j'ai trouvé à 1 m. 50 de profondeur *Pseudosinella alba* Pck. et *Lepidocyrtus cyaneus* Nic. en Bretagne. Les galeries d'Oligochètes sont souvent envahies par des hyphes de champignons (JACOT 1936).

Les Fourmis ont un rôle appréciable dans le travail du sol. Dans certains cas elles pourraient accumuler à la surface un centimètre d'épaisseur de terre nouvelle chaque année (SHALER 1891), ce qui ferait environ 30 tonnes par acre.

Près des terriers de Rongeurs (TAYLOR 1928) et des nids de Fourmis (BRANNER 1912) on a observé un net enrichissement en sels minéraux (Ca, Mg, CO_3, NO_3, etc...).

Par ces terriers et tunnels la microfaune arrive à pénétrer en profondeur et des Araignées, Acariens, Collemboles, Psoques, Coléoptères et Diptères de la surface seront trouvés jusqu'à 90 cm. de profondeur (MOTTER 1898). Leurs défécations viendront enrichir les horizons profonds. La pluie elle-même entraînera dans ces multiples canaux les produits de l'activité des animaux de surface. Il en résultera un énorme brassage de matières, un enrichissement incontestable des horizons profonds et une homogénéisation importante.

Les racines mortes participent à ce même travail. Pour STEHLÉ (1935) elles jouent un rôle spécial dans l'élaboration du sol forestier : « En même temps que l'humus elles forment, en pourrissant, des trous d'aération et des lacunes ou des canaux de circulation de l'eau ; la faune variée, microbienne et autre, qui vit dans le sol forestier accentue encore cette action dont les résultats sur la végétation sont comparables à ceux d'un labour en culture. »

Signalons encore que beaucoup d'animaux de la litière ou des biotopes libres utilisent le sol à un moment ou à l'autre de leur existence. Des Chenilles, des Coléoptères, etc... viennent s'y nymphoser. Certains Diplopodes pénètrent dans le sol pour y effectuer leur mue. Le cycle d'intermue se termine par une

phase géotropique. L'animal creuse un couloir descendant (fig. 30) et se façonne une loge horizontale dans laquelle il s'enroule pour effectuer son exuviation.

Tous ces animaux qui taraudent le sol ne tardent pas à mourir dès que leur route est coupée. La brusque diminution

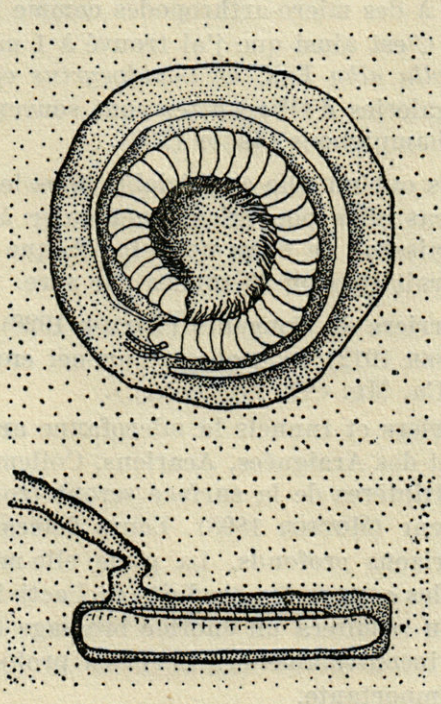


Fig. 3o. — Schéma d'un Diplopode dans sa loge d'exuviation dans le sol.

de peuplement qui suit toute opération culturale d'un sol (charrue, tracteur, herse, etc...) est due à la destruction de l'espace vital d'une quantité de petits organismes.

AGGLOMERATION. — Jusqu'à maintenant l'étude de la faune du sol est trop peu avancée pour que l'on puisse avoir une idée très nette du mode d'action des divers organismes. Tandis que l'étude des bactéries et des champignons a permis de mettre en évidence leur rôle dans la conservation de la structure grumeleuse des sols par une véritable cimentation des particules, le rôle des diverses espèces dans le métabolisme général du sol est mal élucidé. Il faudrait, selon JACOT (1932),

prendre pour premier objectif l'étude de la fonction biologique de chaque catégorie du peuplement (Les stades immatures ont d'ailleurs un rôle primordial en raison de leur nombre et de leur petite taille qui facilite leur pénétration).

En mangeant les débris, les animaux du sol ont une action très efficace, primordiale, sur l'agglomération. Leurs fèces sont bien reconnaissables et varient de taille et de forme d'une espèce à l'autre. L'horizon humifère doit à ces fèces sa structure granuleuse. Les plus gros appartiennent aux Oligochètes, les plus petits aux Acariens et aux Collemboles, les moyens aux Myriapodes et aux Oniscoïdes principalement. Cette portion coprogène de l'humus pourra dans certains cas, devenir très importante (humus coprogène de FREI) et donnera un aspect particulier à l'horizon humifère.

II. LES FACTEURS BIOTIQUES DANS LE SOL

A côté des espèces dont le rôle est directement métabolique (utilisation des débris végétaux dans la chaîne d'humification) il en est d'autres dont le rôle est antagoniste, effectuant ainsi un véritable freinage de l'humification.

Nous ne considérons ici que les interactions entre éléments liés écologiquement au sol et n'ayant subi aucune séclusion éthologique. Les Fourmis et les Termites dans leurs retraites, les Taupes et les Rongeurs dans leurs terriers, n'auront qu'une action lointaine sur le peuplement microfaunistique du sol. Les cortèges de leurs commensaux ne sont pas considérés par nous comme appartenant à la microfaune du sol.

Les divers contingents de la flore et de la faune du sol sont en état de liaison trophique, en équilibre instable. Pour ne parler que des éléments primordiaux, les bactéries et les champignons exploitent les débris végétaux.

Les Protistes exploitent le milieu et les bactéries.

Les Acariens exploitent le milieu, les bactéries, les champignons.

Les Collemboles exploitent tous les éléments précédents à l'exception des Acariens, mais principalement les débris végé-

taux et les champignons. Certaines espèces (*Megalothorax*) sont nettement bactériophages.

L'équilibre entre ces divers éléments est instable. Que les champignons viennent à augmenter et les bactéries diminueront, que les Collemboles viennent à proliférer, ce sera au désavantage des champignons et des bactéries. Il s'ensuit que la proportion entre ces divers éléments est toujours corollaire d'un certain état métabolique du sol et ceci est une légitimation de la méthode biocénotique. Par la seule analyse du peuplement on pourra dépister les phénomènes d'une ténuité telle qu'ils échapperaient à l'analyse physico-chimique.

Citons quelques-uns des antagonismes les plus typiques, les plus courants :

Les études de CUTLER, CRUMP et SANDON (1922) sur la micropopulation de Rothamsted ont montré que les variations du nombre des bactéries actives sont inverses de celles du nombre des amibes actives.

Certains Basidiomycètes (*Nematoctonus* Dreschsler) s'attaquent volontiers aux Nématodes du sol. Il existe même des champignons prédateurs de Nématodes : genres *Arthrobotrys, Harposporium, Blastotrichum, Sporotrichum* appartenant principalement à la famille des Hyphomycètes étudiés par DRECHSLER depuis quelques années. Ils se servent pour leur capture de filets et d'anneaux constricteurs parfaitement photographiés en action par J. COMMANDON et P. DE FONBRUNE.

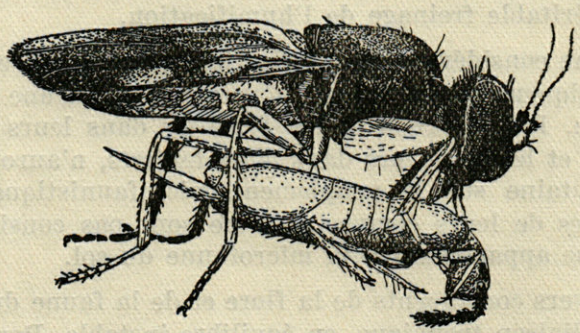


Fig. 31. — Un curieux Diptère Empidide, *Pseudostilpon Delamarei* Seguy, prédateur du Collembole *Lepidocyrtus lanuginosus* Gmel. (d'après DELAMARE DEBOUTTEVILLE 1950).

BOVIEN (1937) a observé que le Nématode *Neoaplectana bi-*

bionis Bov. est dévoré dans les cultures par les *Enchytraeidae*, les Collemboles (*Onychiurus armatus*) et les Acariens. Il n'est pas douteux que les Collemboles dévorent des Nématodes en assez grande quantité ainsi que j'ai pu m'en rendre compte par les analyses de contenus digestifs. Néanmoins ce n'est pas là leur régime normal. Ils s'attaquent de préférence aux champignons et aux bactéries.

J'ai observé récemment un connexe écologique du même ordre entre Diptère et Collembole. J'ai trouvé en effet à Banyuls (Pyr.-Orient.) un Empidide *Pseudostilpon Delamarei* Seguy (fig. 31), qui se nourrit du Collembole *Lepidocyrtus lanuginosus* Gmel.

Les prédateurs de Collemboles se recrutent principalement parmi les Pseudoscorpions (VACHON) et parmi les Araignées des genres *Xysticus, Linyphia, Erigone,* etc... Les Erigonides étant la principale famille à incriminer dans la destruction de ces animaux.

Les Collemboles sont fréquemment parasités par des Nématodes (IMMS 1906, FORD 1935, PHILLIPS 1946, DELAMARE DEBOUTTEVILLE et THÉODORIDÈS 1951).

En fait, si la microfaune dans son ensemble, collabore à l'édification du sol, il existe cependant de nombreux antagonismes entre ses éléments.

CHAPITRE IX

Rôle dynamique de la Microfaune dans les Associations naturelles

1. *La naissance d'un sol coprogène*..... p. 117
Les lithobiontes ..... p. 117
II. *Mort d'un sol par absence de la microfaune*.... p. 118
Le Bois des Rièges ..... p. 118

Après avoir brièvement passé en revue, dans les deux chapitres précédents, les caractères du sol en tant qu'habitat, et l'influence de la microfaune sur sa structure, il nous est possible d'aborder le rôle du peuplement dans les formations naturelles.

Nos études ayant porté sur les problèmes biocénotiques, il était naturel pour nous de tâcher de saisir et d'interpréter sur le vif quelques « expériences naturelles ».

Nous avons vu que les résidus organiques, surtout végétaux, servent de nourriture à la microfaune. Ils sont travaillés de façon très diverses selon le climat, la végétation locale, le type de sol, et la composition qualitative même de la microfaune. Ils seront d'autant plus rapidement décomposés que la microfaune en place sera plus adaptée à leur digestion et que l'équilibre entre les diverses fonctions écologiques imparties à la microfaune sera plus parfait.

Il faut en effet insister sur le fait que la richesse en espèces à éthologies différenciées n'est pas forcément la solution idéale.

Dans un biotope à facteurs physico-chimiques variés et instables, il y aura beaucoup d'espèces avec des éthologies très différentes les unes des autres, chaque espèce parvenant à se maintenir tant bien que mal. Dans les formations en climax, la division du travail sera au contraire assurée de façon beaucoup plus rigide, beaucoup plus efficace. Il ne subsistera plus qu'un petit nombre d'espèces à tâches écologiques nettement délimitées. On aura alors une microfaune harmonique stable.

Le travail de GRETSCHY (1948) sur les plantations de sapins en montagne calcaire d'Autriche, sur sol de rendzine, illustre très bien ce fait. L'auteur montre en effet qu'après abattage complet, la faune du sol de la nouvelle plantation de pins ne comprend, au début, qu'un petit nombre d'espèces auxquelles viennent s'ajouter progressivement de nouveaux contingents quand les conditions du biotope viennent à se diversifier pendant les premières années de croissance de la nouvelle formation végétale. Au bout de 12-13 ans les arbres sont devenus suffisamment grands pour que s'instaure le microclimat forestier. Dès lors les conditions de vie s'uniformisent et le nombre des espèces diminue rapidement (à l'exception cependant des Collemboles qui, selon GRETSCHY, restent relativement divers en raison de l'augmentation du nombre des champignons dont ils se nourrissent).

Dans la nature, le peuplement contribue donc à l'instauration d'une ambiance favorable à la plante mais sa composition qualitative change dans la mesure où la couverture végétale façonne un nouveau milieu entraînant l'évolution du sol.

I. LA NAISSANCE D'UN SOL COPROGÈNE

LES LITHOBIONTES

Le rôle de la microfaune dans l'élaboration du sol apparaît nettement quand on considère le mode de formation d'un sol sur un rocher nu.

Les pionniers lithobiontes ont été étudiés par FALGER (1922-1923). Les Cyanophycées, Protozoaires, Rotifères, Tardigrades s'installent sur le rocher et le travaillent aux périodes d'humidité. Ils constituent ainsi de premiers creux dans lesquels s'ins-

tallent les lichens et les mousses. Avec les mousses, les Nématodes commencent à jouer un rôle important. Les lichens sont peuplés d'animaux variés (j'ai observé ainsi les Collemboles *Entomobrya albocincta* Templ., *Uzelia setifera* Abs., *Anurophorus laricis* Nic., etc.) qui forment le premier humus coprogène (au sens de Frei). J'ai pu observer qu'ensuite, l'humidité étant mieux conservée à la surface de la roche, les graminées viennent se mélanger aux mousses, avec un certain nombre de plantes pétrophiles. Si la surface du rocher n'est pas inclinée, l'humus formé ne sera pas lessivé et pourra atteindre une épaisseur de plus en plus grande.

Les Oligochètes ne s'installent que lorsqu'une certaine stabilité microclimatique a pu s'instaurer. Ils intensifieront le mélange entre substances organiques et minérales, jouant ainsi un rôle primordial pour les successions futures.

II. MORT D'UN SOL

PAR ABSENCE DE LA MICROFAUNE

LE BOIS DES RIEGES

La vie d'un sol semble, en fait, être complètement liée à l'existence, à l'intérieur de ce sol, d'une microfaune organisée et relativement équilibrée, au moins dans les horizons supérieurs. Cela est facile à concevoir si l'on se souvient des interactions continuelles qui régissent l'équilibre entre microfaune et microflore. Que la microflore vienne à se développer exagérément, sans qu'il ne subsiste plus aucun ensemble antagoniste, et rapidement le sol sera tellement saturé en hyphes de champignons qu'il étouffera complètement. Nous l'avons vu, les principaux freins des champignons dans le sol sont les Acariens (surtout les Oribates) et les Collemboles qui sont, de beaucoup, les éléments les plus nombreux et les plus efficaces de la microfaune. Si, pour une raison quelconque, la microfaune vient à disparaître, le sol ne tarde pas à atteindre un stade de déséquilibre dont il semble difficile qu'il puisse sortir.

Ayant eu l'occasion de nous rendre en Camargue, en compagnie du Professeur G. Petit, nous avons pu visiter le Bois de Rièges (bois n° 3). Cette formation botanique, unique en

son genre, nous a offert un exemple particulièrement frappant, extrêmement schématique, d'un sol presque mort parce que presque dépourvu de microfaune. Les Bois des Rièges, situés en pleine Basse Camargue, contre l'étang du Vaccarès sont constitués par un peuplement en climax de Génévriers de Phénicie (*Juniperus phoenicea*). La plupart des Génévriers atteignent là des dimensions inusitées (troncs de plus de 30 cm. de diamètre) et doivent être, pour la plupart, multi-centenaires. Les Bois des Rièges constituent un lambeau résiduel d'une association qui a dû être autrefois assez répandue sur le pourtour de la Méditerranée. Ce qui frappe au premier abord, c'est l'absence de jeunes Génévriers dans cette formation très homogène. Il est certain que l'association ne se renouvelle plus quant à son essence maîtresse, tandis que, sur les bords et au cœur, par plaques, dans les endroits ensoleillés, les Asphodèles, *Rubus*, etc..., établissent des pelouses remarquables, qui tranchent nettement avec le sous-bois des *Juniperus*.

On est amené à rechercher la cause du non-renouvellement de cette association originale. En effectuant une coupe, en sous-bois dense, on constate que le sol est constitué de la façon suivante :

1° 10 cm. d'épaisseur de débris de Génévriers à peine décomposés, bruns, organisés en litière anarchique, de tassement à peu près égal en surface et en profondeur ;

2° Sous cet horizon une couche blanche, pulvérulente ou finement pruineuse, constituée par du mycélium et des spores de champignons variés. Cette couche blanche peut atteindre 1 cm. d'épaisseur. Elle est absolument continue ;

3° En-dessous des débris végétaux beaucoup plus fractionnés, de l'ordre du mm., dans les centimètres supérieurs ;

4° Au fond, un sable, d'origine contestée, peut-être éolienne, où Mme Ravazet-Duboul a trouvé quelques Foraminifères.

L'absence presque totale de microfaune, tant en surface qu'en profondeur, est déjà manifeste sur le terrain. J'ai étudié des échantillons au laboratoire, qui ont confirmé cette impression en donnant les résultats suivants :

1° Horizon superficiel ou litière, pour 1 dm3

MOLLUSQUES : Gasteropodes :

Helicidae : Cochlicella conoidea Drap ..... 6 ex.
Espèce xérophile, tout le littoral méditerranéen.
Helicella sp. ..... 26 ex.

Valloniidae : Vallonia costata Muller ..... 6 ex.
Forme xérophile. Jura (1.100 m.). Alpes (1.800 m.). Toute la France. Corse. Espèce circumboréale abondante dans les formations quaternaires.

Zonitidae : Euconulus callopisticus Bourguignat ..... 13 ex.
Espèce méridionale, se rencontrant dans les alluvions des fleuves et des rivières.

MYRIAPODES : Diplopodes :

Cylindroiulus sp. jeunes ..... 8 ex.

Symphyles :

Scolopendrella immaculata Newp. ..... 1 ex.
Abondante dans toute la France.

ARACHNIDES : Aranéides : I jeune Lycoside indéterminable.. 1 ex.

Acariens : Oribatides :

Oribates pusillus Berl. ..... 1 ex.
Espèce connue en Italie.

Holophora globosa Koch. ..... 1 ex.
Sicile (Berlese).

Holophora magna Nic. ..... 1 ex.

Thrombidiformes : *Erythraeus* sp. ..... 4 ex.

INSECTES :

Collemboles : *Xenylla maritima* Tullberg. ..... 12 ex.
Anurophorus laricis Nic. ..... 1 ex.
Subisotoma Petiti Delamare (fig. 32) .... 6 ex.
Isotoma pontica Stach. (fig. 33) ..... 6 ex.

Diptères : Larve indéterminable ..... 1 ex.

2° Horizon profond, sous le mycélium, pour 1 dm3

MYRIAPODES : Symphyles : *Scolopendrella immaculata* Newp. ..... 3 ex.

Un fait est frappant dès le premier abord. Il n'existe dans ce sol que, soit des éléments universellement distribués dans tous les biotopes de la France et échappant, de ce seul fait, à tout raisonnement d'ordre biocénotique (*Scolopendrella imma-*

culata Newp. *Anurophorus laricis* Nic.) soit des éléments venant du voisinage (*Xenylla maritima*, abondant dans la sansouire), soit des éléments importés par les alluvions (cas de

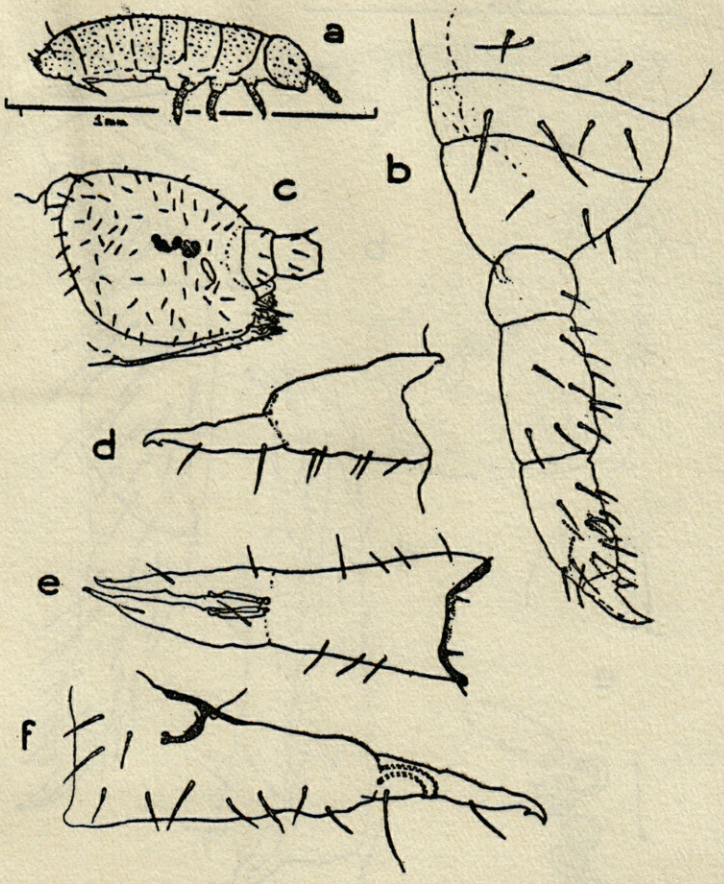


Fig. 32. — Un Isotomidae euédaphique, *Subisotoma Petiti* Delamare, du Bois des Rièges. a, habitus. — b, patte. — c, tête. — d, e, f, furca.

certains Mollusques), soit des éléments manifestement résiduels d'une ancienne synusie aujourd'hui en voie d'extinction.

A ce dernier contingent appartiennent :

Oribates pusillus Berlese, connu d'Italie.

Subisotoma Petiti Delamare, espèce nouvelle apparentée à *S. angularis*

Axels. et de destinée nettement forestière. *S. angularis* est une espèce reléguée actuellement dans les forêts européennes principalement de type nordique ou montagnard.

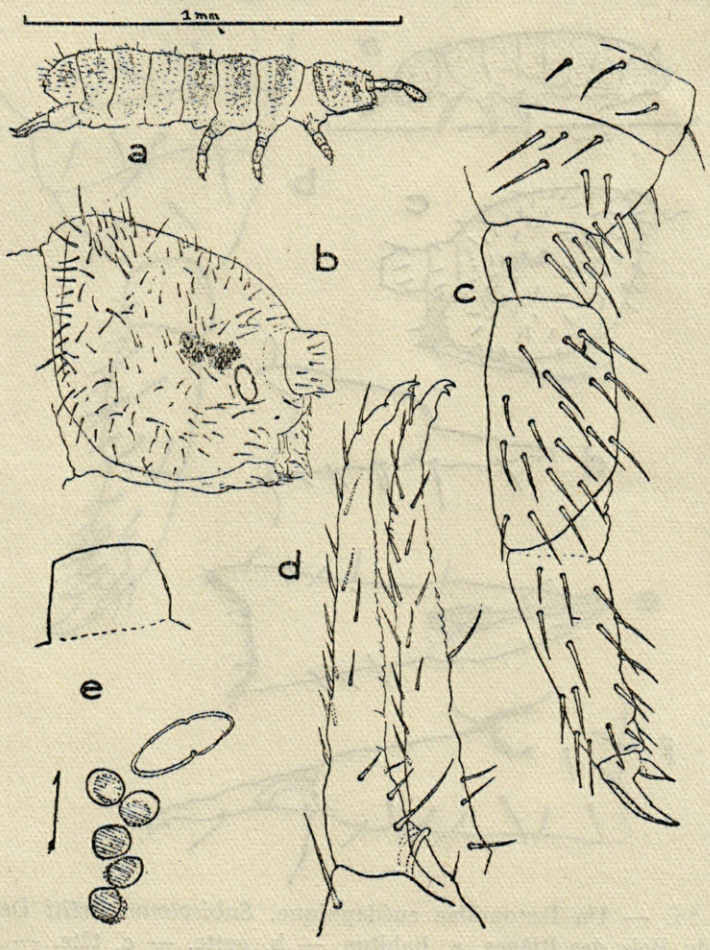


Fig. 33. — Un Isotomidae euédaphique, *Isotomina pontica* Stach. ; a, habitus. — b, tête. — c, patte. — d, dentes. — e, tache oculaire.

Isotomina pontica Stach, espèce nouvelle pour la faune de France, connue seulement jusqu'à ce jour de Hongrie et du Caucase, apparentée à une espèce trouvée une fois par Börner en Italie (Genua) et jamais retrouvée depuis.

Ces deux dernières espèces semblent incontestablement mettre sur la piste d'une ancienne formation à destinée à la fois

forestière et méditerranéenne. L'originalité systématique de ces deux éléments indique suffisamment que de telles synusies ne sont plus guère fréquentes aujourd'hui.

Cette microfaune peut être considérée comme réellement pauvre si l'on songe que, même à la saison la plus défavorable, le peuplement d'un volume identique de sol forestier comprend beaucoup plus d'individus répartis en un grand nombre d'espèces.

Cette absence de microfaune a complètement rompu l'équilibre dynamique de la formation. Pas de mécanisme antagoniste, d'où accroissement maximal de la microflore et *constitution d'un horizon mycélien qui n'existe jamais sous une forme aussi tranchée dans un sol sain.* A chaque période humide favorable à la germination des graines, la microflore repart rapidement à la conquête du sol tout entier, tant vers le haut que vers le bas, d'où étouffement rapide des jeunes plantules. Il est particulièrement instructif à ce sujet de constater que les coquilles de Mollusques Gastropodes certainement amenées par le vent, sont couvertes par des cheminements nombreux d'hyphes desséchés. Toutes les graines récoltées étaient également couvertes de champignons. Il semble naturel de penser que ce sont de tels faits qui empêchent le renouvellement continu de la formation botanique.

Reste à expliquer l'absence aux Rièges d'une microfaune normalement équilibrée dans le sol. C'est là que réside la difficulté car, s'il est aisé de montrer le parallélisme entre l'absence de la microfaune et l'incroyable pullulation microfloristique, il est plus compliqué de saisir les causes historiques de cet état de choses.

Les Rièges sont une enclave en climax de Gymnospermes à l'intérieur d'une enclave halophile plus vaste, elle-même incluse, topographiquement, dans la série du Chêne vert. Sous un autre angle, il est également vrai qu'ils constituent un îlot résiduel, transplanté d'ailleurs, d'une formation méditerranéenne fort ancienne.

Pour Tallon (1931) : « La Juniperaie des Rièges est l'exemplaire actuellement unique en France d'une association correspondant aux caractères stationnels édaphiques et topographiques suivants : sol sablonneux vallonné, fixé, superposé à des marnes salées à niveau hydrostatique salé, pas très profond, surmonté d'un niveau d'eau presque douce, dans une ambiance générale marine. »

Et l'auteur ajoute plus loin : « Doit-on aller plus loin dans l'interprétation de la Juniperaie et considérer qu'elle serait le vestige d'une association climatique correspondant à un climax peut-être aboli, s'étendant à une zone beaucoup plus vaste même en dehors des sols sablonneux, n'ayant pu se maintenir dans le climat naturel en certains cas et échapper à la concurrence que grâce à des conditions édaphiques spéciales ? »

Les Génévriers sont-ils venus s'installer en Camargue sans la microfaune qui doit normalement les accompagner ? Il faudrait, pour le savoir, étudier en d'autres lieux le sol du *Juniperetum*.

Le fait que les Genévriers aient réussi à prospérer en Camargue pour y atteindre à un parfait état de développement semble prouver qu'il existait jadis une microfaune suffisante, aujourd'hui disparue. Peut-être, et c'est la solution la plus probable, le sol où les jeunes Genévriers se sont implantés a-t-il été peuplé par des synusies microfaunistiques dépendant historiquement et spatialement des régions avoisinantes, appartenant par exemple à la série du Chêne vert, au *Phylliretum* ou à quelque autre association voisine. En ce cas ces synusies auraient collaboré à l'édification du *Juniperetum* et n'auraient pas réussi à survivre en un microclimat trop sec, trop aéré qui est celui qu'entraîne la présence du Genévrier. Des microfaunes provisoires, allochtones, auraient permis l'établissement de la forêt de Genévriers puis la forêt organisée aurait tué la microfaune, incapable de se plier à son dynamisme.

Un fait est certain. Dans la sansouire directement voisine, aucun élément n'a pu participer à la confection de synusies propres à construire une ambiance forestière.

Le problème d'écologie dynamique demeure non résolu.

Les Bois des Rièges illustrent parfaitement, de façon absolument schématique, le cas d'un sol mort parce que dépourvu de microfaune, le cas d'une formation qui semble définitivement condamnée par suite d'une rupture profonde de l'équilibre biocénotique.

CHAPITRE X

Répartition Quantitative en Profondeur

Répartition quantitative en fonction de la profondeur ..... p. 126
Sols tempérés ..... p. 127
Sols tropicaux ..... p. 128
Comparaison des divers milieux étudiés ..... p. 129

On ne possède actuellement que peu de données permettant d'établir des comparaisons entre les microfaunes de régions différentes. Chaque travailleur a abouti à des données quantitatives irréductibles les unes aux autres, et cela est certainement dû non seulement à des raisons géographiques mais aussi à des raisons techniques.

Cependant un fait s'impose d'ores et déjà. Il apparaît nettement, même à l'échelle des régions tempérées et froides, qu'en se déplaçant de l'équateur vers le pôle, la diversité spécifique diminue au bénéfice du nombre des individus de chaque espèce tandis que le nombre total d'individus pour un même volume, est plus grand sous le climat tempéré et arctique que sous les tropiques.

Dans les régions arctiques, on constate très fréquemment un pullulement d'individus de quelques espèces seulement. J'ai pu m'en rendre compte, après HAMMER et HAARLOV, en observant les matériaux qui m'ont été rapportés du Groenland par DE LESSE de la mission P.E. VICTOR (C. DELAMARE et H. DE LESSE, Recherches sur le peuplement du sol au Groenland, *en préparation*).

Historique. — En Angleterre GLASGOW (1939), FORD (1935, 1938) et MORRIS (1930, 1922), en Autriche FRANZ (1945), en Suède AGRELL (1941), FORSSLUND (1944) et TRAGARDH (1938), en Islande TUXEN (1944), aux U.S.A. PEARSE, en Suisse GISIN (1943), pour ne citer que quelques-auteurs ont donné des indications sur la répartition de la microfaune en fonction de la profondeur.

REPARTITION QUANTITATIVE EN FONCTION DE LA PROFONDEUR

La faune du sol ne s'enfonce pas très profondément. Seuls les vers de terre et les animaux qui peuvent suivre leurs galeries pénètrent jusqu'à plusieurs mètres de profondeur. L'immense majorité du peuplement est cantonnée dans les 20 cm. superficiels.

MORRIS (1922) a constaté, dans les pâturage de l'Hertfordshire et du Cheshire, que, si de nombreux insectes se trouvent à une profondeur supérieure à 5 cm., il n'y en a pratiquement plus au delà de 15 cm. Pour lui, la profondeur à laquelle les insectes pénètrent dans le sol semble être sous la dépendance de quatre facteurs principaux :

1° Profondeur à laquelle leur nourriture spécifique se rencontre ;

2° Aération ;

3° Humidité ;

4° Température.

Il est démontré que, dans les pâturages permanents, ces quatre facteurs réunis tendent à cantonner les insectes dans les couches superficielles.

Dans les champs cultivés la diminution de la microfaune se fait moins rapidement jusqu'à la limite de pénétration du soc de la charrue, le labourage entraînant une meilleure aération du sol.

Beaucoup d'auteurs, par une généralisation excessive, n'hésitent pas à donner l'évaluation de la microfaune pour de grandes unités de surfaces comme l'acre, ou l'hectare, à partir de prélèvements effectués sur de toutes petites surfaces.

Si l'on tient compte de la grande diversité des microclimats locaux et de la juxtaposition kaléidoscopique des synusies, il semble tout à fait impossible de justifier une telle méthode. Au cours de mes recherches je me suis interdit de telles généralisations. Je citerai cependant ici les données de RUSSEL (1922) pour donner un *ordre de grandeur* des divers contingents du peuplement de grandes surfaces.

RUSSEL (1922) a fourni des chiffres classiques pour Rothamsted.

	Nombre par gr. de terre		Poids en kg. par hectare	
	Surface	Profondeur	Surface	Profondeur
Bactéries ..	45 millions	22,5 millions	56	28
Protozoaires				
Ciliés	1.000	100		
Amibes ..	280.000	150.000	358	190
Flagellés .	770.000	350.000	213	95
Algues	100.000		140	
Champign. .	1,5 million	700.000	1.000	896

MICRO-FAUNE	Nombre par hectare de terre		Poids approximatifs en kg. par hectare			
			Organismes vivants		Matière sèche	
	fumée	non fumée	F.	N.F.	F.	N.F.
Nématodes .	9.022.500	1.985.000	10,1	2,2	3,4	1,15
Myriapodes.	4.452.500	2.197.000	227,0	110,8	95,0	47,0
Insectes . ..	19.387.000	6.187.000	38,0	17,9	16,0	6,7
Oligochètes.	2.525.000	1.165.000	528,0	243,0	121,0	56,0

SOLS TEMPÉRÉS

Nous allons donner quelques indications sur le peuplement de divers sols tempérés afin de les comparer au peuplement des sols tropicaux.

Podzol en Bretagne. — J'ai étudié un profil podzolique dans le département du Finistère. Il s'agissait d'un pré découvert exposé au vent (20-X-45), (voir p. 44) à une centaine de mètres de la côte. La zone superficielle Ao de 2 cm. d'épaisseur possédait, pour 400 cc., un total de 378 habitants. L'horizon sous-jacent, de 4 cm. d'épaisseur, pour le même volume, était peuplé de 209 individus, tandis qu'à 30 cm. de profondeur, dans l'horizon suivant, il n'y avait, pour une prise égale, que 53 individus (presque tous étant des Symphyles et des Pauropodes).

Sol cultivé sur limon des plateaux. — Ce type de sol est fréquent dans la région parisienne en enclaves plus ou moins étendues. J'ai étudié un profil cultivé dans un jardin à Bourg-la-Reine, le 21-IV-46 (voir p. 45). L'horizon superficiel 0 à 5 cm. contient 119 individus pour 500 cc. L'horizon immédiatement inférieur (5 à 10 cm.), contient 49 individus pour le même volume. L'horizon inférieur (C.) est beaucoup plus pauvre : 15 individus pour le même volume à 30 cm. de profondeur.

On voit donc que la faune est moins riche que dans le podzol breton étudié. Il n'en est peut-être pas toujours ainsi.

Forêt de Marly. — J'ai étudié la Chênaie de la forêt de Marly. La litière, épaisse depuis l'automne jusqu'au printemps, atteint souvent 15 cm. La microfaune y est très abondante. Elle croît progressivement pour atteindre 100 individus pour 100 cc. à 3 cm. de profondeur et commence à diminuer rapidement à partir de 10 cm. A 35 cm. on ne trouve plus qu'une dizaine d'individus pour 100 cc.

Hêtraie en Bretagne. — La hêtraie de La Motte (Aber-Benoit, Finistère) possède une litière de 10 cm. d'épaisseur en automne. J'ai dénombré en moyenne 70 individus pour 100 cc. à 3 cm. de profondeur. Il n'y en a plus qu'une trentaine à 10 cm.

Sapinière au Mont-Dore (Puy-de-Dôme). — Dans le sol d'une sapinière de montagne, 1.100 m. d'altitude, en Juin 1947 (voir p. 47), l'horizon superficiel (Ao) de 1 cm. d'épaisseur contient 801 individus pour 500 cc. ; l'horizon situé juste au-dessous (AI) contient 671 individus pour le même volume, tandis que l'on trouve, dans l'horizon inférieur à 25 cm., 99 individus pour le même volume.

On peut noter, en passant, la richesse de ce peuplement.

Sols tropicaux

Forêt. — Mon séjour s'étant principalement écoulé en forêt, les données acquises sur le sol du sous-bois forestier serviront de base à cette étude. Il convient d'envisager deux cas selon que l'on se trouve en sous-bois élevé, à 8-10 m. au-dessus du niveau de l'eau ou au voisinage de celle-ci.

Sous-bois élevé. — Le profil qui me servira de base est

celui dont j'ai décrit les horizons plus haut (H. 12, voir p. 36). La couche correspondante à ce profil est reportée sur le graphique courbe I (1).

La faune cesse d'être constante entre 60 et 70 cm. de profondeur, c'est-à-dire au début de l'horizon C. La diminution du nombre d'animaux par unité de volume est progressive et relativement assez lente puisque l'on trouve encore quelques animaux jusqu'à 1 m. 50 (2).

Sous-bois en marigot. — Le profil dont je donne la courbe (H. 14) a été décrit p. 38. La construction de la courbe représentant la diminution quantitative des individus accuse une régression plus rapide qu'en sous-bois élevé. Le peuplement de surface est plus riche, mais à 10 cm. de profondeur la faune est déjà relativement peu nombreuse. Si nous la comparons à la courbe du sous-bois élevé (graphique fig. 34) courbe II. Ceci est dû à la plus grande humidité du profil, le niveau d'eau souterrain étant, ici, très proche.

Savane. — Je n'ai eu l'occasion d'étudier qu'un seul profil de savane, de façon très superficielle, aux environs de Bouaké (voir p. 41). La courbe joignant les points représentatifs des prélèvement effectués met en évidence plusieurs faits intéressants :

1° La microfaune est beaucoup moins importante dans le sol de savane qu'en forêt du Banco. Le maximum d'individus pour 100 cc. est de 3 environ vers 10 cm. de profondeur, contre 12 en forêt ;

2° La microfaune est nulle en surface et croît progressivement jusqu'à 10 cm. pour diminuer ensuite ;

3° La disparition, à peu près absolue, de la microfaune se fait vers 50 à 60 cm.

COMPARAISON DES DIVERS MILIEUX ETUDIES

Après avoir étudié les peuplements de diverses formations tempérées et tropicales, nous sommes en mesure de tenter des comparaisons, ce qui n'avait d'ailleurs jamais été fait.

---

(1) Sur les graphiques les nombres d'individus portés en abscisse correspondent à 100 cc. Les points sont placés aux niveaux moyens des prélèvements correspondants, les prélèvements ayant en général une épaisseur de 2 cm.

(2) Ainsi qu'à Madagascar comme l'attestent les prélèvements effectués à mon intention par R. PAULIAN.

Landes et forêts tempérées. — A la surface du sol la faune est plus pauvre en lieux découverts qu'en forêt, mais les fonctions écologiques sont plus diversifiées. Cela tient à ce qu'en prairie la strate herbacée est un tout fonctionnel où les différentes relations écologiques se trouvent condensées en un petit espace, tandis qu'en forêt, dont l'ensemble des strates peut être considéré également comme un tout dynamique, l'étalement de la végétation sur une grande hauteur, entraîne une spécialisation écologique de chacune des strates. BANKS (1907) avait déjà été frappé par ce fait.

MAC ATEE (1907) a trouvé qu'aux environs de Washington, la faune de surface est beaucoup plus abondante et plus variée en prairie qu'en forêt. Pour quatre pieds carrés il arrive, en lieux découverts, au total de 1.254 animaux contre 112 seulement en forêt, et en déduit qu'il y a ainsi 13.654.710 individus (*sic*) par acre en prairie, tandis qu'il n'y en a que 1.216.880 (*sic*) en forêt. Nous devons préciser cependant que MAC ATEE n'a pas porté son attention sur la microfaune de petite taille ainsi que l'indiquent les faibles quantités de Collemboles et d'Acariens qu'il signale.

En profondeur, dans les diverses stations que j'ai étudiées, la microfaune était toujours plus abondante en forêt qu'en terrain découvert. Ceci est principalement dû à la stabilité microclimatique de la litière caractérisée par une humidité en général élevée et une température constante. La litière en forêt de montagne (le Mont-Dore) m'a paru la plus riche. J'y ai trouvé 160 et 134 individus pour 100 cc. alors qu'il n'y en avait que 100 en forêt de Marly et 70 en hêtraie bretonne.

Forêts et savanes tropicales. — Dans les sols de savane (graphique fig. 34) privés de végétation en surface, les écarts thermiques et hygrométriques sont trop grands à la surface pour permettre l'existence d'une microfaune nombreuse. Dans la plupart des cas elle manque complètement. Puis le nombre des individus augmente progressivement pour atteindre son maximum vers 10 cm. de profondeur et décroître ensuite.

Dans les sols latéritiques le tassement considérable des particules, et la mauvaise aération qui en résulte, s'opposent à un peuplement nombreux. Il faut remarquer, avec DE CHETELAT (1938), que d'autres phénomènes concourent également à cet appauvrissement de la faune. Cet auteur insiste sur le fait que la grande pauvreté en humus des cuirasses latéritiques, leur durcissement en surface, le manque d'humidité durant la sai-

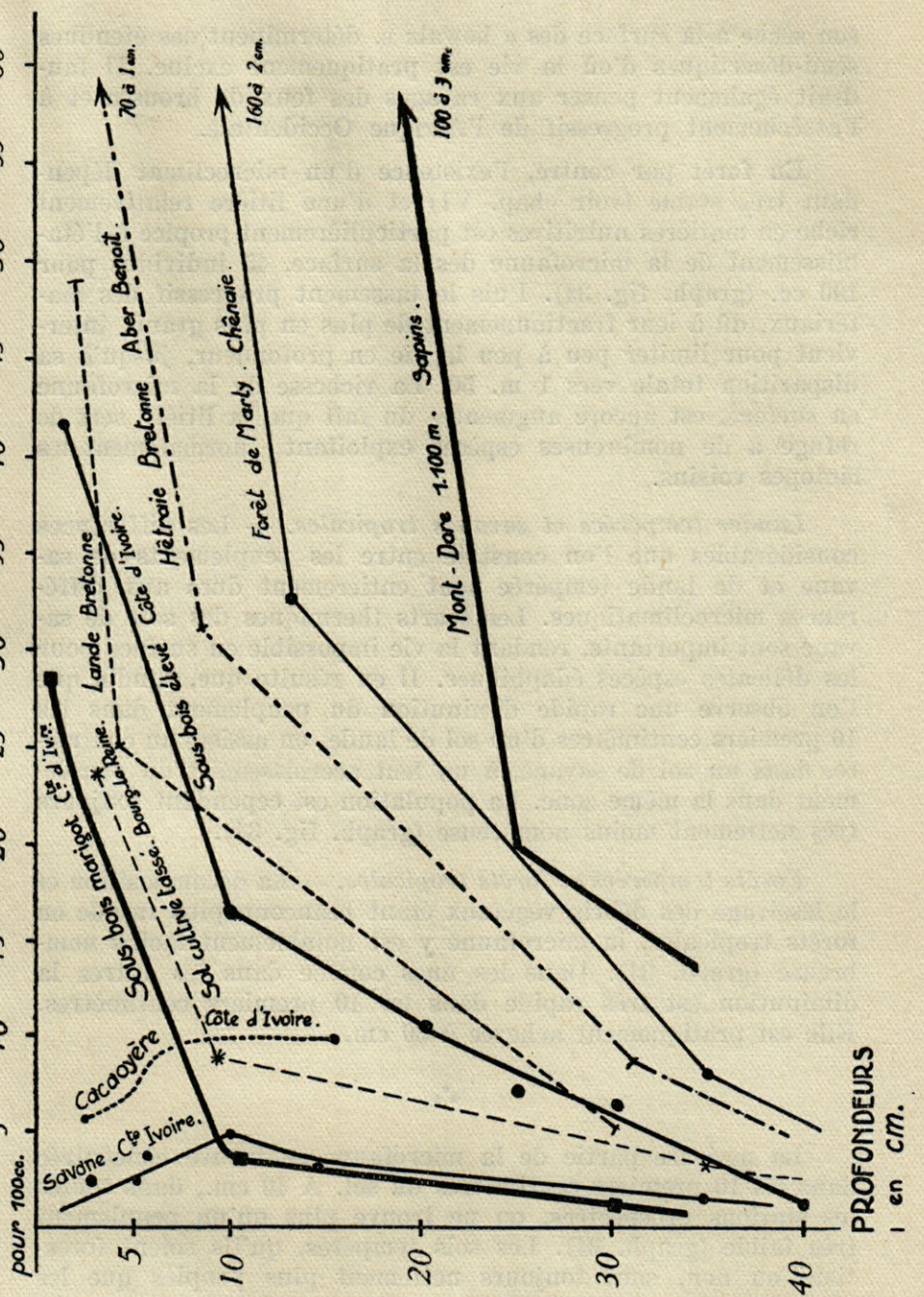


Fig. 34. — Répartition quantitative de la microfaune en fonction de la profondeur dans les différentes stations étudiées.

son sèche à la surface des « bowals », déterminent des étendues semi-désertiques d'où la vie est pratiquement exclue. Il faudrait également penser aux ravages des feux de brousse et à l'assèchement progressif de l'Afrique Occidentale.

En forêt par contre, l'existence d'un microclimat dépendant très stable (voir chap. VI) et d'une litière relativement riche en matières nutritives est particulièrement propice à l'établissement de la microfaune dès la surface, 45 individus pour 100 cc. (graph. fig. 34). Puis le tassement progressif des matériaux, dû à leur fractionnement de plus en plus grand, intervient pour limiter peu à peu la vie en profondeur, jusqu'à sa disparition totale vers 1 m. 50. La richesse de la microfaune en surface, est aucore augmentée du fait que la litière sert de refuge à de nombreuses espèces exploitant normalement les biotopes voisins.

Landes tempérées et savanes tropicales. — Les différences considérables que l'on constate entre les peuplements de savane et de lande tempérée sont entièrement dues aux différences microclimatiques. Les écarts thermiques des sols de savane sont importants, rendant la vie impossible en surface pour les délicates espèces édaphiques. Il en résulte que, tandis que l'on observe une rapide diminution du peuplement dans les 10 premiers centimètres d'un sol de lande, on assiste au contraire, dans un sol de savane, à un lent accroissement du peuplement dans la même zone. La population est cependant toujours très nettement moins nombreuse (graph. fig. 34).

Forêts tempérées et forêts tropicales. — La décomposition et le lessivage des débris végétaux étant beaucoup plus rapide en forêts tropicales, la microfaune y est notablement moins nombreuse (graph. 34). Dans les unes comme dans les autres la diminution est très rapide dans les 10 premiers centimètres. Elle est pratiquement achevée à 30 cm.

***

La majeure partie de la microfaune se trouve concentrée dans les 10 premiers centimètres du sol. A 40 cm., dans toutes les stations prospectées, on ne trouve plus qu'un peuplement très faible (graph. 34). Les sols tempérés, qu'ils soient forestiers ou non, sont toujours nettement plus peuplés que les sols tropicaux. Dans les milieux dont la surface est exposée

à de fortes variations microclimatiques (savane et sol de cacaoyère à litière sèche) le peuplement croit progressivement dans les premiers centimètres. En forêt, au contraire, la litière est peuplée de façon homogène et la microfaune ne commence à décroître rapidement que dans les premiers horizons terricoles.

Cette diminution rapide de la faune édaphique en profondeur est superposable à ce que PENNAK a observé pour les peuplements psammiques. BOURCART (1942) signale des faits analogues pour le peuplement de la vase.

CHAPITRE XI

Répartition Qualitative

Migrations verticales ..... p. 134
Déplacements horizontaux ..... p. 136
Analyse qualitative par groupes ..... p. 136
Répartition des espèces en profondeur ..... p. 139

Dans l'étude de la répartition qualitative de la microfaune en fonction de la profondeur il faut tenir compte des migrations verticales et des déplacements horizontaux, que j'ai pu mettre en évidence. Ce n'est qu'après avoir fait ces remarques préliminaires montrant que la répartition n'est pas rigide, que j'aborderai l'analyse qualitative elle-même.

MIGRATIONS VERTICALES. — Les animaux édaphiques se déplacent dans le sens vertical en fonction des variations microclimatiques pour atteindre le niveau où les conditions leur sont le plus favorables. Ces migrations sont analogues à celles du plancton mais elles sont beaucoup moins générales et de plus faibles amplitudes.

Il en existe après les fortes pluies, ou quand le niveau souterrain de l'eau monte. Il s'agira alors de migrations instantanées qui répondent à des modifications temporaires du milieu. Les déplacements des Oligochètes en fonction des variations hygrométriques sont bien connus. J'ai pu constater fréquemment qu'une précipitation abondante amène à la surface du sol un grand nombre de Collemboles de la litière et qu'une forte insolation sur un sol dénudé déclenche la descente passagère de la microfaune. Celle-ci remonte le soir quand le soleil descend. C'était le cas en particulier, pour un peuplement constitué par de jeunes *Isotoma viridis* Nic., des *Lepidocyrtus*

lanuginosus Gmel., des *Sminthurinus* sp. et des *Megalothorax minimus* Willem dans un champ labouré en bordure de l'Aber-Benoit (Finistère). Certaines espèces, au contraire, s'exposent volontiers au soleil. J'ai observé le cas sur une allée ensablée à Prat-ar-Coum en Lannilis (Finistère). Le peuplement du sable est constitué par *Isotomurus palustris* f. *maculata* Schäffer et par *Bourletiella hortensis* Fitch. Pendant les heures chaudes on observe aisément que tous les *Isotomurus* restent cantonnés dans les coins d'ombre, sous les grains de sable, tandis que les *Bourletiella* restent immobiles. Il y a donc opposition absolue de comportement, l'une des espèces descendant quand l'autre monte. *Denterosminthurus Lacazei* Denis a le même comportement que *Bourletiella hortensis* à Banyuls, dans le jardin du Laboratoire Arago.

Il existe aussi des migrations verticales en fonction du développement. En Côte d'Ivoire, les jeunes *Paronella Beguei* Delamare et *Lepidocyrtus Lamarcki* Delamare se trouvent fréquemment en profondeur, alors qu'ils sont presque uniquement cantonnés dans la litière au stade adulte.

Certains animaux sont précipités vers le sol par la pluie. Jacot (1932) a montré que c'est le cas pour un grand nombre d'Oribates arboricoles qui s'installent alors provisoirement sur place.

Les migrations peuvent être déclenchées par les changements saisonniers. Elles auront alors une certaine ampleur. Strickland (1947) signale à la Trinidad de telles migrations saisonnières. Elles sont essentiellement le fait des Collemboles et des Acariens, et sont déterminées par la diminution des précipitations atmosphériques pendant la saison sèche. Il y a 79 % de la microfaune dans la litière en Novembre, contre seulement 41 % en Février. Mais la litière, desséchée en saison sèche, est à son tour envahie par un fort contingent d'espèces corticoles qui ne s'y trouvent pas en saison humide.

Cole (1946) retrouve de telles migrations saisonnières dans l'Illinois. Les Acariens et les Collemboles fuient les conditions défavorables en s'enfonçant dans les canaux creusés par les animaux de plus grande taille. Pour Dowdy (1944) de tels déplacements sont essentiellement dûs aux variations de la température.

Pour obtenir des résultats corrects, il faudra donc prendre garde à ne pas effectuer les prélèvements microfaunistiques

dans des conditions anormales, par exemple après une forte pluie. Par ailleurs l'absence d'une espèce dans un horizon, à une saison donnée, ne prouve pas que l'espèce a disparu du sol. Elle peut avoir émigré vers un autre horizon.

DEPLACEMENTS HORIZONTAUX. — Les espèces de la microfaune se déplacent sur le sol à la recherche de leur nourriture.

Ces déplacements, essentiellement nocturnes, ont pu être mis en évidence par un artifice. J'ai observé à diverses reprises, au Banco, la surface d'une flaque d'eau formée sur un arbre mort couché et recouvert d'humus. Au matin du 9-VIII-45, j'ai capturé les espèces suivantes :

MYRIAPODES : Pauropodes :	*Allopauropus pachypus* Remy, 1 femelle adulte de 0,54 mm.	
ARACHNIDES : Acariens :	Thrombidiformes : *Rhagidia* sp.	1
INSECTES : Collemboles :	*Pseudachorutes* sp.	10
	Pseudachorutes sp.	5
	Heteromurus dubius Delamare ..	3
	Entomobrya	1
	Sminthurinus sp.	8
	Arrhopalites sp.	1

La surface, débarrassée de tous les animaux, a été visitée de nouveau le 10-VIII-45. J'ai trouvé alors les espèces suivantes :

MYRIAPODES : Pauropodes :	*Allopauropus pachypus* Remy	1
ARACHNIDES : Acariens :	quelques petites larves blanches de très petite taille.	
Araignées :	une espèce mangeant un Staphylin	1
INSECTES : Collemboles :	*Sminthurinus* sp. (la même espèce)	5
	Lepidocyrtus sp.	1
Coléoptères :	Hydrophilide voisin d'*Helochares*	1
Thysanoptères :	1 ex. marchant sur l'eau	1
Diptères :	nombreuses jeunes larves de Moustiques.	

Toutes ces espèces, hygrophiles et lucifuges, restent cachées dans le sol pendant la journée.

Il est certain que dans le sol, à l'abri de la lumière, de tels mouvements existent nuit et jour bien qu'on ne puisse pas les observer.

ANALYSE QUALITATIVE PAR GROUPES. — Les Col-

lemboles constituent le groupe dominant dans tous mes prélèvements. Ils sont toujours sensiblement plus nombreux que les Acariens. Les Acariens diminuent plus rapidement en profondeur que les Collemboles. Il faut d'ailleurs constater qu'en profondeur les Symphyles et Pauropodes sont plus nombreux proportionnellement qu'en surface. La faune étant par ailleurs peu nombreuse, ils peuvent atteindre un pourcentage élevé (fig. 35).

Dans un podzol breton nous avons trouvé :

Dans	l'horizon	A.	52	Acariens	300	Collemboles	4	Symphyles	0	Pauropode
»	»	B.	22	»	163	»	11	»	0	»
»	»	C.	0	»	9	»	15	»	30	»

Des proportions superposables se sont retrouvées dans tous les autres prélèvements du même facies.

Au Mont-Dore les chiffres sont analogues :

Horizon	A.	194	Acariens	550	Collemboles	1	Symphyle
»	B.	25	»	661	»	10	»
»	C.	6	»	91	»	2	»

On observe une diminution plus rapide des Acariens que des Collemboles, avec, corrélativement, tendance à l'augmentation des Symphyles, mais moins nettement que dans le cas précédent.

En Côte d'Ivoire les prélèvements énumérés plus haut (chap. IV) nous fournissent les chiffres suivants, corroborés par les analyses que j'ai pu faire par ailleurs.

Plateau forestier :

Horizon	A0	34	Acariens	175	Collemboles	1	Symphyle	1	Pauropode
»	A1	9	»	38	»	13	»	1	»
»	A2	0	»	32	»	0	»	2	»
»	B	0	»	4	»	4	»	3	»
»	C	1	»	1	»	0	»	0	»

Rivière :

Horizon	A0	48	Acariens	133	Collemboles	0	Symphyle	1	Pauropode
»	A1	9	»	20	»	7	»	1	»

Cacaoyère :

Horizon	A0	1	Acarien	25	Collemboles	0	Symphyle	0	Pauropode
»	A1	2	»	66	»	8	»	3	»

Savane :

Horizon	A0	1	Acarien	13	Collemboles	5	Symphyles	2	Pauropodes
»	A1	1	»	5	»	2	»	5	»
»	A2	2	»	6	»	1	»	4	»
»	B	4	»	15	»	4	»	2	»

Il est aisé de constater ainsi que, là encore, les Acariens diminuent plus rapidement que les Collemboles. Les Symphyles et les Pauropodes, qui ne se trouvent que par exemplaires

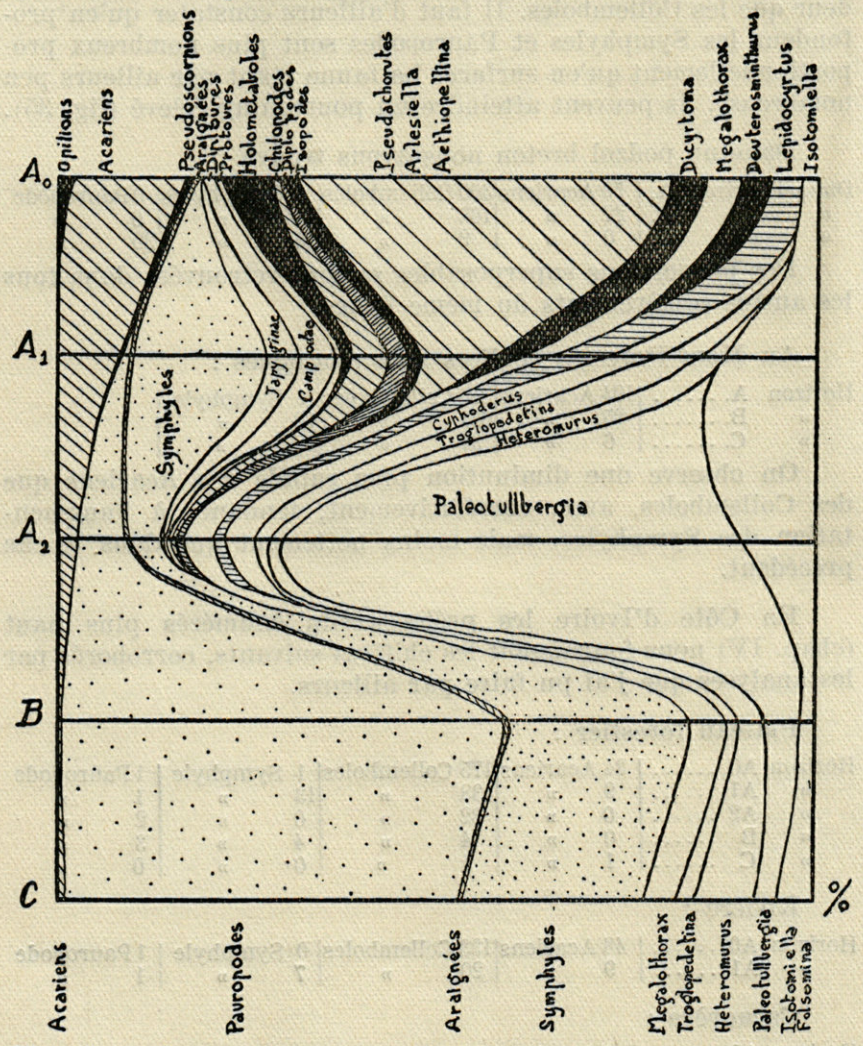


Fig. 35. — Pourcentages moyens des divers groupes en fonction de la profondeur, en sous-bois de Côte d'Ivoire (Le Banco).

isolés en surface, sont plus nombreux dans l'horizon A1, sans être cependant jamais abondants.

Il faut constater (graph. 35) que les Acariens se pren-

nent encore par individus isolés aux environs de 60 cm. de profondeur. Il s'agit, dans la majorité des cas, d'immatures qui ont suivi les canaux creusés par les Oligochètes ou les racines pourries.

Quand la litière est sèche, en Cacaoyère par exemple, l'ensemble de la microfaune y compris les Collemboles, est plus pauvre en surface que dans l'horizon directement sous-jacent. Encore les Collemboles sont-ils presque tous hémiédaphiques à tendances xérophiles; les Acariens, peu nombreux, sont presque tous des Oribates qui résistent relativement bien à la sécheresse.

En savane la microfaune semble plus uniformément répartie. Il y a de nombreux Acariens immatures en profondeur. Les Symphyles et les Pauropodes paraissent être abondants à tous les niveaux, mais il ne doit plus en être ainsi en saison sèche.

REPARTITION DES ESPECES EN PROFONDEUR. — En dépit des migrations verticales on peut dire que chaque espèce possède un horizon de prédilection. Elle s'y tiendra normalement si des circonstances catastrophiques n'interviennent pas.

En Bretagne les espèces qui vivent en surface sont principalement : *Lepidocyrtus lanuginosus* Gmel., *L. cyaneus, Bourletiella hortensis* Fitch., les *Orchesella,* les *Entomobrya.* Dans l'horizon sous-jacent on trouve les *Onychiurus,* les *Isotoma notabilis* Börn., *Isotoma viridis* Nic., *Tullbergia Duboscqi* Denis, *T. bipartita* Hands. Plus profondément encore les espèces fragiles apparaîssent avec *Folsomia, Tullbergia, Megalothorax, Anurida, Micranurida, Xenyllodes,* etc...

Les espèces indifférentes à la profondeur mais vivant de préférence dans les deux horizons sous-jacents à la litière sont : *Anurida granaria* Tullb., *Isotomiella minor* Sch., *Isotoma notabilis* Börn., *I. viridis* L. et *Megalothorax minimus* Willem. FRANZ (1945) arrive aux mêmes conclusions, pour les mêmes espèces, en Autriche.

En Côte d'Ivoire forestière les espèces de surface sont :

Campylothorax longicornis Schött, les *Paronella, Aphysa eburnea* n. sp., *Arlesiella* n. g., *Aethiopellina* n. g. Dans l'horizon sous-jacent on trouve principalement : *Troglopedetina* Delama-

re div. sp., *Cyphoderus* div. sp., *Serroderus* Delamare div. sp., *Lepidocyrtus* div. sp., *Dicranocentrus* div. sp., *Pseudachorutes* sp.

En profondeur les espèces caractéristiques sont :

Paleotullbergia primigenia Delamare, *Isotomiella, Folsomina onychiurina* D., *Oncopodura bidentata* Delamare, les *Heteromurus, Folsomides exiguus eburnea* Delamare.

Les espèces relativement indifférentes à la profondeur sont *Megalothorax minimus* Willem., *Isotomiella africana* (n. sp.), *Paronella Villiersi* (n. sp.).

On peut remarquer, et nous insisterons de nouveau à ce sujet dans le chapitre biogéographique, que, si les genres et les familles sont différents en surface, on trouve au contraire en profondeur des espèces et des genres très voisins de ceux de France.

Je n'ai malheureusement pas pu étudier les Acariens mais Forsslund (1944) a montré qu'en Suède la répartition des espèces dans le sol, en fonction de la profondeur, est extrêmement variable selon les espèces. *Phthiracarus piger* (Scop.) et *Adoristes ovatus* Koch ne se trouvent qu'en surface tandis que *Brachychthonius simplex* Forsslund, *Ceratozetes hesselmani* Forsslund et *Suctobelba acutidens* Forsslund préfèrent nettement les couches plus profondes du sol. *Oppia translamellata* Willm. se situe avec la même abondance dans tous les horizons et ne marque aucune prédilection pour aucun d'entre eux.

CHAPITRE XII

Facteurs qui dirigent les variations quantitatives et qualitatives de la Microfaune

I. *Mode d'action des variations de facteurs*..... p. 141

II. *Rôle de divers facteurs* ..... p. 142

1. *Action de l'humidité* ..... p. 142

2. *Action du vent* ..... p. 144

3. *Action de la température* ..... p. 145

4. *Effets de la dénudation du sol et des feux* .... p. 146

I. MODE D'ACTION DES VARIATIONS DE FACTEURS

Le but de ce chapitre étant d'analyser le mode d'action des facteurs du milieu sur les peuplements, il importe, avant tout, de faire quelques remarques préliminaires sur le mode d'action considéré sous l'angle purement biocénotique.

Les facteurs du milieu agissent selon la loi du tout ou rien ; à savoir qu'une espèce ne peut vivre dans un milieu que si les limites de variations de *tous* les facteurs de ce milieu sont compatibles avec sa physiologie propre. Qu'un seul des facteurs vienne à manquer ou à présenter des variations catastrophiques et l'espèce disparaîtra immédiatement du milieu envisagé. Elle ne pourra s'y réinstaller définitivement que si les aberrations cycliques viennent à disparaître, sans quoi elle ne pourra s'implanter que pendant les périodes intermédiaires de stabilité et cela d'une façon fort précaire.

De cette grande sensibilité des espèces aux variations catastrophiques, même temporaires, découle l'énorme importance de l'histoire dès qu'il s'agit d'expliquer la composition d'un peuplement naturel. L'histoire est, en biocénotique, la clé de tout et le seul moyen que nous ayions de comprendre ce qui se passe sous nos yeux dans l'instantané.

En fait, et cela découle directement de ce que nous venons de dire, les recherches sur la microfaune des divers milieux mettent toujours en évidence que des perturbations cycliques, même séparées par de longs intervalles, altèrent définitivement la composition des faunules. C'est ainsi que les recherches des écologistes scandinaves, confirmées à maintes reprises par nos propres observations, mettent en lumière que les peuplements se comportent vis-à-vis de l'humidité selon la loi de la continuité ou de la discontinuité écologique, et non selon l'opposition des caractéristiques : plus explicitement on peut dire que nous constatons non pas l'existence de peuplements de milieux humides et de peuplements de milieux secs, mais au contraire l'existence de peuplements de milieux toujours humides et de peuplements de milieux *parfois* secs.

Gunnar Thorson (1946) a parfaitement résumé les résultats des recherches de Jorgensen (1934), Hammer (1937, 1944) et Haarlov (1942) sur les microfaunes nordiques de la façon suivante :

« All biotopes, wether normally wet or dry, which are totally dried out for a shorter or longer part of the year, contain a microfauna fundamentally different from that found in such biotopes as are moist all the year round. Hence the characteristic animals will be the same in all plant communities found on soil wich as a « dry season », and will be others than those occuring in plant communities which grow in a constantly moist soil. The accompanying animals, however, vary from one plant community to the others and it is therefore always of value to examine as many plant communities as possible. »

II. ROLE DE DIVERS FACTEURS

1. Action de l'humidité. — J'ai étudié un cas où l'influence d'une série de jours de pluie a retenti profondément sur la composition qualitative d'un peuplement muscicole. La station prospectée à ce sujet fut le toit du Laboratoire de Roscoff. La

faible épaisseur du sol au-dessus d'un toit de ciment rendant impossible l'évacuation de l'eau faisait plus schématique l'action de l'humidité.

En 1944, une série de jours de pluies, en janvier, m'a permis d'assister à une perturbation profonde. Je donnerai pour comparaison les pourcentages qualitatifs du 16-II-1944, comparés à ceux du 21-I-1944 qui étaient assez symptômatiques du peuplement considéré (1).

	21-I-44	16-II-44
SUBISOTOMA ANGULARIS (Axels.)	**42** %	5 %
SMINTHURIDES PARVULUS n.f.	**8** %	1,25 %
Folsomia 4-oculata Tullb.	6 %	**25** %
Isotoma viridis Bourl.	4 %	4 %
Xenylla maritima Tullb.	4 %	
TETRACANTHELLA PEREZI (n.sp.) ...	1 %	1,25 %
Tullbergia bipartita Hds.	0,5 %	0,75 %
ISOTOMINA THERMOPHILA (Axels.) ..	1 %	**25** %
Isotomodes productus (Axels.)		5 %
Brachystomella parvula		7,5 %
ISOTOMA AGRELLI Delamare		5,25 %
Acariens	22,5 %	16 %
Divers	11 %	4 %

Le tableau précédent révèle les faits suivants :

1° *Les espèces spécifiquement caractéristiques* du biotope envisagé ont à peu près disparu. *Subisotoma angularis* et *Sminthurides parvulus* n.f. qui vivent entre les folioles de mousses, ont été mécaniquement chassées par l'accumulation d'eau et n'ont pas pu survivre ;

2° *Les espèces préférentielles : Isotoma viridis, Tetracanthella perezi, Tullbergia bipartita,* et les Acariens, n'ont pas été sensibles au changement des conditions ;

---

(1) Les espèces en majuscules sont caractéristiques du biotope et de la station étudiée. Elles sont nouvelles pour la faune de France. Le toit du Laboratoire de Roscoff en est l'unique station française actuellement connue. Ceci souligne hautement la grande originalité du milieu étudié. Malgré l'imperfection de nos connaissances faunistiques, on peut toutefois signaler que **Subisotoma angularis** (Axels.) et **Sminthurides parvulus** sont deux espèces nordiques. **Tetracanthella Perezi** Delamare est d'affinités boréo-alpines. **Isotoma thermophila** n'est connue jusqu'à ce jour que sous les climats tempérés et tempérés froids. J'ai cité plus haut une espèce de **Subisotoma, S. Petiti** Delamare, dans le sol du Bois des Rièges, en Camargue.

3° *Les espèces très hygrophiles,* ont trouvé des conditions particulièrement favorables à un accroissement en flèche : *Folsomia 4-oculata* et *Isotomina thermophila* sont dans ce cas ;

4° *Des espèces dulcaquicoles ou saproxylophiles hygrophiles* comme *Brachystomella parvula* et *Isotoma Agrelli* se sont installées dans ce milieu favorable ;

5° *Des espèces humicoles* en petit nombre sont apparues ou disparues sans que l'on puisse expliquer leur présence ou leur disparition : *Xenylla maritima, Isotomodes productus* f. *plurisetosa* D., quelques Acariens et divers Hémiptères Hétéroptères.

Ces faits mettent en évidence la sensibilité des peuplements aux moindres variations de milieu.

2. Rôle du vent. — Le vent arrive à arracher à divers biotopes des espèces de petite taille.

Sur des surfaces d'eau douce, en bordure du polder de l'Aber de Roscoff, un petit Collembole, le *Sminthurides Malmgreni,* arrive à être extrêmement abondant, principalement en automne avant les grandes tempêtes et au début du printemps.

J'ai observé fréquemment cette petite colonie pendant plusieurs années et j'ai pu constater, deux ans de suite, le phénomène suivant : une tempête survient au mois d'Octobre au moment où la colonie est en plein épanouissement quant au nombre d'individus (nombreux couples déambulants, jeunes et adultes). Après la tempête, on trouve encore, sur les bords des flaques opposés à la direction du vent, quelques individus chassés par le souffle et qui ont glissé, accrochés par capillarité à la surface grâce à leurs ergots et leurs griffes supérieures. La presque totalité de la colonie a été emportée.

La direction du vent étant tangentielle au sol, tout obstacle rencontré aura tendance à arrêter les animaux qu'il emporte. J'ai pu constater que les haies d'*Ulex* se trouvant de l'autre côté du polder fonctionnent comme des filets et que les petites cuvettes d'eau situées juste en-dessous (traces de bétail et de pas humains), habituellement désertées par les *Sminthurides* faute d'éclairement, se trouvent, au lendemain des tempêtes, couvertes de nombreux individus. Ceux-ci serviront de base au repeuplement de la surface du polder si une période assez longue de calme succède aux grands vents. Sinon, en raison du faible éclairement de ce nouveau biotope, ces accumu-

lations d'individus dépériront rapidement. Le repeuplement se fera au printemps par quelques rares femelles maintenues dans le biotope normal au hasard des creux et par les œufs pondus à la base des *Carex* à l'automne.

Il est évident que les Collemboles arrêtés par la haie d'*Ulex* ne sont qu'une minorité. Presque tous doivent passer au-dessus et être emportés par les courants ascendants jusqu'aux hautes altitudes où BERLAND a rencontré un *Bourletiella* (qui est un genre très proche).

L'appauvrissement en *Sminthurides* des mousses étudiées plus haut tient au même phénomène. Le *Sminthurides* en question se tient à la périphérie des touffes et est très actif, ce qui augmente ses chances d'être en contact avec le vent et arraché. Un vent fort et prolongé appauvrira le biotope en ce qui concerne cette espèce. Par contre les *Dicyrtomina minuta* (O. Fabr.) ou les petits *Megalothorax* et *Neelus,* qui se tiennent au contact du sol et bougent peu, auront moins de chances de souffrir de la tempête.

Pour se rendre compte de l'existence de cet arrachement il suffit d'enterrer un entonnoir de verre de façon que son axe soit, sous le vent, au niveau de l'axe longitudinal d'une touffe de mousse posée sur la terre. L'entonnoir est bouché par une soie à blutter fine. Les *Sminthurides* ne tardent pas à être recueillis sur la soie à blutter. Le dispositif ne m'a donné ni *Dicyrtomina* ni *Megalothorax* qui se trouvaient encore en nombre dans la touffe après l'expérience.

Certains *Proisotoma* et *Isotomina* ont également été arrachés par le courant d'air. Aucun Acarien n'a été déplacé bien que la mousse en contînt une grande quantité.

Biogéographie des groupes éophiles. — Le fait que certains groupes d'animaux aptères comme les *Sminthurides,* puissent être emportés par le vent à des distances qui peuvent être considérables doit être pris en considération pour toute étude biogéographique de ces groupes. Ces animaux réclament des conditions écologiques précises, qui peuvent cependant se trouver réalisées en des lieux très distants les uns des autres. *Sminthurides Seurati* Denis peuple les îles Tuamotou. Si on le retrouve un jour dans les îlots sous le vent de cet archipel, on pourra penser que la liaison est actuelle.

3. ACTION DE LA TEMPÉRATURE. — Pendant la saison des pluies

en Côte d'Ivoire (Le Banco), le ciel étant très fréquemment couvert, de riches faunules infra-corticoles parviennent à se développer sous les écorces des arbres de la lisière. Ces faunules, en tous points identiques à celles qui peuplent le même milieu à quelques mètres de là en sous-bois, sont anéanties par la température aux premières belles journées qui suivent la saison des pluies.

J'ai eu l'occasion d'assister à l'anéantissement de ces faunules infra-corticoles à la lisière de la Réserve du Banco, contre la plantation de Cacaoyers sous l'écorce d'un arbre couché au travers d'un chemin. Le soleil avait fortement chauffé la partie exposée sur le sentier. En fin de journée la faune infra-corticole était bien vivante sous les parties abritées, mais sous les zones qui avaient été exposées au soleil elle avait été tuée sur place. Il ne restait presque plus de Collemboles ni de Pseudoscorpions vivants. Ce sont les Acariens et les Coléoptères qui paraissaient avoir le mieux résisté. Toutes les espèces rencontrées étaient des infra-corticoles typiques. Je donnerai à titre d'exemple le relevé de la faune sous 4 dm2 d'écorces ainsi exposées au soleil (V = vivants ; M = morts) :

VERS : Oligochètes	1 V		
ARACHNIDES : Pseudoscorpions : *Paraditha sinuata* (Tull.)	2 M		
Acariens : Gamasides	4 M		
Oribates	13 V		
INSECTES : Collemboles : *Xenylla* sp.	1 M		
Lepidocyrtus Lamarcki Del.	15 M		
Proisotoma subdeflexa Del.	2 M		
Coléoptères : Trichoptérygiens : *Zamenhofia Vuilleti* Paul. (*in litteris*)	4 V	1 M	
Staphylins	1 V	1 M	
Larve de Carabique	1 V		
Diptère : Larve indéterminée	1 M		

4. Effet de la Dénudation du sol et des feux, sur le peuplement. — Pearse (1943) a abordé cet intéressant problème.

Ses études ont été faites en liaison avec l'école forestière de Duke University dans la forêt avoisinante. Le terrain d'expérience était une Pinède (*Pinus taeda* L.) d'une trentaine d'années divisée en 3 aires de 4,5 ares chacune : une aire témoin, une aire traitée par le feu tous les ans et une aire ratissée également tous les ans afin d'enlever la litière de feuilles mor-

tes au sol. Sur ces diverses surfaces l'auteur a prélevé régulièrement la faune tous les trois mois pendant cinq ans. Il résulte de son étude que l'enlèvement de la litière par ratissage change totalement l'habitat et qu'un grand nombre des espèces

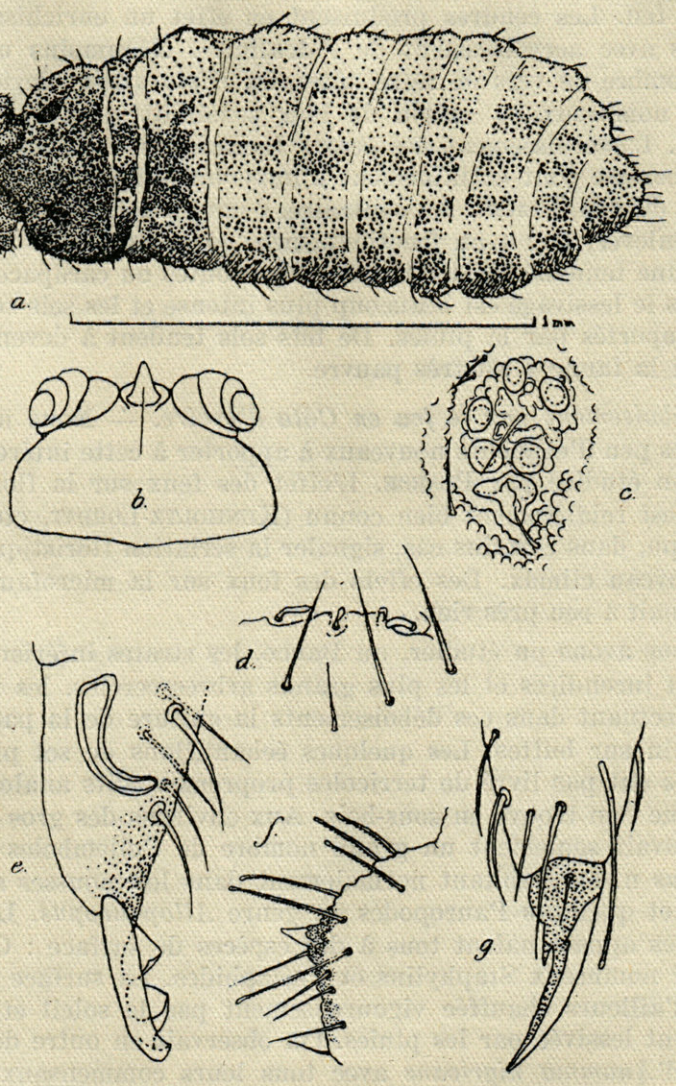


Fig. 36. — Un Xenyllodien hémiédaphique de Bretagne, *Odontella lamellifera* Axels. a, habitus. — b, face ventrale de la tête. — c, tache oculaire, et organe postantennaire. — d, organe ant. III. — e, furca. — f. épine anale. — g, griffe.

ne tarde pas à périr en même temps que l'ensemble du peuplement diminue rapidement. Il semble bien prouvé que l'enlèvement de la litière est beaucoup plus préjudiciable au peuplement du sol que la destruction périodique de cette même litière par le feu. Les cendres produisent en effet un enrichissement en sels avec accroissement de l'alcalinité. Néanmoins un certain nombre de vers de terre (*Eisenia, Diplocardia*) deviennent moins nombreux en raison de leur sensibilité aux variations du pH. L'accroissement des écarts thermiques et la plus grande sécheresse sont certainement d'importants facteurs de diminution du peuplement. Au contraire, dans les sols dont la litière a été enlevée, il y a un fractionnement plus grand des particules et une tendance à la formation de croûtes ou carapaces. Par ailleurs le lessivage est beaucoup plus intense et les sels solubles sont emportés par la pluies. De tels sols tendent à devenir stériles et la faune y est très pauvre.

Déboisement par le feu en Côte d'Ivoire. — Nous n'avons que très peu d'éléments nouveaux à apporter à cette intéressante question étudiée par PEARSE. L'effet des feux sur la flore tropicale est relativement bien connu (KUNHOLTZ-LORDAT, etc...) et l'on a pu, dans certains cas, signaler la sériation floristique vers un nouveau climax. Des effets des feux sur la microfaune, on ne connait à peu près rien.

Nous avons pu étudier, au Banco, les strates inférieures de la forêt incendiées et les plus grands arbres cerclés, les indigènes effectuant dans ces déboisements la culture de la patate et du Ricin sur buttes. Les quelques échantillons de sol prélevés ne nous ont pas livré de terricoles proprement dits analogues à ceux que l'on trouve en sous-bois. Aux environs des gros arbres on trouvait seulement un grand nombre de Collemboles *Sminthurinus* n. sp. habitant normalement dans les mousses sur les troncs et quelques Pauropodes du genre *Allopauropus*. Les Coléoptères appartenaient tous à des espèces de surface : Carabiques et nombreux Staphylins et Psélaphides. La surface du sol était d'ailleurs chauffée vigoureusement pas le soleil et abondamment lessivée par les pluies. On observait en outre des passages d'*Anomma nigricans* avec tous leurs commensaux, mais les nids de cette Fourmi n'ont jamais été observés dans les déboisements. Il faut également remarquer que les *Allopauropus* et les *Sminthurinus* ne se trouvaient que dans les endroits où existaient quelques petites mousses et où, par conséquent,

s'étaient formées de petites taches à microclimat relativement humide. Si la faune du sol est pratiquement détruite par les feux de forêt en raison du lessivage qui est beaucoup plus intense en Côte d'Ivoire que dans l'Indiana, il n'en est pas de même du peuplement en xylophages dont PAULIAN (1947) a montré l'incroyable enrichissement à la suite des incendies.

Effet de l'absence de litière sur les sols de savane. — Ce que j'ai pu observer par l'étude d'un profil de sol en savane est analogue à ce que PEARSE a observé sur les sols dont la litière a été enlevée artificiellement. Les grains d'un sol de savane sont très fins et les montées et descentes de sels y sont intenses. La faune est très pauvre, nous l'avons vu, mais spécialisée. Il n'existe dans les sols de savane qu'un tout petit nombre d'individus mais ils sont très variés spécifiquement et, pour certains groupes tout au moins, les espèces semblent manifester des caractères morphologiques liés à la xérophilie.

CHAPITRE XIII

Cycle annuel des Peuplements

Analyse quantitative ..... p. 150
Cycle d'une faunule muscicole en lieu découvert p. 150
Cycle d'une faunule muscicole en sous-bois .... p. 154
Analyse qualitative ..... p. 155
Cycle de la microfaune humicole au Bois de Boulogne ..... p. 155

Une cause perturbatrice, même si elle n'existe que pendant quelques heures, peut avoir un effet définitif sur la composition qualitative d'une faunule. Mais, dans des conditions normales, la microfaune, par son pouvoir de reproduction intense, réagit assez rapidement aux variations des multiples facteurs du milieu.

L'analyse du cycle annuel des peuplements ne peut s'entreprendre que lorsqu'on est certain de se trouver devant une synusie homogène sur une surface appréciable. Il est difficile d'avoir cette certitude dans le sol même, aussi nous sommes-nous attachés à des peuplements muscicoles et de la litière répondant à des conditions stationnelles donnant toutes garanties d'homogénéité sur des surfaces de 2 ou 3 m2.

ANALYSE QUANTITATIVE

CYCLE D'UNE FAUNULE MUSCICOLE EN UN LIEU DECOUVERT (Fig. 37)

J'ai pu suivre attentivement l'évolution d'une faunule muscicole en un lieu découvert, pendant toute une année. Les mousses prospectées de ce point de vue se trouvent sur la ter-

rasse du Laboratoire de Roscoff, donc en un lieu exposé aux variations climatiques, tant d'ordre hygrométrique que thermique. L'action du vent se fait par ailleurs vigoureusement sentir en hiver. La composition qualitative de la faunule étudiée est d'ailleurs tout à fait remarquable ; elle est d'affinités très nettement nordiques par rapport à la faune bretonne et contient plusieurs espèces dont c'est l'unique station connue en France. Des mousses assez denses forment un tapis à peu près continu et épais de 3-4 cm. Une faible épaisseur de terre se trouve dessous.

Le peuplement de ces mousses est essentiellement constitué par des espèces strictement humicoles. Il n'y a pratiquement pas d'espèces indifféremment saproxylophiles ou humicoles.

Du point de vue quantitatif moyen la composition est la suivante : Collemboles 140 ; Acariens 50 ; divers 40 pour 1 dm3.

Il ressort de nos études que pendant les mois d'hiver (du mois d'Octobre 1941 à Mars 1942) le nombre d'individus est relativement élevé : de 150 à 200 pour 1/2 dm3.

Il faut constater qu'un tel nombre n'est pas exceptionnel et que certains échantillons de mousses dans d'autres stations peuvent contenir 800 individus pour 1/3 dm3.

A partir du mois de Mai, et pendant le printemps, jusqu'en Juillet, le nombre d'individus se met à décroître très rapidement. Pendant les mois les plus chauds on ne trouve plus que 25-50 individus par 1/2 dm3. L'insolation est la cause principale de cette diminution ; la mousse s'assèche en effet assez rapidement et les muscicoles sont obligés de se réfugier en profondeur contre le sol. Les pluies de Septembre donneront un nouvel essor aux habitants de la mousse.

Si les points de la fig. 37 s'alignent relativement bien le long de la courbe il convient toutefois de remarquer que certains prélèvements effectués à la même époque donnent des résultats qui varient du simple au double ou au triple : fin Juin, par exemple, on trouve un échantillon avec 35 individus et un autre avec 96 individus, les deux prélèvements ayant été effectués deux jours consécutifs. De tels écarts sont dûs à ce que, à une échelle spatiale restreinte, il se produit constamment des migrations horizontales de faune. Ces migrations restent

fragmentaires, telle ou telle espèce se déplaçant pendant que les autres restent en place, pour aller chercher, quelque 50 cm. plus loin, des conditions provisoirement optimales.

En 1943, étudiant toujours la même station, il m'a été donné de faire des constatations intéressantes sur de brusques variations quantitatives pendant la période la plus froide de l'hiver.

Pendant une année normale, la courbe moyenne (fig. 37) accuse une légère diminution de la faune en Février-Mars. Mais le phénomène est beaucoup plus complexe. A chaque mauvaise période il y a brusque destruction d'une partie du peuplement étudié. Ces brusques destructions peuvent n'être d'ailleurs que locales ou n'atteindre que quelques espèces aux limites de leurs possibilités physiologiques. Dans un cas comme dans l'autre elles peuvent passer inaperçues si les prélèvements sont effectués tous les 10 ou 15 jours, cela en raison des énormes possibilités de reproduction des espèces en cause (*Folsomia*, etc...).

En fait, une analyse attentive faite jour après jour accuse de grands changements de composition quantitative et qualitative. Pendant la période des grands froids, *le froid n'a pas une action immédiate* car beaucoup d'espèces entrent en sommeil léthargique pour quelque temps, mais si le grand froid se prolonge quelques jours un fort pourcentage des individus ne peut pas résister plus longtemps et périt.

La majorité des espèces intéressées n'entrent en diapause et ne meurent qu'à des températures nettement inférieures aux plus froides températures de Roscoff (cf. DELAMARE DEBOUTTEVILLE 1945).

L'action du froid sur les Collemboles étant encore très mal connue rappelons ici les travaux de LINNANIEMI et AGRELL sur les faunes nivales scandinaves. Quant à *Anurida maritima* Guer. des expériences personnelles en frigidaire m'ont montré qu'il ne meurt qu'à —10° et que son activité ne se ralentit qu'à —5° C. Le froid intervient également sur les possibilités de reproduction : expériences de DAVIDSON sur le reflexe d'oviposition de *Sminthurus viridis* L. et observations personnelles.

Les variations hygrométriques ne semblent agir sur les peuplements que lorsqu'elles se prolongent. Nous avons vu plus haut que l'action du vent peut être immédiate et importante.

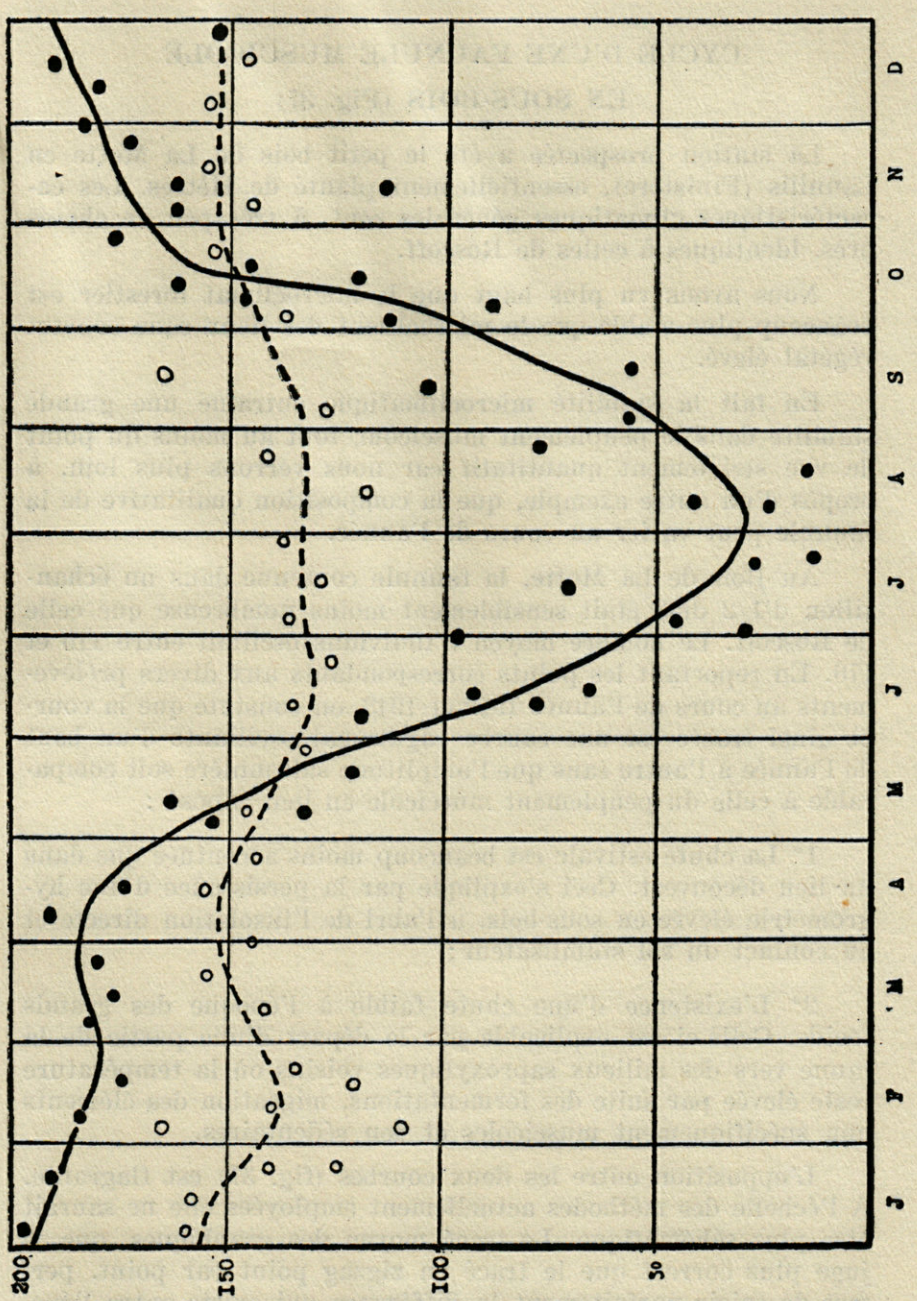


Fig. 37. — Evolution au cours de l'année d'un peuplement muscicole, en lieu découvert (trait plein) et en sous-bois (trait interrompu). En abscisses les mois, en ordonnées le nombre d'individus par 1/2 dm3.

CYCLE D'UNE FAUNULE MUSCICOLE EN SOUS-BOIS (Fig. 37)

La station prospectée a été le petit bois de La Motte en Lannilis (Finistère), essentiellement planté de Hêtres. Les caractéristiques climatiques générales sont, à très peu de choses près, identiques à celles de Roscoff.

Nous avons vu plus haut que le microclimat forestier est beaucoup plus stable que le microclimat des lieux sans couvert végétal élevé.

En fait la stabilité microclimatique entraîne une grande stabilité dans le peuplement muscicole, tout au moins du point de vue strictement quantitatif car nous verrons plus loin, à propos d'un autre exemple, que la composition qualitative de la faunule peut varier au cours de l'année.

Au Bois de La Motte, la faunule contenue dans un échantillon d'1/2 dm3 était sensiblement moins nombreuse que celle de Roscoff. Le nombre moyen d'individus oscillait entre 110 et 170. En reportant les points correspondants aux divers prélèvements au cours de l'année 1942 et 1943, on constate que la courbe ainsi tracée est une courbe vaguement oscillante d'un bout de l'année à l'autre sans que l'amplitude saisonnière soit comparable à celle du peuplement muscicole en lieu exposé :

1° La chute estivale est beaucoup moins accentuée que dans un lieu découvert. Ceci s'explique par la persistance d'une hygrométrie élevée en sous-bois, à l'abri de l'insolation directe et au contact du sol stabilisateur ;

2° L'existence d'une chute faible à l'époque des grands froids. Celle-ci est explicable par le départ d'une partie de la faune vers des milieux saproxyliques voisins où la température reste élevée par suite des fermentations, migration des éléments non spécifiquement muscicoles et peu sédentaires.

L'opposition entre les deux courbes (fig. 37) est flagrante. A l'échelle des méthodes actuellement employées elle ne saurait être plus schématique. Le tracé moyen des graphiques, que je juge plus correct que le tracé en zigzag point par point, permet de saisir parfaitement la différence qui existe entre l'évolution annuelle d'un peuplement exposé, et celle d'un peuplement protégé.

ANALYSE QUALITATIVE

CYCLE DE LA MICROFAUNE HUMICOLE AU BOIS DE BOULOGNE

En 1947-1948 j'ai étudié l'évolution de la microfaune en bordure de l'allée cavalière entre l'île aux Cèdres et le jardin d'Acclimatation. Cette évolution est reportée sur le graphique (fig. 38) en ce qui concerne les Collemboles. J'ai cru utile de ne prendre en considération que les Collemboles car, non seulement ils constituaient la seule partie aisément identifiable par moi, mais encore, par la force de leur inféodation au milieu et par leur grand nombre, les variations sont plus aisément perceptibles en ce qui les concerne que pour aucun autre élément de la microfaune. Sur le graphique le nombre total d'individus est porté en abscisses pour 1 dm3 et les mois de l'année sont reportés en ordonnées. Les traits verticaux épais correspondent aux diverses dates d'échantillonnage Les proportions indiquées en pourcentage du nombre total de Collemboles ainsi que l'importance totale ne concernent que les seuls Collemboles. Les données portées correspondent à des chiffres moyens obtenus, selon les cas, par trois à dix prélèvements. Le bon alignement des points du graphique, légèrement schématisé, souligne le bon rendement de la méthode.

De l'étude de toutes ces données, il résulte que :

1° Il existe deux maxima de peuplement ; l'un en automne, l'autre au printemps (Avril, Mai). Ceci correspond bien à tout ce que nous avons vu ailleurs ;

2° Avec le froid, un certain nombre d'espèces disparaissent subitement ou tout au moins leurs pourcentages baissent rapidement.

La mortalité maximale du fait du froid atteint avant tout les espèces printanières et estivales : *Entomobrya, Orchesella.* D'autres espèces ne semblent guère touchées par le froid, c'est le cas de l'*I. notabilis, Onychiurus, Tullbergia, Heteromurus* (espèce printanière dans le Bassin Parisien). D'autres espèces enfin sont modérément touchées : *Papirius fuscus, Lepidocyrtus lanuginosus.* Sur des moyennes on constate qu'en hiver le pourcentage des *Onychiurus, Tullbergia* est plus grand qu'en toutes autres saisons. Cela est dû à ce qu'ils résistent précisé-

ment mieux au froid. *Lepidocyrtus lanuginosus* dont les populations moyennes ne sont guère touchées au début du froid accuse une nette diminution quand le froid se prolonge ;

3° Au printemps, il y a un net accroissement des populations de *Papirius fuscus, Dicyrtomina minuta, Entomobrya* sp. On constate également une augmentation du nombre des *Tomocerus vulgaris* Tullb. et d'*Heteromurus major* (Mz.) qui peuvent également être considérées comme des espèces printanières, tout au moins dans le Bassin Parisien ;

4° En été ces espèces printanières subsisteront pendant la période sèche et arriveront à constituer une importante part du peuplement. Cette part sera d'autant plus importante que l'année sera plus sèche. En fait, on constate dans la nature que les *Entomobrya* Rondani sont des animaux qui arriveront à subsister presque seuls dans certains climats chauds et secs. Sur les Causses, *Entomobrya multifasciata, E. nivalis* et *E. lanuginosa* sont les espèces dominantes et on ne trouve presque jamais d'autres espèces. C'est également le cas à Banyuls où *E. atrocincta* Schött constitue la majeure partie du peuplement des garrigues à forte insolation ;

5° En dehors de ces espèces qui prospèrent en été grâce à la chaleur, on trouve des espèces qui sont exclues en hiver par le froid et qui, à partir du printemps, jusqu'à l'hiver suivant, constituent des populations de plus en plus importantes de telle sorte qu'en été elles atteignent un maximum. C'est le cas, au Bois de Boulogne, des *Orchesella villosa* et *O. cincta*. En fait, les *Orchesella* ne sont pas liées à la sécheresse, bien au contraire, puisqu'un synonyme d'*O. villosa, O. littoralis* Brown est nettement halophile. J'ai pour ma part souvent trouvé des *O. villosa* et *cincta* dans les laisses d'algues en Bretagne ;

6° En automne le peuplement total s'accroît de nouveau, peu à peu, après les premières pluies et ne sera touché que par les rigueurs de l'hiver ;

7° En hiver beaucoup des individus qui ne sont pas tués par la neige ont des mouvements ralentis ou sont même complètement inertes. Ce sommeil léthargique touche particulièrement les espèces que j'ai considérées plus haut comme printanières à savoir les *Papirus, Dicyrtomina, Entomobrya,* ainsi que les *Tomocerus* et *Lepidocyrtus ;*

8° Un fait intéressant réside dans la variation de certaines espèces en fonction de la saison. Dans la station qui nous intéresse ici, les *Tomocerus vulgaris* ont un facies normal pendant tout le cours de l'année, mais en hiver ils revêtent un aspect insolite rappelant beaucoup le *Tomocerus sibiricus* (Reuter) des régions arctiques de l'Eurasie.

Voici, à titre comparatif, les formules dentales intéressées (1) :

vulgaris	5-7,*1*	*vulgaris* Bois de Boulogne toute l'année	4-6,*1* / *1*,2,*1*-2,1-2,*1*
Finlande	*1*-2,3,*1*-2,1-2,*1*		
sibiricus	*3-5*	*vulgaris* Bois de Boulogne hiver	*5* ou *5* / 3,*1*,2,*1* ou 3,*1*,3,*1*
Finlande	3-5,*1*,1,*1* / 1-3,2 / 3-5,2-*3*		

(1) Conformément aux notations de LINNANIEMI (1912), les chiffres soulignés indiquent les épines fortes, les traits d'unions unissent les chiffres extrêmes d'une même unité morphologique.

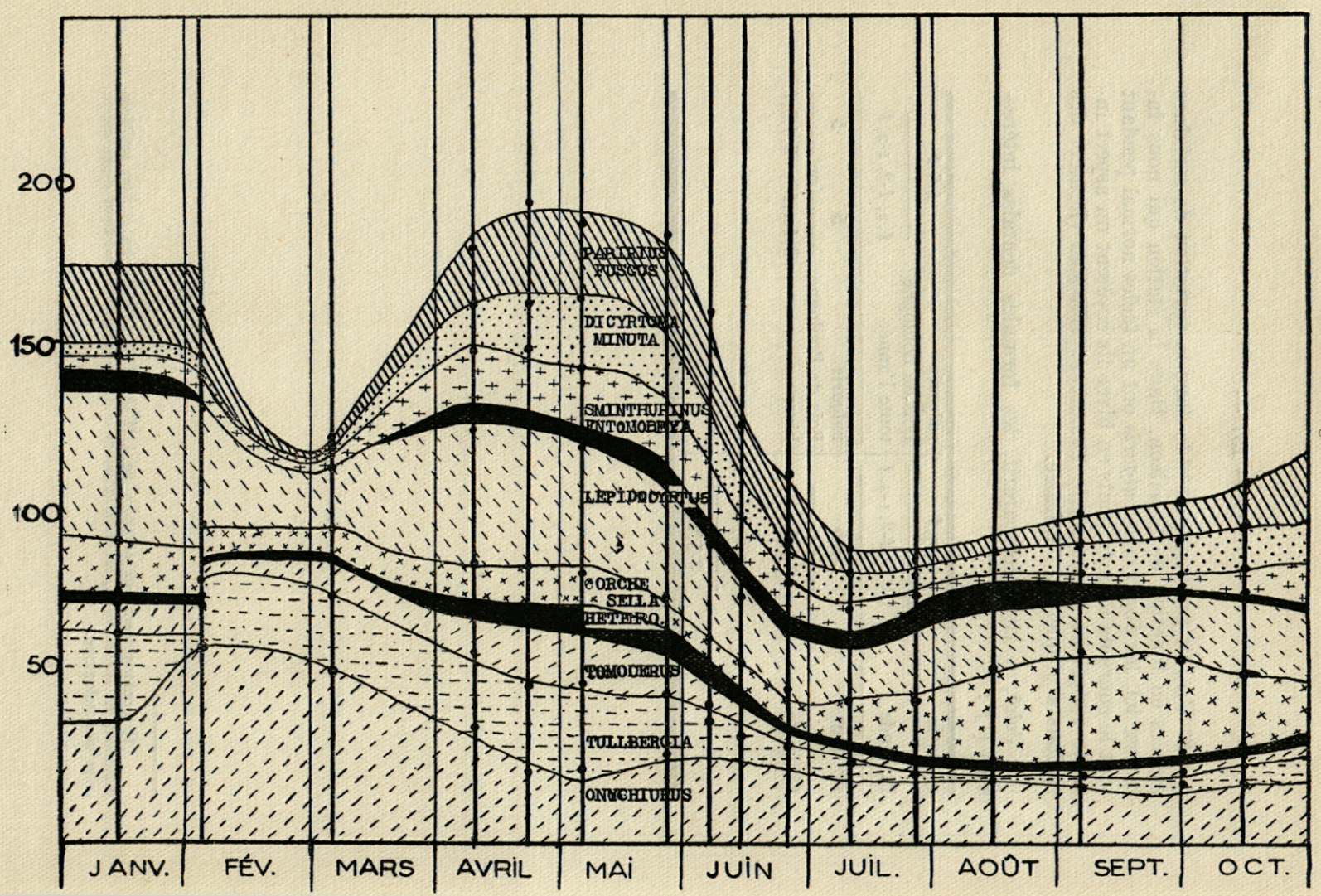

200
150
100
50
PARIRIUS FUSCUS
DICYRTOMA MINUTA
SMINTHURINUS ENTOMOBRYA
LEPIDOCYRTUS
ORCHESELLA HETERO.
TOMOCERUS
TULLBERGIA
ONYCHIURUS
JANV.
FÉV.
MARS
AVRIL
MAI
JUIN
JUIL.
AOÛT
SEPT.
OCT.

Fig. 38

CHAPITRE XIV

Morphologie comparée des Humicoles

Les formes biologiques ..... p. 159
Morphologie comparée des animaux du sol ..... p. 162
Structure du corps ..... p. 164
Musculature du tronc ..... p. 165
Pigmentation ..... p. 166
Organes visuels ..... p. 170
Chétotaxie ..... p. 172
Les trichobothries ..... p. 172
Organe postantennaire ..... p. 181
Taille des antennes ..... p. 182
Caractères sensoriels ..... p. 182
Raccourcissement des pattes ..... p. 182
Furca ..... p. 182
Métamorphose ..... p. 184
Métabolisme ..... p. 184
Autohémorrhée ..... p. 184
Corps gras ..... p. 185
Respiration ..... p. 186
Structure du tégument ..... p. 187
L'adaptation à la vie dans le sol ..... p. 187

LES FORMES BIOLOGIQUES

Nous allons étudier dans ce chapitre les caractères morphologiques de la microfaune du sol. Comme dans la plupart des autres chapitres nous baserons notre étude sur les Collemboles.

Pour les êtres qui vivent dans le sol la notion « d'adaptation statistique » s'impose au premier abord avec beaucoup plus

de netteté que pour les peuplements des autres milieux. On a souvent insisté sur les adaptations statistiques inhérentes à la vie planctonique (principalement augmentation de la surface portante). Autant ces préoccupations d'étude des adaptations statistiques sont apparues anciennement dans les investigations des faunes aquatiques et marines, autant elles sont récentes en ce qui concerne la faune du sol.

Ce n'est que tout récemment que GISIN (1943), mettant en lumière une notion à laquelle j'étais parvenus, sans la publier, indépendamment de lui, a divisé la faune du sol en catégories basées sur la morphologie. Ces catégories morphologiques présentant un grand intérêt pratique parce qu'elles sont faciles à manier et correspondent à une réalité écologique profonde.

A cette notion de forme biologique (Lebensformen) j'apporte mon adhésion totale. En effet il y a corrélation étroite, *dans le pire,* entre les caractères morphologiques et la résistance aux perturbations écologiques.

Le système de GISIN se présente comme suit :

A) *Atmobios.* Espèces qui vivent sur les macrophytes. 8 + 8 yeux, antennes très longues.

B) *Hémiédaphon.* Pigment bien développé, antennes moyennes.

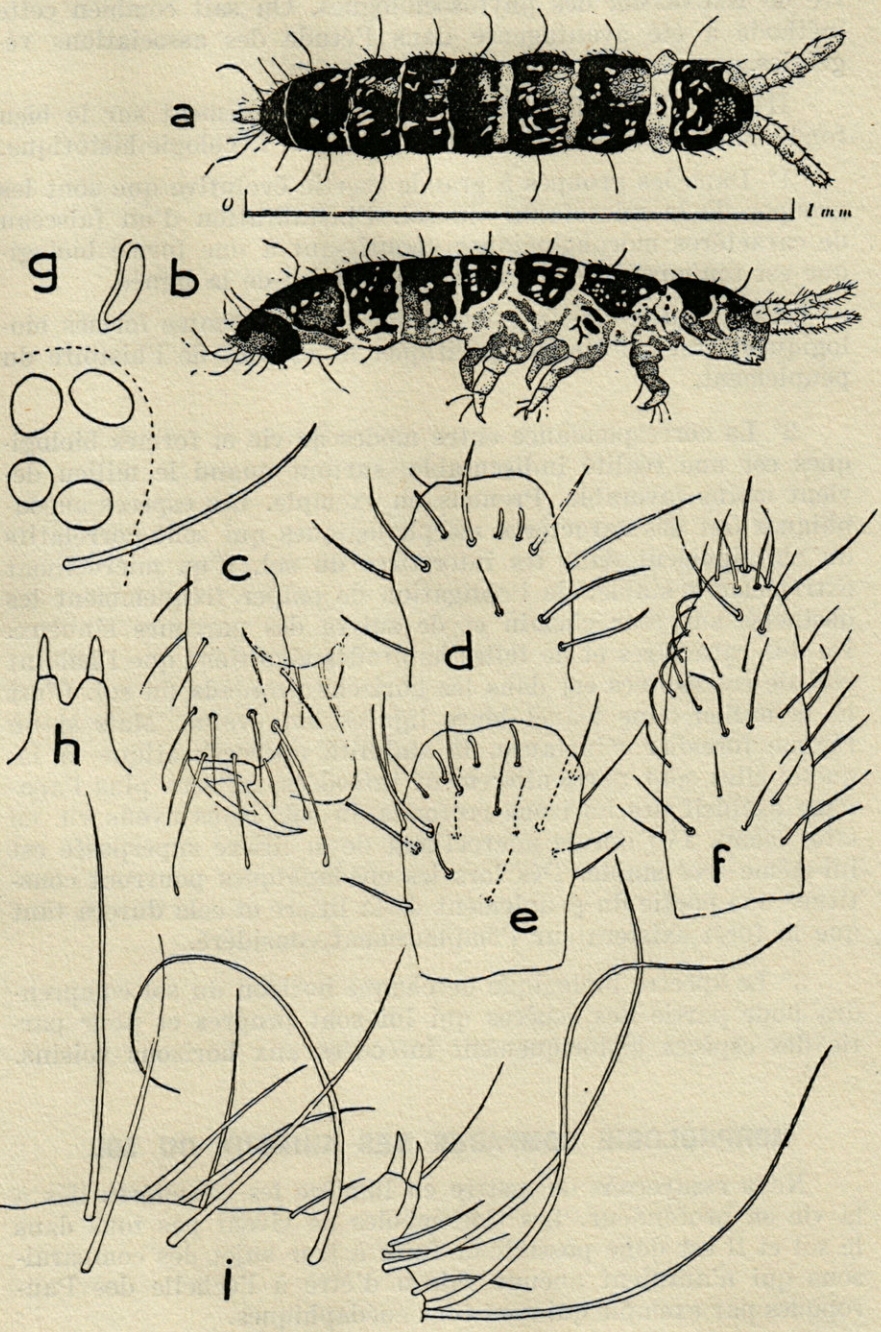
- a) *hydrophiles.* Peuplement de la surface de l'eau. Mucron avec lamelles développées.
- b) *mésophiles.* Peuplement de la surface du sol. Ergots aigus ou capités.
- c) *xérophiles.* Peuplement des mousses, des lichens, des écorces. Plusieurs ergots capités.

C) *Euédaphon.* Peuplement profond du sol. Yeux réduits ou manquants. Pigment seulement parfois sur les yeux.

En utilisant cette méthode des formes biologiques on pourra, sans même aller à l'échelle spécifique (ce qui est un gros avantage pour une étude quantitative rapide) dresser, des groupements analysés, un spectre biologique analogue au spec-

---

Fig. 39. — Un hémiédaphique xérophile de Bretagne, *Uzelia setifera* Absolon. a et b, habitus. — c, griffe. — d, organe ant. III. — e, organe ant. III. — f, organe ant. IV. — g, tache oculaire et organe postantennaire. — h, épines anales. — i, partie postérieure de l'abdomen (d'après DELAMARE DEBOUTTEVILLE).


a
0
1 mm
g
b
c
d
e
f
h
i

tre de RAUNKIAER des phytosociologues. On sait combien cette méthode a été avantageuse dans l'étude des associations végétales.

Il n'est pas inutile d'insister plus longuement sur le bien fondé de cette technique du point de vue de l'écologie historique.

1° Dans les groupes à grande inertie évolutive que sont les groupes de la microfaune du sol, l'instauration d'un faisceau de caractères morphologiques aboutissant à une forme biologique est toujours liée à une longue histoire de la lignée.

Il en résulte que le pourcentage des différentes formes biologiques sera, à l'échelle spécifique, le résultat de l'histoire du peuplement.

2° La correspondance entre modes de vie et formes biologiques est une réalité indiscutable, surtout quand le milieu devient moins favorable. Prenons un exemple. Les espèces euédaphiques ont des caractères morphologiques qui sont corrélatifs du cheminement dans les interstices du sol, d'un microclimat extrêmement stable, de l'obligation de palper fréquemment les obstacles sur leur chemin et de suivre des parcours sinueux. De tels caractères et de telles habitudes signifient que l'habitat réel de ces espèces est dans les horizons profonds du sol. C'est là le milieu dans lequel leurs lignées ont évolué. Mais si un régime forestier s'instaure, la stabilité microclimatique, à laquelle elles sont particulièrement inféodées, ne sera plus l'apanage exclusif des horizons profonds du sol. Nous avons vu, en effet (chap. IV) que le microclimat de la litière superposée est lui-même très stable. Dès lors les euédaphiques pourront constituer une partie du peuplement de la litière et cela durera tant que la forêt existera sur l'emplacement considéré.

3° Le spectre biologique de chaque horizon du sol comprendra pour partie des espèces qui lui sont propres et pour partie des espèces historiquement inféodées aux horizons voisins.

MORPHOLOGIE COMPAREE DES ANIMAUX DU SOL

Nous essayerons de mettre en lumière les caractères liés à la vie en profondeur. Les Collemboles ne vivent pas tous dans le sol et il est donc possible de faire à leur sujet des comparaisons qui n'auraient aucune raison d'être à l'échelle des Pauropodes par exemple qui sont tous euédaphiques.

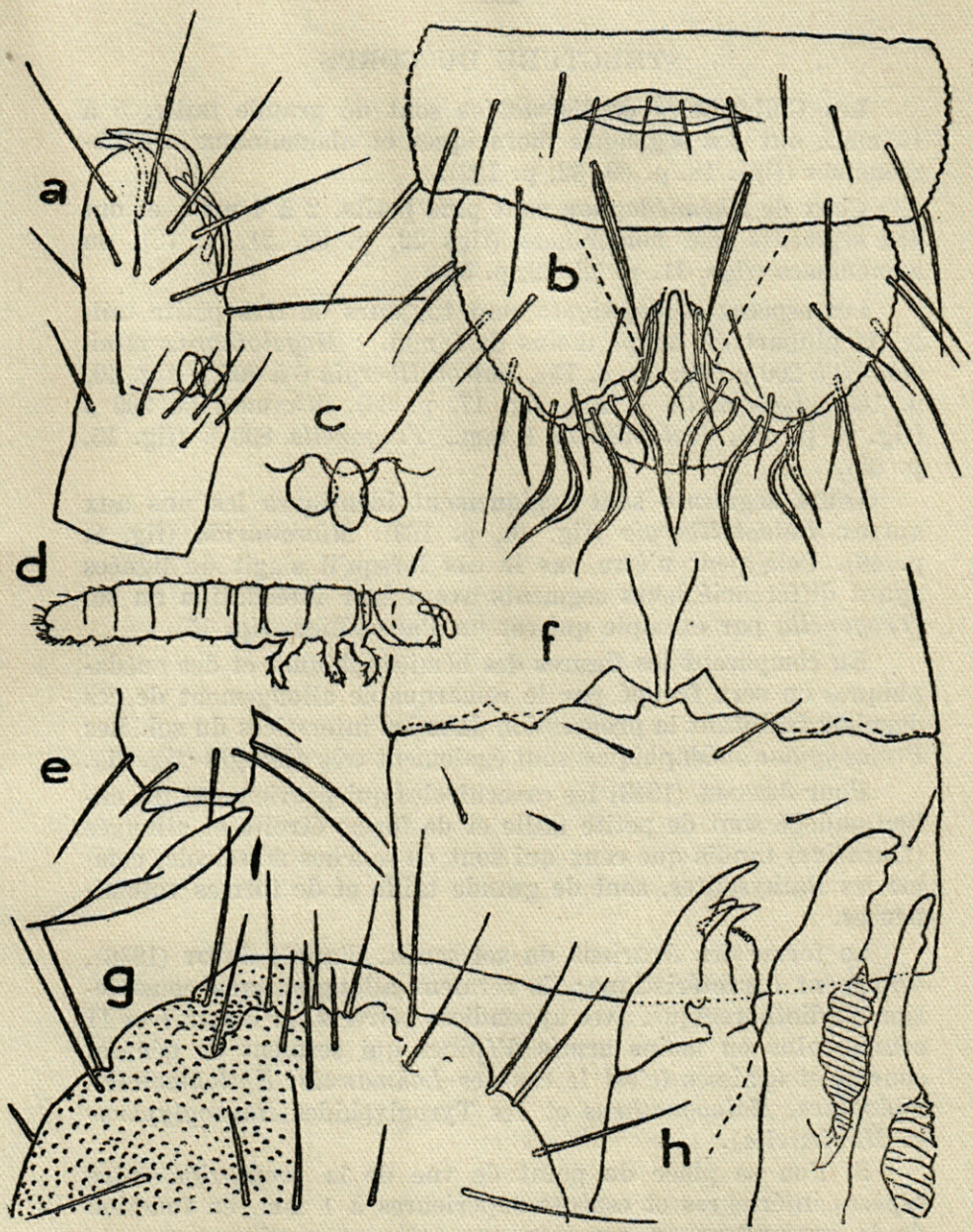


Fig. 40. — Un euédaphique caractéristique, *Paleotullbergia primigenia* n.g.n.sp., habitant les horizons inférieurs du sol forestier en Côte d'Ivoire. a, antenne. — b, face ventrale des deux derniers segments abdominaux. — c, organe ant. III. — d, habitus. — e, griffe. — f, face ventrale des troisième et quatrième segments abdominaux. — g, face dorsale du sixième segment abdominal. — h, maxille et mandibules.

STRUCTURE DU CORPS

Les Collemboles de l'*atmobios* sont de grande taille, 5 à 10 mm., ont des segments thoraciques et abdominaux non homonomes (figs. 18, p. 69, 52, p. 189).

Ceux de l'*hémiédaphon* sont plus petits, 2 à 4 mm., et ont des segments non homonomes (figs 22, p. 82, 21, p. 78), ou homonomes (figs. 11, p. 52, 12, p. 55).

Les espèces *euédaphiques* sont toujours de très petite taille, la plupart du temps moins de 1 mm. : *Megalothorax minimus* 80 à 200 µ (fig. 20, p. 75), *Paleotullbergia* 6 à 800 µ (fig. 40, p. 163), *Isotomiella* 1 mm. fig. 17, p. 66), *Micranurida* 300 µ (fig. 8, p. 46), *Isotominella* 1 mm., *Trogonella* 800 µ (fig. 15, p. 61).

Leurs segments sont typiquement identiques les uns aux autres. *Paleotullbergia* (fig. 40, p. 163), *Micranurida* (fig. 8, p. 46). Cela peut n'être pas le cas lorsqu'il s'agit de lignées ayant différencié leurs segments avant leur inféodation au sol (*Trogonella* par exemple qui est un Paronellien, fig. 15).

En comparant les figures des hémiédaphiques et des euédaphiques on sera frappé par le remarquable allongement de ces derniers facilitant la progression dans les interstices du sol. Les *Projapygidae* euédaphiques sont également très allongés (fig. 41).

Pour JEANNEL (1943) les cavernicoles qui proviennent du milieu endogé sont de petite taille et de forme étroite et allongée (*Duvalius*) tandis que ceux qui sont de souches muscicole, comme les Bathysciites, sont de grande taille et de formes volumineuses.

La forme des Acariens du sol serait, d'après JACOT (1936), également caractéristique ; ils seraient allongés, sans constriction médiothoracique, avec appendices rétrécis, et tarses I et II courts, plus ou moins armés d'épines qui seraient en général courtes et épaisses (c'est le cas des *Lohmannia, Epilohmannia, Xylobates, Malaconothrus* et des Tyroglyphides *Rhyzoglyphrus* et *Monieziella*).

Si l'on se place du point de vue de la proportion entre espèces inférieures et espèces supérieures à 1 mm. en fonction de la profondeur on constate que cette proportion augmente rapidement. Par exemple dans la litière d'une plantation de Cacaoyers (H. 16) il y a 95 % d'espèces supérieures à 1 mm. à l'état adulte (15 espèces sur 16) tandis que dans l'horizon à radicelles sous-jacent il n'y en a plus que 30 %. L'ordre de

grandeur du phénomène est le même si l'on considère le pourcentage des individus supérieurs à 1 mm. dans ces deux horizons. Alors qu'il y a 70 % d'individus supérieurs à 1 mm. dans l'horizon de surface il n'y en a plus que 15 % dans l'horizon situé juste en-dessous, c'est-à-dire à 12 cm. de profondeur.

MUSCULATURE DU TRONC

La musculature du tronc chez les Collemboles est en général très complexe. Chez les formes de l'*atmobios* et de l'*hé-*



Fig. 41. — *Parajapyx Gestrianus* Silv. f. *paramodestior* Delamare, Parajapyginae vivant dans la profondeur du sol.

miédaphon la musculature de certains segments est plus développée que dans les segments voisins (fig. 52, p. 189), l'axe du corps restant toujours rigide.

Chez les formes euédaphiques en général la musculature des différents segments est à peu de chose près la même. Il y a toujours des muscles tergo-longitudinaux, des longitudinaux ventraux et des tergo-ventraux. Mais le squelette étant beaucoup moins rigide le corps est capable de mouvements latéraux. C'est ce que l'on constate facilement en regardant marcher un *Onychiurus*, un *Tullbergia*, un *Paleotullbergia* ou un *Isotomodes*. Cette possibilité de torsion facilite également la progression dans le sol.

PIGMENTATION

Tandis que les formes de l'*atmobios* et de l'*hémiédaphon* sont normalement pigmentées (*Aethiopella* fig. 12, p. 55, *Aethiopellina* fig. 13, p. 56, *Paronella Beguei* fig. 21, p. 78), les formes *euédaphiques* sont toujours plus ou moins dépigmentées (*Paleotullbergia* fig. 40, p. 163, *Trogonella* fig. 15, p. 61, *Isotomiella* fig. 17, p. 66, *Subisotoma* fig. 32, p. 121).

Cette dépigmentation est d'autant plus intéressante qu'elle se rencontre chez des formes appartenant à des groupes dont les espèces hémiédaphiques sont complètement pigmentées (par exemple chez les Isotomidae). Elle est totale chez tous les Palpigrades, les Diploures, les Pauropodes et les Symphyles. Ceci n'est vrai bien entendu que pour les groupes amétaboles ou paurométaboles.

Jeannel (1949) fait une intéressante remarque au sujet de la pigmentation des Psélaphides de nos récoltes africaines. « Toutes celles (les espèces) des biotopes du sol sont de coloration relativement foncée ; il en est même deux, *Syrbatus niger* et *Arthromelus piceus* qui sont d'un noir profond, exceptionnel dans toute la famille. Il ne s'agit pas chez elles d'une véritable pigmentation, mais d'une coloration particulièrement sombre de la chitine, peut-être produite par des substances solubles, assurément pas par des pigments figurés. Par contre les espèces des biotopes aériens ont une coloration normale, souvent même très pâle (*Microbatrisodes arboricola*). On aurait pu s'attendre au contraire. »

A l'échelle statistique, plus on s'enfonce profondément dans le sol, plus sont nombreuses les espèces dépigmentées.

Dans un cas, en surface, il y aura 12 espèces pigmentées sur 16, mais il n'y aura, en fait, que 10 espèces pigmentées dont le pigment ne soit pas régressé par rapport aux espèces épigées des mêmes genres. En profondeur (10 cm.) il y aura 3 espèces

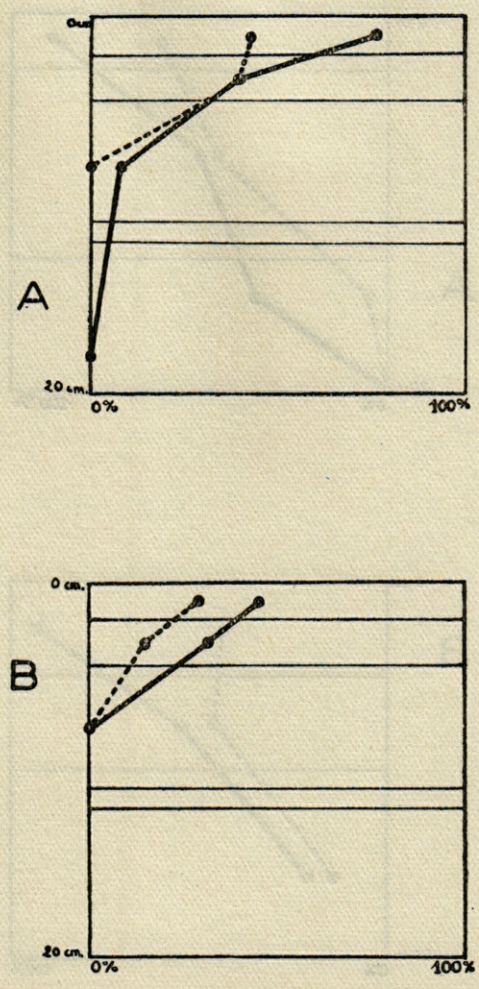


Fig. 42. — Régression de la pigmentation en fonction de la profondeur.
A, Sous-bois en Côte d'Ivoire. Trait plein, pourcentages d'espèces portant du pigment ; trait interrompu, pourcentages d'espèces à pigmentation complète.
B, Même station, trait plein, pourcentages d'individus portant du pigment ; trait interrompu, pourcentages d'individus à pigment non réduit.

sur 16 ayant du pigment, mais une seule espèce dont le pigment ne sera régressé. De multiples prélèvements confirment ces faits. Prenons encore deux exemples.

En sous-bois forestier de Côte d'Ivoire (H. 12, fig. 42)

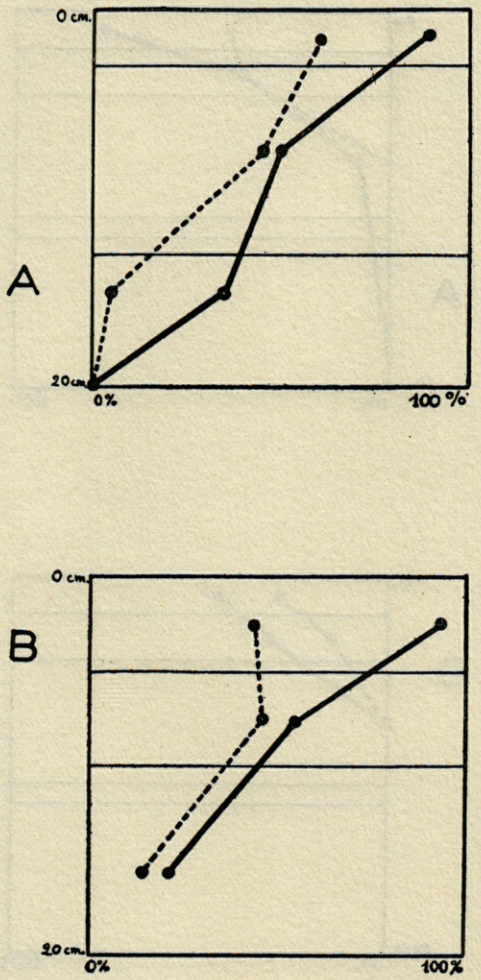


Fig. 43. — Régression de la pigmentation en fonction de la profondeur.

A, Forêt de Marly. Trait plein, pourcentages d'espèces portant du pigment ; trait interrompu, pourcentages d'espèces à pigmentation complète.

B, Bourg-la-Reine (Seine). Trait plein, pourcentages d'individus portant du pigment ; trait interrompu, pourcentages d'individus à

le pourcentage d'espèces pigmentées décroît lentement de la surface jusqu'à 20 cm. de profondeur. L'horizon superficiel en contient 76 % et les horizons suivants 40 %, 9 % et 0 %. Là encore, les espèces à pigment complet sont relativement peu nombreuses, le pourcentage de 43 % en surface décroissant pour atteindre dans les horizons sous-jacents 40 %, puis 0 % dès 8 cm. de profondeur.

Si nous regardons ce qui se passe dans les sols de France nous observons le même phénomène avec la même netteté. En forêt de Marly (X-1946, fig. 43) l'horizon supérieur est constitué par des feuilles mal tassées et intactes, l'horizon sous-jacent, également constitué par des feuilles, est beaucoup plus dense, puis on atteint une zone où le fractionnement est plus poussé et où il y a un début d'humification. Le pourcentage des espèces possédant du pigment, régressé ou non, est successivement dans ces trois horizons superficiels de 90 %, 50 % et 35 %. A 20 cm. de profondeur il tombe à 0 %. Comme dans les cas précédents, les espèces à pigment complet (toujours par rapport aux espèces épigées des mêmes genres) sont nettement moins nombreuses, on en trouve respectivement 60 %, 45 % et 5 %.

Il résulte de cette analyse que le *pourcentage des espèces à pigment normal baisse très rapidement dans tous les profils étudiés* tant en climat tropical qu'en climat tempéré. Dans tous les cas l'appréciation de l'importance du pigment a été faite par rapport aux espèces systématiquement les plus voisines vivant dans les biotopes découverts voisins.

En ce qui concerne le *pourcentage des individus pigmentés* en fonction de la profondeur nous allons observer des faits du même ordre.

En sous-bois forestier de Côte d'Ivoire (Le Banco, H. 12) il y a en surface 45 % d'individus avec pigment plus ou moins développé. *A 8 cm. de profondeur il n'y en a déjà plus un seul.* Les individus à pigmentation totale sont beaucoup moins nombreux, 30 % en surface (graph. 43).

Dans un sol de Cacaoyère (H. 16), la disparition est moins rapide ; il y a 80 % d'individus pigmentés dans l'horizon superficiel et seulement 15 % aux environs de 10 cm. de profondeur.

On remarque donc que le pourcentage d'individus pigmentés décroît très rapidement dans le sol, de telle sorte qu'il est juste de dire que *la dépigmentation est un caractère absolu de la microfaune profonde.*

ORGANES VISUELS

Les Collemboles de l'*atmobios* et de l'*hémiédaphon* possèdent typiquement huit cornéules sur chaque tache oculaire (*Aphysa* fig. 19, p. 74, *Sira* fig. 22, p. 82, *Paronella Beguei* fig. 21, p. 78).

Le pourcentage d'espèces et d'individus oculés diminue rapidement en fonction de la profondeur (fig. 44).

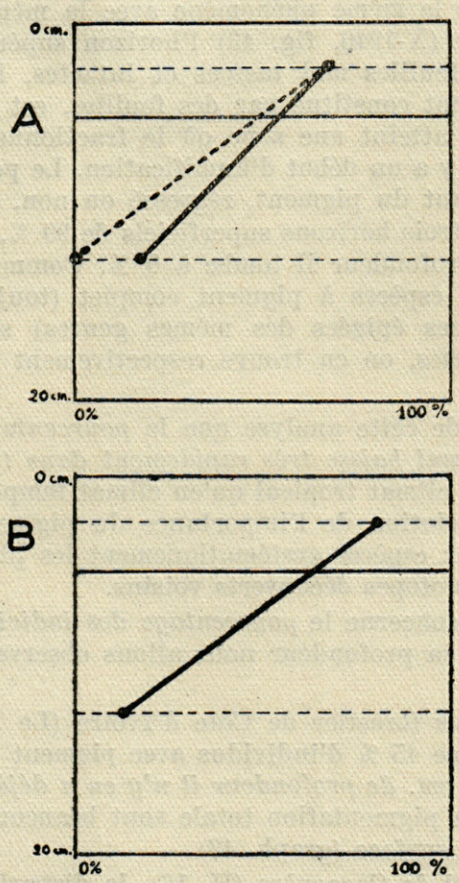


Fig. 44. — Régression des organes visuels en fonction de la profondeur en sous-bois de Côte d'Ivoire.
A, trait plein, pourcentages d'espèces ayant des yeux ; trait interrompu, pourcentages d'espèces à organes visuels non régressés.
B, trait plein, pourcentages d'individus ayant des yeux. pigment non réduit.

La régression des organes visuels porte également sur le pigment oculaire. Mais régression du nombre des yeux, et régression du pigment oculaire ne sont pas toujours corrélatives (par exemple chez les *Cyphoderopsis* Carp.) (1).

Si les formes *euédaphiques* typiques sont totalement dépourvues de pigment oculaire (*Isotomiella* fig. 17, p. 66) il exis-

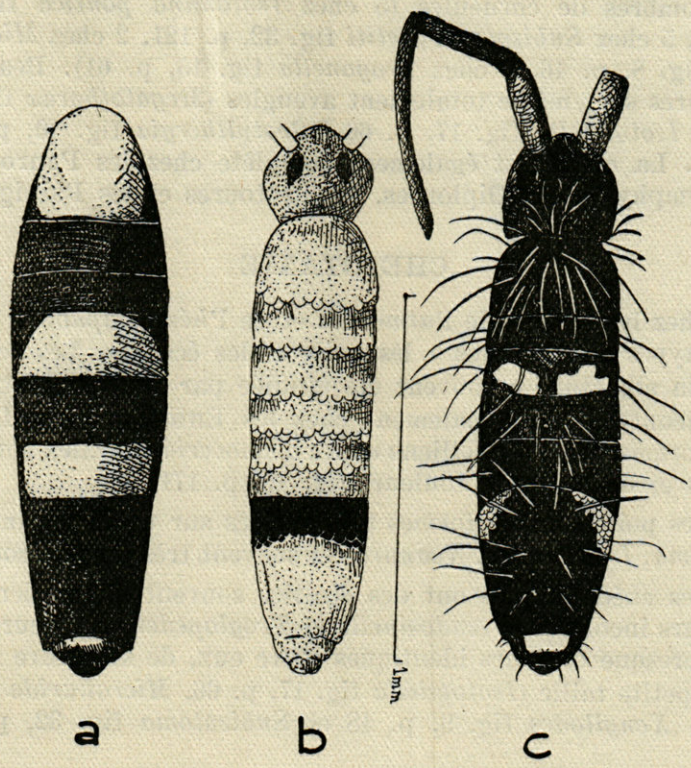


Fig. 45. — Aspects de *Lepidocyrtus* et *Lepidocyrtinus* pourvus de leurs écailles. a et b, *Lepidocyrtus*. — c, *Lepidocyrtinus* indéterminés. Sans leurs écailles ces individus sont presque totalement dépigmentés.

(1) JEANNEL (1943) trouve chez les Coléoptères cavernicoles une dualité d'origine : « Considérant les Coléoptères troglobies, on trouve de grandes différences entre les **Trechitae** et les **Bathysciitae** en ce qui concerne les yeux. Les **Trechitae** souterrains (**Duvalius, Aphaenops**, etc.) descendent d'ancêtres lucifuges dont les yeux étaient fonctionnels comme ceux des **Trechus** actuels ; aussi toutes les espèces troglobies connues ont-elles au moins une cicatricule visible à la place des yeux. Les **Bathysciitae** des cavernes, au contraire, n'ont jamais la moindre trace de leurs organes visuels, c'est que leurs souches lucicoles étaient, sans aucun doute déjà privées d'yeux, comme la **majorité des espèces du même groupe qui vivent encore actuellement dans les mousses et les amas de feuilles mortes des forêts humides ».**

te cependant un certain nombre d'espèces ayant encore du pigment sous les cornéules (*Subisotoma* fig. 32, p. 121).

On ne sait pas encore ce que deviennent les organes photorécepteurs chez les euédaphiques. Cette question devra être étudiée.

Chez les formes *euédaphiques* il y a en général diminution des nombres de cornéules (5 chez *Isotomina pontica* fig. 33, p. 122, 5 chez *Subisotoma Petiti* fig. 32, p. 121, 2 chez *Micranurida* fig. 8, p. 46, 6 chez *Trogonella* fig. 15, p. 61). Beaucoup de genres sont même totalement aveugles (*Megalothorax* fig. 20, p. 75, *Isotomiella* fig. 17, p. 66,*Paleotullbergia* fig. 40, p. 163, etc...). La cécité est également complète chez les Pauropodes, les Symphyles, les Diploures, les Protoures et les Palpigrades.

CHETOTAXIE

Chez les formes de l'*atmobios* et de l'*hémiédaphon* il existe deux types de phanères : les poils et les écailles. Les écailles, dont la structure a souvent été étudiée par les systématiciens, se rencontrent principalement chez les Entomobryiens Lepidocyrtiformes, les Paronelliens et les *Tomoceridae*. Elles sont très denses et de brillante couleur (fig. 45, p. 171).

Les poils sont de formes très variées sur un même individu (*Isotoma, Isotomurus, Neanura*) et souvent très longs (*Isotoma*).

Les euédaphiques ont des écailles souvent moins denses et toujours incolores (*Pseudosinella* et *Troglopedetina*). Leurs poils sont presque toujours identiques entre eux, de structure simple et de petite taille (*Isotomiella* fig. 17, p. 66, *Micranurida* fig. 8, p. 46, *Xenyllodes* fig. 9, p. 48 et *Subisotoma* fig. 32, p. 121.

LES TRICHOBOTHRIES

Il existe chez un grand nombre d'Arthropodes des poils sensoriels d'un type tout à fait spécial. Ces poils, appelés trichobothries, sont articulés sur une membrane et leur embase est dilatée. Un nerf, et souvent un muscle, y aboutissent. Les trichobothries sont principalement réparties chez les Arachnides, sur les pattes primitives ou modifiées, chez les Myriapodes, Pauropodes et Symphyles et chez les Insectes sur le corps. On trouve chez les Coléoptères des formations spéciales, les « fouets » de l'élytre, qui peuvent leur être homologués.

Le rôle des trichobothries n'est pas encore bien éclairci. Bonadona (1947) pense qu'on pourrait les comparer à des hygro-

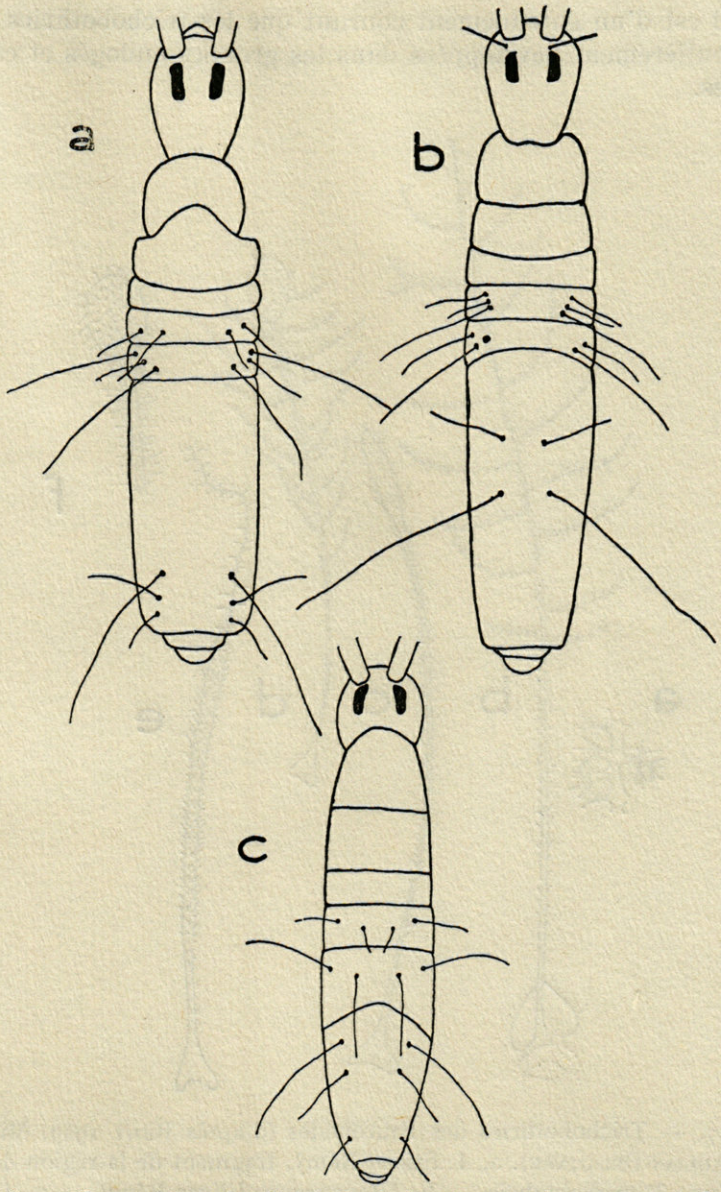


Fig. 46. — Répartition des Trichobothries dans trois genres. a, *Campylothorax longicornis* Schott. — b, *Paronella* sp. — c, *Lepidocyrtinus* sp.

mètres. Pour le moment, force nous est de nous en tenir aux hypothèses.

Il est d'un entendement courant que les trichobothries sont particulièrement développées dans les groupes endogés et cavernicoles.

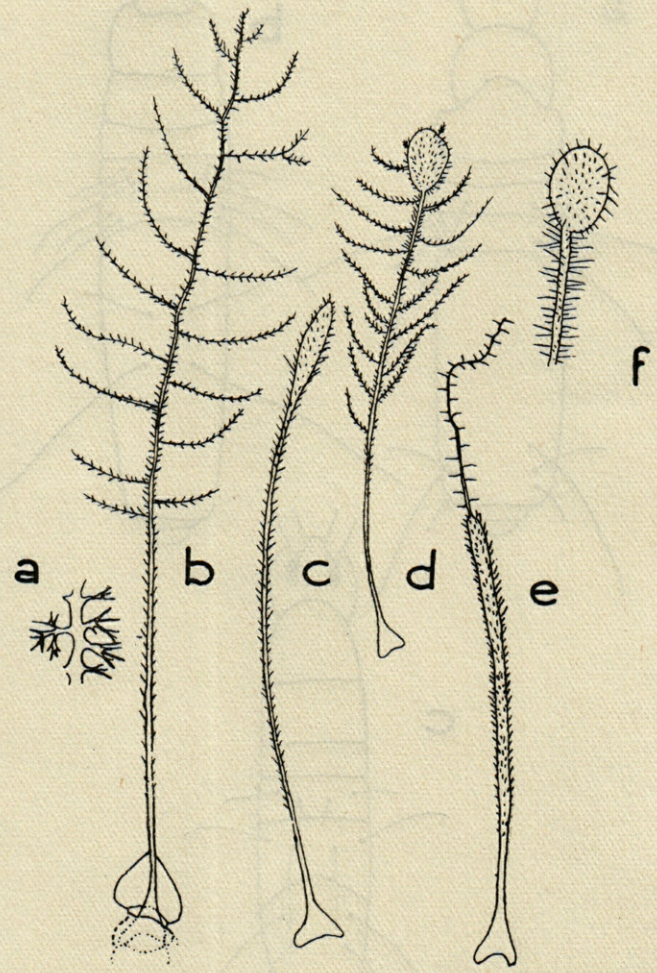


Fig. 47. — Trichobothries des Pauropodes (d'après Rémy 1949, Mission Paulian-Delamare). a, *A. liticen* Rémy, fragment de la région distale d'une 3e trichobothrie. — b, *Allopauropus liticen* Rémy. — c, *A. caldarius* Rémy. — d, *A. tenuis* Rémy. — e, *A. Delamarei* Rémy. — f, *A. pachypus* Rémy.

Pour en juger, nous allons passer en revue les groupes qui possèdent des trichobothries parmi ceux qui sont dominants dans le microgenton du sol.

1° *Les Collemboles* ne possèdent pas tous les trichobothries, bien loin de là. Des groupes entiers, parmi les plus importants tant du point de vue des genres que des espèces, en sont dépourvus. On n'en trouve pas chez les *Arthropléones* primitifs : Hypogastruriens, Onychiuriens, Tullbergiens, Pseudachorutini. Il faut cependant remarquer que l'on observe chez un certain nombre d'Hypogastruriens des poils modifiés dont le rôle est probablement superposable, ce sont les *setae sensuales*. J'ai décrit et figuré de tels phanères chez une belle espèce cavernicole des Pyrénées-Orientales, le *Schafferia pouadensis* Delamare. Qu'il me suffise de rappeler que, chez cette espèce, les *setae sensuales* sont disposées selon la formule suivante : 2 paires sur le mésothorax, 2 paires sur le métathorax, 1 paire sur chacun des segments abdominaux à l'exception du dernier qui en est dénué. Ces poils sont de structure identique aux poils voisins, mais ils sont nettement plus minces. Leur embase ne présente pas de spécialisations analogues à celles des trichobothries.

La présence des *setae sensuales* n'a rien à voir avec la vie dans le sol, c'est un caractère de la lignée. On retrouve ces formations chez les espèces épigées ou aquatiques. Chez les Achorutini il existe des poils spéciaux, situés contre les macrochètes, qui peuvent être homologués aux *setae sensuales*. Leur étude n'a pas encore été faite par le détail. Les espèces de cette tribu vivent dans la litière, sous les écorces et dans les champignons et ne peuvent pas être considérées comme terricoles profondes.

Les trichobothries proprement dites, en général abdominales, se rencontrent dans les groupements systématiques suivants : Entomobryiens, certains Isotomidae, Isotomurini, Tomoceridae, Oncopoduridae, Cyphoderidae, et chez tous les Symphypléones.

L'existence de trichobothries thoraciques est propre à deux familles, les Tomoceridae et les Oncopoduridae. Leur présence chez les Oncopoduridae était connue depuis longtemps. J'ai pu m'assurer de leur existence chez les Tomoceridae. Chez ceux-ci cependant les trichobothries thoraciques restent toujours de très petite taille. C'est pour cette raison qu'on ne les avait pas encore remarquées. Pour de nombreuses raisons, DENIS, puis BONET ont été amenés à penser que ces deux familles sont extrêmement voisines.

En fait, et c'est là une constatation importante, tout laisse à penser que *le nombre et la répartition des trichobothries chez les Collemboles tient à des causes phylogéniques internes et n'a rien à voir avec l'influence du milieu.* Chaque famille, chaque phylum, possède une répartition des trichobothries qui lui est propre. Cette répartition résiste à l'installation, même depuis des temps immémoriaux, dans des biotopes divers selon les espèces.

Une espèce tropicale très caractéristique, le *Campylothorax longicornis* Schött (fig. 52), fréquente en Côte d'Ivoire, possède des trichobothries de très grande taille, ainsi d'ailleurs que des macrochètes hypertrophiés et un certain nombre de caractères hypertéliques. Or cette forme est typiquement corticole, abondante sous les premières couches de feuilles de la litière. Elle ne peut absolument pas être considérée comme habitante du sol lui-même.

Les trichobothries sont-elles également de grande taille chez les habitants des horizons profonds du sol ?

On peut dire qu'il n'en est rien en règle générale.

De nombreux groupes en sont dépourvus, quant aux espèces de profondeur pourvues de trichobothries elles appartiennent à deux ensembles. Il existe tout d'abord un certain nombre d'espèces appartenant à des genres ou à des espèces que l'on trouve également en surface, c'est le cas des *Lepidocyrtus* de petite taille, qui peuvent s'infiltrer assez profondément (jeunes de *Lepidocyrtus pistiae* Delamare par exemple).

A un second contingent appartiennent des espèces appartenant à des groupes vivant toujours dans le sol et pouvant, de ce fait, être considérés comme terricoles stricts. Ce sont, par exemple, les *Oncopodura* et les *Troglopedetina* Delamare. Quand on les étudie d'un peu près, et en tenant compte de la phylogénie, on voit qu'il s'agit de formes inféodées au sol depuis longtemps. Leur morphologie montre nettement qu'ils ont gardé tous les caractères phylogéniques inscrits dans leurs lignées. Ils n'ont en aucun cas acquis de caractères spéciaux en ce qui concerne leurs trichobothries. Nous avons vu plus haut que les *Oncopodura* Coll. et Shoeb. ont des trichobothries qui les apparentent à leurs propres alliés, les Tomoceridae dont ils se sont différenciés il y a certainement fort longtemps. Les *Troglopedetina* Delamare appartiennent à l'ensemble des Troglopedetiniens, apparentés à la grande famille tropicale des Paro-

nellidae. L'ensemble des Troglopedetiniens vit dans le sol depuis des temps immémoriaux. On en connaît dans les terriers du Rat-taupe en Afrique Orientale (DELAMARE DEBOUTTEVILLE 1945), dans le sol de Guinée (DELAMARE 1950), en Côte d'Ivoire (DELAMARE) et au Brésil.

Par ailleurs on connaît des *Troglopedetes* Abs. cavernicoles dans toute la région méditerranéenne (Espagne BONET, Portugal DELAMARE, Yougoslavie ABSOLON, Crête DELAMARE *in litteris*) et aux Indes (Selangor Cave CARPENTER) ainsi qu'en Birmanie ; c'est-à-dire sur tout le parcours de l'ancienne Mésogée. Les trichobothries sont de structure identique dans les deux cas. Là encore nous constatons que, malgré les diversités d'une longue histoire, le caractère envisagé n'a pas varié malgré de notables changements de milieux.

Pour conclure en ce qui concerne les Collemboles, nous dirons que *les trichobothries se présentent dans la totalité des cas comme un caractère ancien, paléogénétique, n'ayant rien à voir avec une adaptation à la vie en profondeur dans le sol.* Les espèces chez lesquelles elles sont hypertrophiées sont hypertéliques pour de nombreux autres caractères et se présentent à bien des points de vue comme des fins de séries phylétiques (*Campylothorax* Schött). Ni leur existence ni leur développement ne sont fonction de la vie dans le sol.

2° *Les Pauropodes* possèdent tous des trichobothries. Ces phanères sont donc également chez eux un caractère phylogénique ancien.

En général les trichobothries des Pauropodes sont de structure relativement simple. Mes recherches sur la microfaune des sols de France ne m'ont rien fourni de particulièrement intéressant. Par contre j'ai eu l'occasion de récolter en Côte d'Ivoire un certain nombre d'espèces remarquables quant à ce caractère. Le Professeur REMY, qui a bien voulu étudier ces échantillons, en a donné des figures frappantes (fig. 47). Chez *Allopauropus liticen* Remy les trichobothries sont triplement rameuses et en forme d'arbre, chez *A. tenuis* Remy cet arbre se termine par un renflement distal. Chez *A. pachypus* Remy les branches latérales ont complètement disparu et il ne subsiste plus que le renflement terminal et les barbules latérales (fig. 47, F). Deux autres espèces *Allopauropus caldarius* Remy et *A. Delamarei* Remy présentent des trichobothries, mais moins ramifiées. Chez la première on trouve une structure analogue à celle

de *A. pachypus* mais le renflement terminal est plus allongé, chez la seconde l'axe de la phanère est épaissi dans sa partie proximale et filiforme dans sa partie distale (fig. 47, E). De telles caractéristiques sont remarquables, mais lorsqu'on se place du point de vue de l'habitat on peut faire les constatations suivantes. Toutes ces espèces ont été récoltées dans tous les biotopes prospectés, horizons variés du sol, sol suspendus, sols d'épiphytes, terriers de Mammifères, nids de Termites, etc... On ne constate aucun parallélisme entre le développement des trichobothries et la vie en profondeur.

M. Remy ne semble pas penser que les caractères morphologiques des trichobothries ont une grande importance phylogénétique. Il semble qu'il les considère comme de simples caractères spécifiques. Au sujet d'*Allopauropus liticen* Remy dont les trichobothries sont très spéciales il dit « elle est étroitement apparentée à *A. longisetus* qui n'est connue que de Bulgarie, elle s'en distingue par les caractères des trichobothries I, II et IV qui portent de longs rameaux et par ceux de la plaque anale, qui est dépourvue de cornes latéro-postérieures pointues. »

La conclusion au sujet des Pauropodes sera donc la même que pour les Collemboles. Il s'agit en l'occurence d'un caractère ancien réparti dans tout le groupe et n'ayant certainement aucune valeur d'adaptation au milieu.

3° *Les Acariens* permettent de constater des faits du même ordre. Quand ils possèdent des trichobothries, la systématique montre toujours qu'il s'agit d'un héritage phylogénique ancien. D'ailleurs, en raison de leur meilleure protection contre le dessèchement, ils vivent fréquemment dans des milieux où le déficit de saturation peut ne pas être négligeable et n'en gardent pas moins, dans ce cas, les trichobothries de leurs congénères qui vivent dans le sol et dans les milieux humides.

4° Mêmes remarques pour *les Pseudoscorpions* qui sont toujours pourvus de trichobothries, chez lesquels elles ont une grande importance en systématique. Vachon pense que dans bien des cas la répartition de celles-ci sur les pattes-mâchoires est tellement fidèle du point de vue phylogénique qu'il n'hésite pas à considérer que certaines espèces à nombre de trichobothries réduit se sont formées par tachygénèse à partir d'espèce ayant un stock plus complet.

Là encore nous sommes amenés à constater qu'il s'agit d'un caractère ancien n'ayant rien à voir avec une adaptation écologique actuelle.

5° *Les Coléoptères,* pour finir, ne nous retiendront que quelques instants. Nous avons dit plus haut, en effet, que les fouets des élytres ont une structure analogue à celle des trichobothries. JEANNEL (1943, les Fossiles vivants des Cavernes) pense que « si les Coléoptères troglobies, comme les *Aphaenops,* ont parfois plus de soies sensorielles que les espèces épigées, ce n'est pas qu'il leur ait poussé des soies supplémentaires, mais c'est que ces troglobies, reliques de faunes disparues, ont conservé le grand nombre de soies primitives que les lignées épigées actuelles ont perdu par spécialisation progressive. »

L'opinion de JEANNEL rejoint ce que nous disions au sujet des Collemboles, des Pauropodes, des Acariens et des Pseudoscorpions. Si nous passions en revue tous les groupes qui ont des représentants dans le sol et qui possèdent des trichobothries il ne fait aucun doute que nous arriverions aux mêmes conclusions.

La seule conclusion qui s'impose est la suivante :

Si un certain nombre de groupes vivants dans le sol possèdent des trichobothries, la raison en est purement phylogénique. Leur inféodation au sol, acquise dans la plupart des cas depuis fort longtemps, tient à des caractères physiologiques qui ont éliminé ces groupes des biotopes à microclimats trop irréguliers.

Y a-t-il une adaptation statistique en ce qui concerne les trichobothries ?

Reste à savoir si du point de vue numérique il n'y a pas une majorité d'individus qui sont pourvus de trichobothries dans le sol. Si c'était le cas on pourrait en déduire que le fait d'en posséder est un caractère de préadaptation tendant à faciliter la vie dans le sol. En sous-bois dense de Côte d'Ivoire (H. 12) on observe (fig. 48) que le pourcentage d'espèces pourvues de trichobothries est de 56 % dans l'horizon superficiel. Dans l'horizon directement sous-jacent il y en a 59 % puis le pourcentage tombe à 45 %. A la lisière de la forêt dans un sol de Cacaoyère (H. 16) le pourcentage des espèces qui en sont pourvues dans les deux horizons de surface, c'est-à-dire entre 0 et 20 cm. reste constant et est de 46 %.

On peut donc dire qu'il n'y a pas plus d'espèces pourvues de trichobothries en profondeur qu'en surface. Il y a cependant une restriction à faire pour des raisons faciles à saisir. Quand on atteint une certaine profondeur il arrive un moment où il n'y a plus qu'un tout petit nombre d'espèces et d'individus.

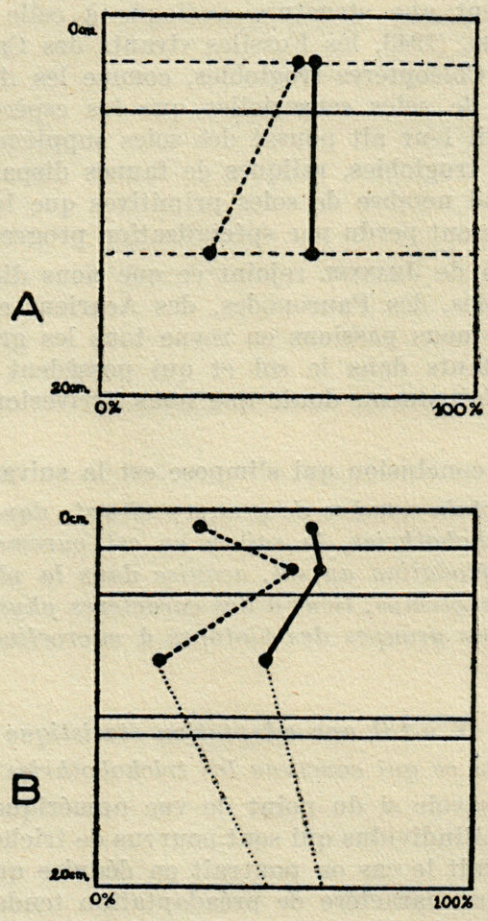


Fig. 48. — Développement des trichobothries en fonction de la profondeur.

A, en bordure de la forêt du Banco, sol de Cacaoyère (H. 16). Trait plein, pourcentages d'espèces avec trichobothries ; trait interrompu, pourcentages d'individus avec trichobothries.

B, en sous-bois dense (H. 12). Trait plein, pourcentages d'espèces avec trichobothries ; trait interrompu, pourcentages d'individus avec trichobothries.

A ce moment il n'y a, dans la plupart des cas, que des Pauropodes. On aurait donc une brusque augmentation du pourcentage des espèces pourvues de trichobothries mais il est évident que si les Pauropodes pénètrent en profondeur plus que d'autres animaux, ce n'est pas en raison de leurs trichobothries puisque leur possession est caractéristique de l'ordre.

Analysons maintenant ce qui se passe à l'échelle des individus. En sous-bois (H. 12) il n'y a en surface que relativement peu d'individus pourvus de trichobothries (26 %). Au niveau des radicelles le pourcentage atteint 52 %, puis dans l'horizon directement sous-jacent il tombe à 16 %.

L'augmentation brusque dans l'horizon des radicelles est due à la non-pénétration des animaux de surface qui vont se cacher le jour dans la litière mais ne pénètrent jamais profondément. Dans les deux horizons proprement terricoles (que j'appelle dans ce profil, horizon à radicelles et horizon à radicules) le pourcentage des individus pourvus de trichobothries s'abaisse très nettement. On constate le même phénomène en sol de Cacaoyère (H. 16) (fig. 48). *Il n'y a donc pas plus d'individus pourvus de trichobothries en profondeur qu'en surface.*

ORGANES POSTANTENNAIRES

Cet organe typique des groupes de la faune du sol, dont on retrouve l'équivalent chez les Protoures, les Pauropodes. les Diplopodes et certains Chilopodes, existe très souvent chez les Collemboles.

Chez les Pseudachorutiniens hémiédaphiques l'organe postantennaire, quand il existe, prend une forme assez complexe (*Aethiopella* fig. 12, p. 55), tandis que chez les euédaphiques il se simplifie considérablement (*Xenyllodes* fig. 9, p. 48, *Micranurida* fig. 8, p. 46) et devient nettement plus petit.

Chez les Isotomidae il existe normalement sous forme d'une fossette ovale relativement petite par rapport au diamètre des cornéules, alors que chez les euédaphiques il peut avoir augmenté de taille (*Subisotoma* fig. 32, p. 121), *Isotomina* fig. 33, p. 122) ou avoir complètement disparu.

Les *Onychiurus* et les *Tullbergia,* qui sont tous euédaphiques, possèdent des organes postantennaires de structure extra-

ordinairement compliquée. Sans avoir besoin de prolonger cette revue on voit donc que chez les euédaphiques l'organe postantennaire a réagi dans des sens différents selon les lignées sans que l'on puisse parler d'adaptation au sens strict du terme. Il a pu soit augmenter de taille, soit se simplifier, soit disparaître.

TAILLE DES ANTENNES

Chez les Collemboles de l'*atmobios* et de l'*hémiédaphon* les antennes sont bien développées (*Aphysa* fig. 19, p. 74, *Paronella* fig. 21, p. 78, *Sira* fig. 22, p. 82), tandis que les euédaphiques ont des antennes de très petite taille (*Paleotullbergia* fig. 40, *Megalothorax* fig. 20, p. 75, *Isotomiella* fig. 17, p. 66).

CARACTERES SENSORIELS ANTENNAIRES

L'organe sensoriel du troisième article antennaire comporte très fréquemment des sensilles globuleux chez les formes euédaphiques (*Paleotullbergia* fig. 40, *Onychiurus, Xenyllogastrura, Micranuridae* fig. 8, p. 46).

On observe un phénomène du même ordre sur l'organe sensoriel du quatrième article antennaire. Les sensilles olfactifs sont renflés et souvent de très grande taille (*Paleotullbergia* fig. 40, p. 163), il est facile de s'en rendre compte en comparant (fig. 49) les sensilles olfactifs des *Isotomiella* euédaphiques à ceux d'*Isotoma notabilis* Börn., hémiédaphique.

On n'observe aucune modification de la papille subapicale ni du sensille latéral.

RACCOURCISSEMENT DES PATTES

Les formes euédaphiques (*Paleotullbergia* fig. 40, p. 163, *Subisotoma* fig. 32, p. 121) ont des pattes nettement plus courtes que les formes de l'atmobios (*Campylothorax* fig. 52, p. 189) ou de l'hémiédaphon (*Paronella* fig. 21, p. 78).

La griffe a une taille normale chez les euédaphiques mais elle s'affine souvent et les lamelles dentaires s'hypertrophient (*Trogonella* fig. 15, p. 61, *Pseudosinella*).

FURCA

La furca régresse nettement chez les euédaphiques. Ses di-

vers segments s'ankylosent fréquemment et elle peut disparaître (*Paleotullbergia* fig. 40, p. 163, *Isotomina* fig. 33, p. 122, *Subisotoma* fig. 32, p. 121, etc.) dans beaucoup de genres.

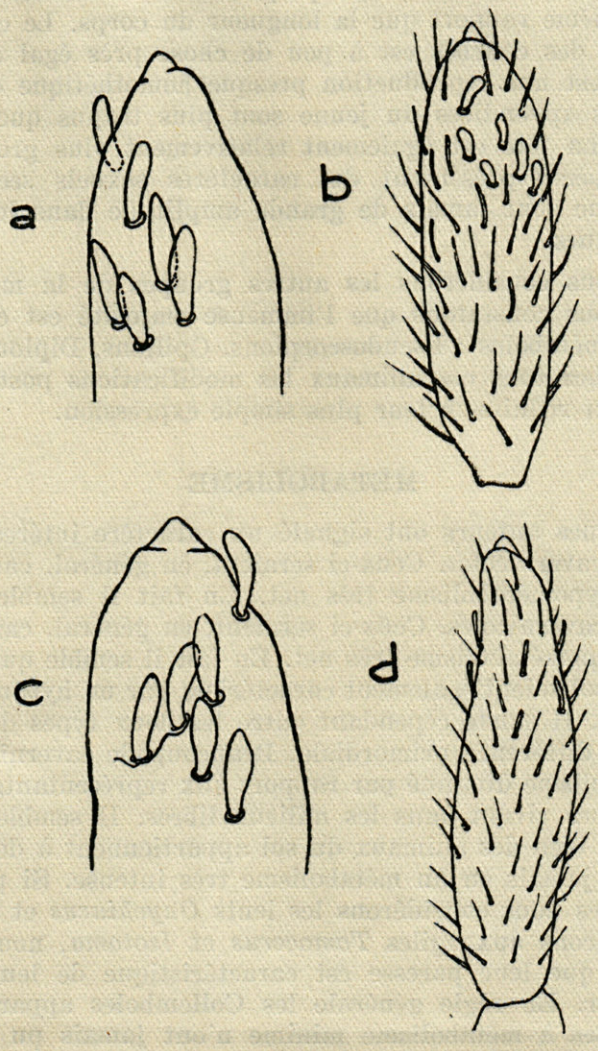


Fig. 49. — Caractères sensoriels antennaires des Collemboles. Quatrième article antennaire de : a, *Isotomiella africana minor* Delamare. — b, *Isotomiella minor* Schaffer. — c, *Isotomiella bidentata* Delamare. — d, *Isotoma notabilis* Börner.

CROISSANCE ET METAMORPHOSE

L'immense majorité des animaux constituant la microfaune du sol sont des amétaboles presque parfaits.

Chez les Collemboles la plupart des caractères croissent dans le même rapport que la longueur du corps. Le coefficient angulaire des courbes est à peu de chose près égal à l'unité. L'adulte est une reproduction presque homothétique du jeune. Seules les appendices du jeune sont plus trapus que ceux de l'adulte. La tête est également relativement plus grosse. Certaines espèces présentent des caractères sexuels secondaires, mais ils ne sont jamais de grande amplitude dans les lignées euédaphiques.

Si nous considérons les autres groupes de la microfaune du sol nous constatons que l'immense majorité est constituée par des amétaboles : Pseudoscorpions, Opilions, Diploures, Protoures. Chez tous ces animaux les modifications postembryonnaires sont réduites à leur plus simple expression.

METABOLISME

Quelques auteurs ont signalé un caractère intéressant des animaux cavernicoles. Ceux-ci seraient, en général, caractésisés par un hypométabolisme très net. En fait il semble que les animaux cavernicoles. Ceux-ci seraient, en général, caractérisés par un hypométabolisme très net. En fait il semble que les animaux du sol soient également caractérisés par un hypométabolisme relatif. Il existe cependant entre les deux types de peuplement une différence primordiale. Beaucoup de cavernicoles ont un métabolisme diminué par rapport aux représentants des mêmes groupes vivant dans les milieux libres. Il semble au contraire que bien des animaux du sol appartiennent à des lignées qui n'ont jamais eu un métabolisme très intense. Si parmi les Collemboles nous considérons les lents *Onychiurus* et que nous les comparons aux agiles *Tomocerus* et *Isotoma,* nous devons constater que leur paresse est caractéristique de leur groupe tout entier. En règle générale les Collemboles appartenant à des groupes à métabolisme minime n'ont jamais pu s'affranchir de la vie dans le sol ou dans les milieux qui en dépendent.

AUTOHEMORRHEE

L'autohémorrhée se rencontre dans un certain nombre de

familles de Collemboles. Sous sa forme la moins spécialisée elle se produit par des zones de chitine mince et particulièrement fragile. On aura alors une réaction hémorrhagique de grande amplitude pouvant aller jusqu'au « suicide réflexe ». C'est ce que l'on observe chez les *Arlesiella* (fig. 50) qui sont hémiédaphiques.

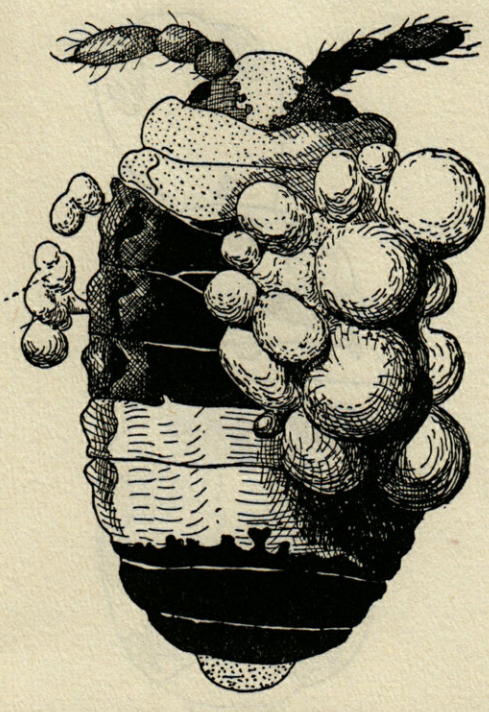


Fig. 50. — Un Pseudachorutidae hémiédaphique de Côte d'Ivoire. Phénomène d'autohémorrhée intense chez le Collembole *Arlesiella Monodi* (Delamare).

Chez les formes euédaphiques l'autohémorrhée se produit par des pores bien individualisés, à cadre chitineux, que l'on appelle les pseudocelles (*Onychiurus, Tullbergia,* KONCEK).

CORPS GRAS

Les cellules adipeuses et les cellules à urates (fig. 51 chez *Paronella*) ne sont pas plus développées chez les formes euédaphiques que chez les espèces de l'hémiédaphon.

RESPIRATION

Les Collemboles ne possèdent jamais d'organes respiratoires, à l'exception de quelques formes hémiédaphiques hydrophiles comme les *Sminthurides* qui vivent sur l'eau douce ou les *Actaletes* Giard qui sont marins et vivent au niveau de la zone à Laminaires dans la Manche. Les *Sminthurus,* qui sont des

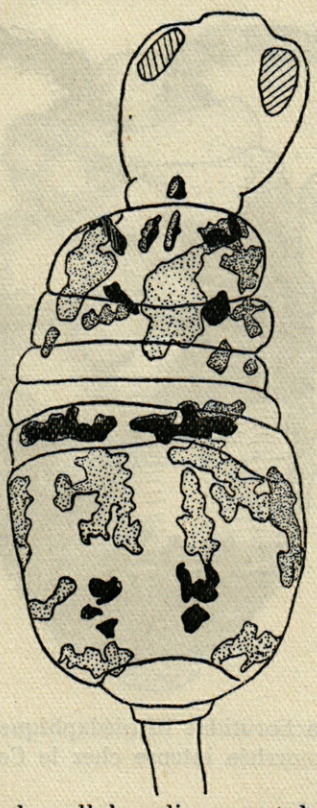


Fig. 51. — Répartition des cellules adipeuses et des cellules à urates chez *Paronella penicillata* Schött.

hémiédaphiques xérophiles, ont également un système trachéen rudimentaire situé à l'avant du corps.

Tous les autres Collemboles ont une respiration cutanée et sont, de ce fait, très sensibles au facteur humidité. Le tube ventral ou collophore qui porte des vésicules exsertiles a peut-être un rôle respiratoire.

Il est curieux de constater que l'absence d'organes respira-

toires, entraînant une respiration cutanée se retrouve dans beaucoup de groupes euédaphiques autres que les Collemboles. Les *Palpigrades,* ou *Microthélyphonides,* n'ont ni stigmates ni poumons, la respiration se fait peut-être par des vésicules exsertiles situées sous les segments abdominaux 4, 5 et 6.

Les *Symphyles* ont un système trachéen réduit avec une seule paire de stigmates postantennaires mais ils ont également sur les sternites des vésicules respiratoires.

Les *Pauropodes* n'ont pas de trachées, leur respiration est donc entièrement cutanée comme chez les Collemboles.

Chez les *Diploures* le système trachéen est souvent simplifié et peut même être absent. Il y a des vésicules respiratoires exsertiles sous les segments abdominaux.

On peut donc dire, en résumé, que la respiration cutanée est fréquente dans les groupes euédaphiques bien qu'elle ne soit pas obligatoire. Il existe souvent des vésicules exsertiles respiratoires.

STRUCTURE DU TEGUMENT

Le tégument chitineux est toujours mince dans les groupes inféodés au sol. Pour que la respiration puisse se faire par voie cutanée il faut d'ailleurs qu'il en soit ainsi.

Chez les Collemboles épigés la chitine est, dans la majorité des cas, complètement lisse (fig. 52, p. 189). Beaucoup d'espèces hémiédaphiques xérophiles ont même une chitine brillante et très fortement pigmentée (*Uzelia* fig. 39, p. 161, *Tetracanthella, Anurophorus,* etc...). Chez d'autres formes, qui ont à lutter contre une forte dessication, le revêtement écailleux, très dense, et dont les éléments sont étroitement chevauchés, assure la protection (*Lepidocyrtus, Paronella,* etc...).

Beaucoup de Collemboles hémiédaphiques hygrophiles ou mésophiles, ou encore presque tous les euédaphiques, ont un tégument très densément tuberculé, ce qui augmente leur surface dans de très grandes proportions (*Xenyllodes* fig. 9, p. 48, *Odontella* fig. 36, p. 147, *Paleotullbergia* fig. 40, p. 163, *Onychiurus,* etc...).

On ne peut cependant pas dire que la tuberculation du tégument soit un caractère exclusif de la vie dans le sol.

L'ADAPTATION A LA VIE DANS LE SOL

Nous nous sommes astreints à raisonner constamment à

l'échelle de la lignée de manière à ne pas être amenés à attribuer au sol une responsabilité dans l'acquisition de caractères qui ont été acquis, souvent, indépendamment du milieu, sous l'influence de facteurs purement internes.

Si les Pauropodes ont tous des trichobothries on ne peut pas dire que la vie dans le sol est la cause de la présence de ces trichobothries, cause qui aurait agi longuement au cours des temps géologiques. On ne peut en effet pas prouver que les trichobothries ne font pas partie du patrimoine héréditaire des Pauropodes au même titre que le nombre de leurs pattes. On n'a aucune certitude quant à l'action de la sélection écologique dans la formation de ce caractère.

Il n'en est pas de même lorsqu'un groupe présente constamment des caractères différents selon qu'il vit dans le sol ou dans les biotopes épigés. A ce moment si les différences s'observent à l'échelle de la lignée on peut affirmer que les caractères présentés par les espèces qui vivent dans le sol ont été acquis sous l'influence de la vie dans ce milieu, ou bien encore que d'autres ont été acquis par les espèces de la même lignée qui ont quitté ce milieu. Dans un cas comme dans l'autre on peut alors parler de sélection écologique car il devient évident que la possession de ces caractères est corollaire de la vie dans le sol.

Il est évident que ce raisonnement n'a plus aucune valeur si l'on s'adresse à des espèces appartenant à des lignées différentes. La seule réalité historique est la lignée. Des animaux ayant un patrimoine héréditaire différent et, de ce fait, des potentiels évolutifs non superposables, ont toutes chances de réagir différemment à une même cause.

Si les *Isotoma* épigés n'ont pas de trichobothries, tandis que les *Oncopodura* de la litière et du sol en ont, cela ne pose aucun problème. Les Isotomiens par définition n'en ont pas, et cela dans quelque milieu qu'ils vivent. Les Oncopoduriens, affiliés aux Tomocériens n'ont fait que développer celles qui étaient déjà présentes chez ces derniers.

C'est une simple question d'histoire des lignées qui conditionne le résultat final, l'évolution étant irréversible à cette échelle (consulter au sujet de l'irréversibilité de l'évolution, même pour de tout petits caractères, l'œuvre de l'acarologiste GRANDJEAN).

Pour conclure cette revue des caractères des euédaphiques,

nous constatons que la vie en profondeur dans le sol s'accompagne d'un certain nombre de modifications.

Les Collemboles de profondeur :

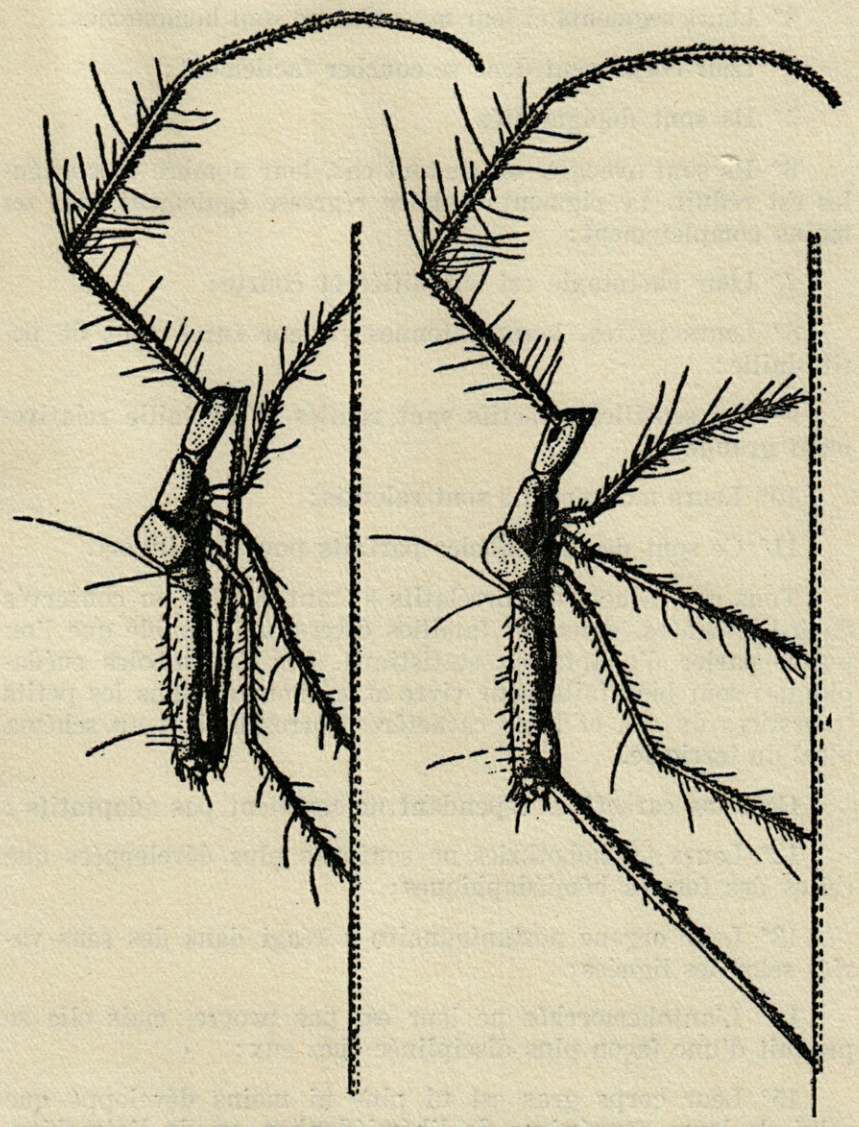


Fig. 52. — Un Collembole hypertélique de l'Atmobios, *Campylothorax longicornis* Schött, vivant sous les écorces en Côte d'Ivoire, avant et après le saut.

1° Sont tous de petite taille, de l'ordre du millimètre au maximum ;

2° Ils sont très allongés ;

3° Leurs segments et leur musculature sont homonomes ;

4° Leur corps peut donc se courber facilement ;

5° Ils sont dépigmentés ;

6° Ils sont aveugles ou en tout cas, leur nombre de cornéules est réduit. Le pigment oculaire régresse également plus ou moins complètement ;

7° Leur chétotaxie est simplifiée et courte ;

8° Leurs pattes, leurs antennes et leur furca sont de petite taille ;

9° Les sensilles olfactifs sont renflés et de taille relativement grande ;

10° Leurs mouvements sont ralentis ;

11° Ce sont des amétaboles parfaits pour la plupart.

Tous ces caractères corrélatifs s'étant révélés ou conservés dans les lignées, dans des familles diverses, il semble que l'on puisse parler d'adaptation statistique. Les Collemboles euédaphiques sont bien faits pour vivre et se mouvoir dans les petits interstices du sol, et leurs caractères correspondent au schéma idéal du terricole.

Certains caractères cependant ne semblent pas adaptatifs :

12° Leurs trichobothries ne sont pas plus développées que celles des formes hémiédaphiques ;

13° Leur organe postantennaire a réagi dans des sens variés selon les lignées ;

14° L'autohemorrhée ne leur est pas propre, mais elle se produit d'une façon plus disciplinée chez eux ;

15° Leur corps gras est ni plus ni moins développé que celui de leurs congénères de l'hémiédaphon ou de l'atmobios.

Si l'on songe aux adaptations à la vie planctonique, à la vie aquatique ou à la vie arboricole, on peut dire que les Col-

lemboles (ou les Pauropodes, ou les Symphyles) euédaphiques sont tout aussi adaptés à leur mode d'existence. C'est dans cet esprit que la notion d'*Edaphon* introduite dans la science par FRANCÉ, qui n'avait pas poussé l'analyse dans le détail, se trouve entièrement légitimée.

Il faut dire que cette adaptation des Collemboles euédaphiques à la vie dans le sol s'accompagne d'une relative homogénéité physionomique.

La diversité des formes spécifiques est grande dans l'atmobios et l'hémiédaphon. *Dans l'euédaphon les espèces appartenant à des familles très diverses, ont pris un aspect très uniforme.*

Il existe dans l'atmobios des espèces qui sont exactement l'inverse des Collemboles euédaphiques. Citons par exemple le remarquable *Campylothorax longicornis* Schött dont les antennes sont démesurées, les pattes fort longues, la chétotaxie très spéciale. Cette hypertélie joue même quant au fonctionnement des organes. La furca, organe du saut, est tellement développée que les muscles abdominaux sont souvent trop faibles pour la faire revenir en place pendant le saut. Il faudra alors qu'il se couche sur le flanc pour replier sa furca.

Il n'y a absolument pas d'hypertélie chez les Collemboles euédaphiques, tout au plus peut-on dire que certains genres ont acquis des spécialisations curieuses comme les poils abdominaux aplatis de *Paleotullbergia* n.g. (fig. 40, p. 163).

Cette adaptation des Collemboles euédaphiques est tout à fait superposable à celle des Copépodes qui vivent dans les sédiments marins. Les belles recherches de C.-B. WILSON, de REMANE, de WISZNIEWSKY et de PENNAK ont montré que le peuplement de ce milieu est tout aussi original que celui du sol.

DEUXIÈME PARTIE

Les dépendances du Sol

CHAPITRE XV

Les « Sols Suspendus » et les « Sols d'Epiphytes »

Eléments constituant la terre des touffes d'épiphytes ..... p. 196
Conditions écologiques des sols d'épiphytes .... p. 199
Existence de « sols suspendus » horizontaux en forêt tropicale ..... p. 199
Constitution des « sols suspendus » ..... p. 201
Peuplement des « sols d'épiphytes » et des « sols suspendus » ..... p. 202
1° *Peuplement d'épiphytes bas*
2° *Peuplement des « sols suspendus » élevés.*
Etude quantitative des peuplements ..... p. 207
Etude qualitative du peuplement en fonction de l'altitude ..... p. 207
Origine écologique des espèces ..... p. 212
Régime alimentaire ..... p. 213
Génèse du peuplement ..... p. 213
Remontée des espèces humicoles en position infracorticole ..... p. 214
Les facteurs microclimatiques forestiers ..... p. 218
Température de l'air en forêt
Humidité
Eclairement
Comportement hygrométrique le long des arbres p. 220
La question des terricoles ..... p. 220
Autres éléments faunistiques ..... p. 223
Comparaison avec les forêts tempérées ..... p. 224
Conclusions ..... p. 225

Les végétaux épiphytes, principalement Cryptogames vas-

culaires et Orchidées, sont extrêmement nombreux dans la forêt tropicale et contribuent à lui donner un aspect très particulier.

Entre les racines des plantes épiphytes, ou leurs crampons, et l'écorce de l'arbre, s'accumulent de petites quantités de terre qui constituent un milieu très spécial, ayant une origine particulière et présentant des conditions écologiques originales. Ce milieu humique discontinu, qui peut être considéré comme une dépendance du sol, doit logiquement être pris en considération dans une étude d'ensemble sur la faune des sols de la forêt tropicale. Il ne sera pas sans intérêt d'étudier le peuplement de ces petites accumulations dont le mode de formation n'est pas encore bien élucidé. Pour les caractériser nous emploierons par la suite l'expression « *sols d'épiphytes* ».

Eléments constituant la terre des touffes d'épiphytes

La terre accumulée entre les racines des épiphytes n'a pas la même composition que celle des horizons superficiels du sol en sous-bois forestier. Les matières végétales y sont très abondantes mais plus fractionnées que dans la litière du sol. L'enchevêtrement intense des racines du végétal s'oppose à un rapide entraînement des éléments les plus fins. Les précipitations atmosphériques n'atteignent pas directement les épiphytes, les pluies étant arrêtées par les denses frondaisons de la voûte.

Par contre l'eau étant canalisée le long des troncs, les éléments légers des « sols épiphytes » en contact avec le tronc sont lessivés par les gros orages de la saison des pluies. En fait, on constate souvent qu'après avoir tranché les principaux crampons de l'épiphyte, la touffe « vient » d'un seul tenant comme la motte agglomérée entre les racines d'une plante en pot. Nous verrons plus loin que la faune ne se trouve qu'à l'intérieur de cette touffe. Cette relative individualité du « sol d'épiphyte » est due à ce lessivage qui se produit contre le tronc. Dans les zones forestières très humides, en bordure de marigot par exemple, la zone superficielle de l'écorce se décompose contre le « sol d'épiphyte » qui perd son individualité pour donner naissance à un complexe saproxylique plus ou moins avancé où s'installent souvent de nombreux champignons et où dominent les Acariens *Tyroglyphidae,* les Collemboles *Pseudachorutes* et les prédateurs de cette microfaune.

Le végétal épiphyte apporte une importante contribution à

la formation du « sol d'épiphyte » par la décomposition sur place de ses vieilles feuilles et de ses vieux axes. Sur de jeunes arbustes j'ai pu observer de jeunes épiphytes, récemment installés, n'ayant que deux ou trois feuilles. Leurs racines prenaient directement appui sur le tronc sans que l'on puisse constater la moindre accumulation de matières végétales en décomposition.

A cet important apport autochtone il faut ajouter des éléments résultant de la « corrosion » de l'écorce de l'arbre sous l'effet des racines ou des crampons de l'épiphyte. Cette corrosion est facilitée par l'humidité constante entretenue par l'épi-

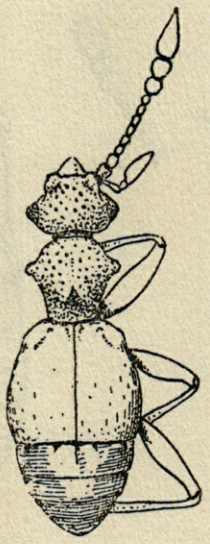


Fig. 53. — Un Psélaphide, *Coryphomus denticollis* Jeannel (n.sp.) des sols d'épiphytes de Côte d'Ivoire (25 m.) dont les affinités sont orientales.

phyte. Elle peut, à la longue, ne pas être négligeable. Nous avons vu telle touffe d'épiphyte, âgée et très développée, ayant creusé dans l'arbre une cavité telle qu'on pouvait croire l'arbre creux avant l'installation de la plante. L'auréole de décomposition du bois sous l'effet de l'humidité causée par la présence de l'épiphyte était cependant fort nette.

Il faut également prendre en considération tous les éléments végétaux tombant de la voûte, arrêtés au passage. L'importance d'un tel apport semble être énorme.

Peut-être faudrait-il songer également aux poussières atmosphériques qui tombent, ici comme partout ailleurs et qui, d'après les recherches de SCAETTA, peuvent être parfois importantes.

En maniant les « sols d'épiphytes » au binoculaire pour en étudier le peuplement on aperçoit des concrétions siliceuses pouvant atteindre un quart de millimètre de diamètre. Ces concrétions siliceuses pourraient provenir d'un remaniement sur place de la silice qui, selon Mlle A. BESSSON (1946), est abondante dans les bois tropicaux. Cet auteur fait remarquer que les espèces tropicales sont plus riches en cendres et en silice que les

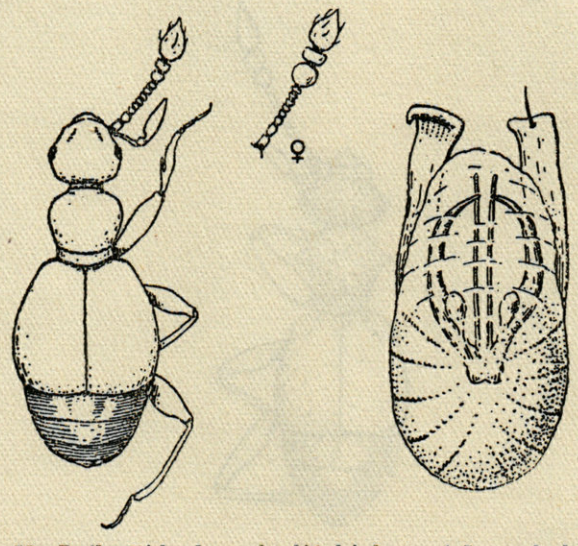


Fig. 54. — Un Psélaphide des sols d'éphiphytes (25 m. de haut) dont les affinités sont indomalaises. *Auchenotropis Pauliani* Jeannel (n.sp.) et son édéage (d'après JEANNEL).

espèces métropolitaines. Dans le *Parinarium robustum* (« Koaramon ») elle trouve 84,64 % de silice dans les cendres, chez *Pentaclethra macrophylla,* 1,30 %, chez *Turracanthus africana* (« Avodiré ») 0,59 %, chez le *Mimusops Hocklii* (« Makoré ») 35,60 %. Ces arbres, riches en silice, semblent vivre, selon l'auteur, au bord des eaux. La silice serait venue consolider leurs tissus gonflés d'humidité. Pour DEMOLON et BASTISSE (1944) la silice jouerait chez les végétaux le rôle de vecteur à l'égard de certains éléments, le fer en particulier, dont la migration s'ef-

fectuerait sous forme de complexe colloïdal où le métal dissimulé est protégé contre la précipitation.

Prenant note de ces intéressantes constatations de Mlle Besson nous indiquerons que les espèces qu'elle cite, loin de se cantonner au bord des eaux, se retrouvent partout dans la forêt secondaire ancienne du Banco.

Conditions écologiques des sols d'épiphytes

Les variations de température se font davantage sentir dans les touffes d'épiphytes que dans le sol. Les variations nychthémérales sont cependant minimes sous le couvert forestier ainsi qu'a pu le montrer R. Paulian (1947). La saturation en humidité est presqu'atteinte. L'éclairement à 2 ou 3 centimètres à l'intérieur de la touffe est nul.

On peut considérer que les sols d'épiphytes d'un certain volume présentent un microclimat analogue à celui des horizons superficiels du sol, la seule différence étant une permanence moins absolue. La composition physique rappelle celle de la litière de feuilles mortes et de la zone à radicelles.

On peut donc s'attendre à ce que les animaux vivant dans le sol puissent vivre également dans les « sols d'épiphytes ». Nous verrons plus loin que c'est ce qui a lieu effectivement.

Cette stabilité microclimatique peut ne pas se retrouver dans certains cas. En bordure de clairière, le long des sentiers forestiers, les épiphytes peuvent être soumis à une insolation importante et se dessécher notamment pendant la saison sèche, la plante parvenant cependant à survivre.

J'ai pu observer des touffes d'épiphytes en clairière du Banco dont la motte s'asséchait en surface entre les orages de la saison des pluies.

Existence de « sols suspendus » horizontaux en forêt tropicale

L'étude morphologique de la forêt tropicale permet de constater, outre la faible épaisseur d'humus et le rapide entraînement des matières organiques, outre l'existence de « sols d'épiphytes », l'existence d'une autre particularité lui conférant une haute originalité.

La prospection des strates les plus élevées de la végétation

nous a permis de constater l'existence de formations très spéciales que nous appelerons « sols suspendus ». Il s'agit des accumulations, parfois assez importantes, de matières végétales décomposées qui se sont maintenues sur la face supérieure des plus grosses branches. Les feuilles de la frondaison sus-jacente et les feuilles des épiphytes sont retenues sur ces plateformes parfois assez larges et se décomposent sur place.

Nous avons eu l'occasion de prospecter à fond une telle formation ayant vingt centimètres d'épaisseur et se trouvant à plus de 46 mètres d'altitude sur un gros arbre (*Parinarium*). Nous y avons retrouvé les divers horizons superficiels du sol à peine modifiés. (Pour l'exposé des méthodes de prospection des strates supérieures de la forêt et le mode d'installation des miradors, voir PAULIAN 1947, *Encyclopédie biogéographique et écologique* II.)

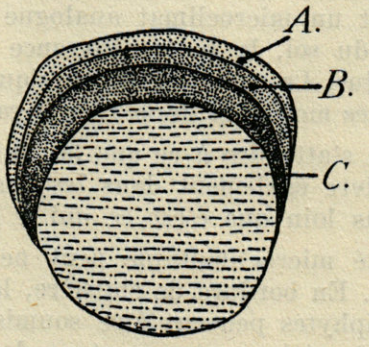


Fig. 55. — Coupe schématique dans un sol suspendu.

Les divers horizons se superposent de la façon suivante :

A. Une zone superficielle de 6 cm. d'épaisseur, principalement constituée par un lacis dense de grosses radicules.

B. Une zone à radicelles de 6 cm. d'épaisseur.

C. Une zone humique de 8 cm. d'épaisseur.

Ces divers horizons sont naturellement plus épais que la face supérieure des branches, mais ils débordent largement sur les faces latérales en s'amenuisant progressivement (fig. 55).

Au cours de leur extension de telles formations englobent progressivement les touffes d'épiphytes préexistantes sur les

plateformes horizontales. Au stade le plus avancé de leur évolution les épiphytes tendant à régresser et une végétation secondaire, caractéristique du sous-bois secondaire, s'établit dans cet habitat aberrant qui lui offre des conditions d'existence possibles. C'est ainsi que l'on trouve des pieds de *Palissota* en pleine croissance voisinant avec les Orchidées épiphytes.

Ces *Palissota,* qui sont caractéristiques des bordures de chemin en sous-bois forestier, trouvent donc dans ce nouvel habitat des conditions de vie analogues.

Cette végétation des fourches est, en outre, caractérisée ainsi que l'a indiqué R. PAULIAN (1947) par *Asplenium africanum, Polypodium phymatodes* L., *Urera* sp. et des *Rhipsalis.*

Les *Palissota* constituent l'élément le plus original de cette association. Leur présence semble secondaire et conféré à l'association des « sols suspendus » une physionomie très particulière (1).

Les botanistes tropicaux connaissent bien la physionomie de ces agglomérations d'épiphytes et leur existence a été décelée par les premiers voyageurs. Mais elles n'avaient jamais encore été considérées comme des dépendances du sol et leur étude n'avait pas été amorcée par les zoologistes. Encore moins avaient-elles fait l'objet d'une analyse microfaunistique qualitative et quantitative. Avant d'aborder l'étude de leur peuplement j'insisterai sur quelques autres particularités morphologiques.

CONSTITUTION DES SOLS SUSPENDUS

L'étude de ces « sols suspendus », *véritables cas-limites,* devra être reprise par des pédologues biologistes.

Selon une analyse récente de PAULIAN (1950, Caractères des sols suspendus en forêts tropicales, Colloque d'Ecologie du C.N.R.S., 1951) les sols suspendus sont très riches en matières organiques (94 % de la matière sèche) n'ayant subi presqu'aucune humification. « D'autre part, le résidu minéral

(1) « La strate muscinale, selon STEHLE (1943), n'est pas à la fois une « strate herbacée et muscinale » comme on la désigne souvent dans les études écologiques sur les régions tempérées ; elle est discontinue et surélevée. La strate muscinale, par l'épiphytisme arboricole, s'étend depuis le sol jusqu'au sommet des grands arbres mais de façon discontinue aussi bien en élévation que le long du tapis inférieur ». Ces constatations sur la forêt des Antilles françaises sont pleinement valables en Côte d'Ivoire. Elles s'appliquent incontestablement aux groupements animaux des horizons superficiels du sol.

est constitué, pour 86 %, de cendres provenant de débris végétaux. L'élément proprement minéral ne représente qu'à peine 1 % de la matière sèche. Mais cet élément minéral comprend les minéraux qui se rencontrent dans le sol forestier voisin, à l'état figuré. L'apport de ces minéraux peut se faire, d'une part, par l'intermédiaire des pluies et du vent, d'autre part, et plus probablement, par les déjections des organismes terricoles qui ont gagné le sol suspendu : Oligochètes, Isopodes, certains Myriapodes. » (1).

PEUPLEMENT DES « SOLS D'EPIPHYTES » ET DES « SOLS SUSPENDUS »

Je donnerai ici la composition qualitative et quantitative d'un certain nombre d'échantillons prospectés et je confronterai en un tableau récapitulatif la totalité de mes résultats sur le peuplement des sols suspendus. J'extraierai de mes fiches quelques exemples caractéristiques.

1° Peuplements d'épiphytes bas

Un épiphyte sur un jeune arbre de 3 cm. de diamètre, situé à 1,40 m. de hauteur (H. 25) ne nous a fourni que 4 petits Acariens indéterminés pour un volume de 30 cm3. Ces Acariens appartiennent presque tous à des espèces promeneuses.

Sur le même arbre à 1,70 m. (H. 24) une autre touffe d'épiphyte constituée par 60 cm3 de terre accumulée entre les racines d'une jeune Fougère abritait le peuplement suivant :

---

(1) A titre d'indication je donnerai ici les résultats complets de l'analyse faite à l'I.R.S.M. (PAULIAN, **op. cit.**).

Echantillon de sol suspendu récolté à 7 m. du sol, dans une couronne d'**Asplenium nidum**, à la montagne d'Ambre (Madagascar) :

Humidité (Etuve à 110 °)	40,52	%.
Densité apparente	0,269.	
Résidu après calcination	6	% de la partie sèche.
Volatil	94	% de la partie sèche.
Matières minérales	14,2	% du résidu après calcination.
Acide humique	0,906	% de la partie sèche.

En ramenant à 100 de matière humide on obtient :

Eau	40,5	%.
Matières organiques	55,8	%.
Cendres	3,06	%.
Matières minérales	0,50	%.
Acide humique	0,04	%.

Les matières minérales comprennent surtout du quartz, peu altéré, du mica blanc, brillant, altéré, plus rare que le quartz, des concrétions ferrugineuses et des débris amorphes, peut-être du Feldspath.

ARACHNIDES : Acariens : Gamasiforme : *Labidostoma sp.* 1
Eupodide 2
INSECTES : Collemboles : *Cyphoderus* sp. 1
Isoptères : Termite ouvrier indéterminé 1
Hyménoptères : Larves et nymphe de Fourmis.. 2

Fourmis et Termites n'appartiennent pas en propre à ce peuplement puisqu'ils dépendent d'unités éthologiques indépen-

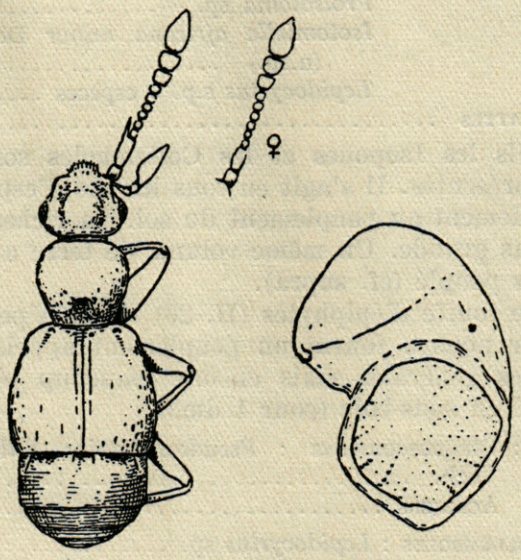


Fig. 56. — Un Psélaphide typique des sols suspendus de Côte d'Ivoire. *Microbatrisodes arboricola* Jeannel (n.g.n.sp.) (d'après Jeannel).

dantes. Le peuplement est donc composé de 4 individus appartenant à 3 espèces. Ceci est explicable si l'on tient compte du faible volume de la touffe et de sa relative sécheresse.

Un autre épiphyte situé à 3,50 m. (H. 30, le 29-VIII-1945) composé de racines et d'un peu de mousses, nous a fourni pour 2.000 cm3 le peuplement suivant :

ARACHNIDES : Acariens : *Tyroglyphides*..... 2
INSECTES : Collemboles : *Cyphoderus subsimilis* Delamare 20
Thysanoures : Lepismide sp. 10
Coléoptères : Scaphidiides : *Baeocera bancoensis* Pic. (n.sp.) 1

Ce qui représente encore, en fonction du volume, une grande pauvreté d'individus (33).

Sur un gros arbre, à 8 m. de haut, pour un volume de 500 cm3 (H. 11) en bordure de clairière nous avons trouvé :

ARACHNIDES	Aranéides : 2 espèces	2
	Acariens : Glyciphages	2
CRUSTACÉS	Isopodes	29
MYRIAPODES	Symphyles	1
INSECTES	Collemboles : *Pseudachorutes* 2 espèces	22
	Proisotoma sp. —	3
	Isotomiella africana minor Del. (n.sp.)	1
	Lepidocyrtus s.p. 3 espèces	12
	Blattes	6

Ainsi seuls les Isopodes et les Collemboles sont relativement bien représentés. Il s'agit en tous les cas d'espèces appartenant normalement au peuplement du sol. La richesse en individus n'est pas grande. Un même volume de terre au sol serait beaucoup plus peuplé (cf. supra).

Une autre touffe d'épiphytes (H. 26) située à peu près à la même hauteur nous a fourni un peuplement appelant les mêmes remarques générales mais encore beaucoup plus pauvre, bien que situé en sous-bois (pour 1 dm3) :

ARACHNIDES	Pseudoscorpions : *Pseudochthonius Billae* Vach.	1
	Acariens	4
INSECTES	Collemboles : *Lepidocyrtus* sp.	2
	Paronella sp.	2
	Paronella sp.	1
	Hemiptère	1
	Coléoptères : Elatéride. Larves	2
	Oothèque de Blatte	1

Il est inutile de poursuivre une telle énumération qui montre bien la pauvreté à la fois qualitative et quantitative du peuplement des épiphytes.

2° Peuplement des sols suspendus élevés

Nous prendrons ici deux exemples :

Sols suspendu à 25 m. de haut. — Les échantillons (H. 22 etc...) étaient situés sur le premier arbre prospecté. Le peuplement de l'un des prélèvements était le suivant pour 1 dm3 :

VERS	Oligochètes	3
CRUSTACÉS	Isopodes	27
ARACHNIDES	Aranéides : 7 espèces	7

	Opilions : *Conomma minima* Roew.....	2
	Pseudoscorpions	2
	Acariens : Bdelle sp.	3
	Gamaside	4
MYRIAPODES :	Diplopodes : Pselaphognatha.....	1
	Polydesmoidea	2
	Chilopodes : 2 espèces	6
INSECTES :	Collemboles : *Folsomina onychiurina.* D.	1
	Isotomiella africana minor Del. (n.sp.)	2
	Lepidocyrtus sp.	13
	Paronella nigromaculata Schött .	4
	P. penicillata Schött f. *obscura* Delam. (n.sp.)	6
	Cyphoderus subsimilis Delam. (n.sp.)	9
	Diploures : *Lepidocampa juradii afra* Silv.	17
	Thysanoures : Lepismidae	12
	Isoptères : *Eutermes minusculus* (?) Sjöst	2
	Dictyoptères : Blattes	10
	Homoptère : Auchenorhynque	1
	Coléoptères : Staphylinides : *Hypomedon speciosus* Cam. (n.sp.)	2
	Pachorhopala colorata Cam. (n.sp.)..	2
	Larves	16
	Scolytides	1
	Elaterides : larves	1
	Pselaphides : *Batristerus denticollis* Jeann. (n.sp.)	2
	Auchenotropis Pauliani Jeann. (n. sp.)	1
	Curculionides	1
	Carabiques	1
	Lépidoptères : Chenilles	3
	Hyménoptères : Formicidae : 4 espèces	34

Ce qui représente un peuplement très diversifié spécifiquement mais très hétérogène.

Sol suspendu à 45 m. — Nous étudierons ici le peuplement du « sol suspendu » (H. 32) dont nous avons donné plus haut (p. 200) la description. Nous avons vu qu'il se décompose en 3 horizons ayant respectivement A : 6 cm., B : 6 cm. et C : 8 à 10 cm. d'épaisseur.

L'ensemble du peuplement est le suivant :

A. (pour 2 dm3) :

ARACHNIDES : TARTARIDES : *Trithyreus* n.sp. 4
INSECTES : DICTYOPTÈRES : Blattes 2
COLÉOPTÈRES : Psélaphides :
Microbatrisodes arboricola Jeann. (n.g.n.sp.) 3
Zethopsinus (Zethopsellus) Delamarei Jeann. (n.sp.) 1

B. (pour 2 dm3) :

VERS : OLIGOCHÈTES 2
CRUSTACES : ISOPODES 4
ARACHNIDES : ACARIENS : Bdelles 12
MYRIAPODES : PSÉLAPHOGNATHA 18
POLYDESMOIDEA 2
CHILOPODES 2
INSECTES : COLLEMBOLES : *Heteromurus dubius* Del. (n.sp.) 10
DIPLOURES : *Lepidocampa juradii afra* Silv. 6
DICTYOPTÈRES : Blattes 6
ISOPTÈRES OU TERMITES 6
COLÉOPTÈRES : Psélaphides : *Microbatrisodes arboricola* Jeann. (n.g.n.sp.) ... 2
Trichoptérygiens sp. 8
Acrotrichis tropicalis (Paul.).... 2
LÉPIDOPTÈRES : chenilles 4

(L'*Acrotrichis tropicalis* a été également trouvé à La Bé)

C. (pour 2 dm3) :

MOLLUSQUES : GASTÉROPODES 1
ARACHNIDES : ARANÉIDES 1
ACARIENS 3
INSECTES : COLLEMBOLES : *Isotomiella africana minor* Delamare (n.sp.) 1
Heteromurus dubius Del. (n.sp.).. 3
Lepidocyrtus sp. 22
Megalothorax minimus Will. 3
Sminthurinien 2
DIPLOURES : *Lepidocampa Juradii afra* Silv. 6
DICTYOPTÈRES : Blattes 7
COLÉOPTÈRES : Psélaphides : *Microbatrisodes arboricola* Jeann. . 2

Staphylinides : larves	2
Lépidoptères : Tinéides, chenille	1

Etude quantitative des peuplements

Dans les sols suspendus, l'horizon superficiel comparable aux sols d'épiphytes de faible taille est à peu près inhabité, l'horizon moyen l'étant plus fortement et l'horizon inférieur étant plus pauvre mais exclusivement peuplé de formes de petite taille qui, à l'exclusion de quelques holométaboles, présentent toutes les caractéristiques des habitants profonds du sol : dépigmentation, cécité, développement des organes sensoriels. Beaucoup d'entre eux, nous reviendrons plus loin sur cette caractéristique importante, ont été considérés jusqu'à maintenant comme des endogés ou terricoles profonds. L'importance quantitative relative des peuplements des 3 horizons du sol suspendu étudié ici se traduit par les chiffres suivants : A = 5, B = 30, C = 17. Enfin, nous constatons que pour 100 individus au sol il n'y a que 40 individus dans le sol suspendu, ce qui correspond à un appauvrissement indéniable.

Etude qualitative du peuplement en fonction de l'altitude

La répartition dans nos échantillons des Vers, Arachnides, Crustacés et Myriapodes (tableau p. 208), des Collemboles (tableau p. 209) et des Insectes (tableau p. 210) est très instructive. Remarquons tout d'abord que nous enregistrons une grande lacune de notre documentation entre 8 m. et 20 m. de haut. Cette lacune est due aux difficultés techniques. Jusqu'à 8 m. la prospection a été menée grâce à une échelle en duralumin, à des cordes ou à des bambous fixés aux arbres, à partir de 20 m. elle a été effectuée par un treuil et toute l'installation montée par R. Paulian pour son étude de la voûte.

Ces tableaux nous permettent tout d'abord de faire quelques constatations d'ordre qualitatif.

1° Ce sont presque toujours les mêmes espèces, d'ailleurs peu nombreuses, que l'on observe dans les sols suspendus élevés situés à droite de la ligne double dans les trois tableaux ;

2° Aux faibles altitudes, les touffes d'épiphytes abritent

Microfaune des épiphytes en fonction de la hauteur.

Hauteur en mètres	0,50	1,40	1,70	2	2,50	3,50	6	8	20	25	30	40	40	45	45	50
N° de matériel	H 9	H 25	H 24	48	35	H 30	H 26	H 11	33	H 22	H 27	H 34	H 28	H 32 AB	H 32 C	H 31
VERS :																
Oligochètes sp.									+					+	+	+
MOLLUSQUES :																
Gastéropodes sp.										+				+	+	
CRUSTACÉS :																
Isopodes sp.	+			+				+		+	+			+	+	+
ARACHNIDES :																
Pseudoscorpions sp.										+		+				
Pseudochthonius Billae Vach.							+		+	+						
Opilions sp.				+						+						
Conomma minima Roew.										+						
Metalacurbs Simoni Roew.				+												
Tartarides : *Trithyreus* sp.											+			+		
Aranéides sp.	+							+		+	+			+	+	+
Acariens	+	+	+			+	+	+		+	+	+	+	+	+	+
Gamasiforme : *Labidostoma* sp.			+							+						
Eupodide sp.			+													
Tyroglyphides						+										
Glyciphages								+								
Bdelle : *Molgus* sp.										+						+
Oribatide : Galumnidae et Scheloribatidae											+			+		+
Thrombidiformes : *Thrombicula* sp.												+	+			
MYRIAPODES :																
Symphyles sp.								+			+					
Pauropodes									+							
Allopauropus sp.	+										+					
»								+								
»	+															
Pselaphognathes : *Lophoproctus dahomenon* Brol.					+					+	+			+	+	
Diplopodes										+	+	+		+	+	+
Chilopodes										+	+	+		+	+	+

un nombre d'espèces encore moins grand qui participeront toutes, plus haut, à la colonisation des sols suspendus. En définitive, à faible altitude le peuplement de chaque touffe d'épiphyte se présente comme une fraction du peuplement total des sols suspendus élevés ou des touffes d'épiphytes élevées ;

3° On constate en altitude la présence de groupes inattendus, les Tartarides, en particulier, semblent y être assez abondants. Au sol ils restent toujours relativement rares au Banco. Les Oligochètes arboricoles semblent également être assez nom-

Collemboles des épiphytes en fonction de la hauteur.

Hauteur en mètres	0,50	1,40	1,70	2	2,50	3,50	6	8	20	25	30	40	40	45	45	50
N° de matériel	H 9	H 25	H 24	48	35	H 30	H 26	H 11	33	H 22	H 27	H 34	H 28	H 32 AB	H 32 C	H 31
Pseudachorutes sp.	+												+			+
Proisotoma sp.		+									+					
Isotomiella africana minor Del. n.sp.	+							+	+	+	+	+	+	+	+	+
Folsomina onychiurina Denis					+					+	+					
Lepidocyrtus sp.				+			+	+	+	+	+	+	+	+		+
Paronella sp.							+	+	+			+				+
Paronella nigromaculata Sch. *pallida* n.var.										+						
Paronella penicillata Del. *obscura* (n.var.)										+						
Paronella villiersi anomala Del. (n.sp.n.var.)	+									+						
Cyphoderus sp.		+	+													
Cyphoderus distinctus Denis.	+															
Cyphoderus subsimilis Del. (n. sp.)						+			+	+						+
Heteromurus dubius Del. (n. sp.)	+													+	+	
Troglopedetina Del. (n.sp.)										+		+				
Megalothorax n.sp. Del.		+									+		+			
Megalothorax minimus Wittem.	+								+					+		
Sminthurinus (n.sp.)									+					+		
Ptenothrix n.sp.									+							

Insectes des épiphytes en fonction de la hauteur
(Collemboles exclus) (1).

Hauteur en mètres	0,50	1,40	1,70	2	2,50	3,50	6	8	20	25	30	40	40	45	45	50
N° de matériel	H 9	H 25	H 24	48	35	H 30	H 26	H 11	33	H 22	H 27	H 34	H 28	H 32 AB	H 32 C	H 31
Diploures : *Isojapyx* sp.	+															
Lepidocampa juradii afra Silv.					+					+	+		+	+		+
Thysanoures : Lepismidae ...						+				+						+
Dyctyoptères : Blattes sp. ..							+	+		+				+	+	+
Isoptères : *Eutermes minusculus* Sjöst.		+														
Psocoptères : *Archipsocus ghesquieri* Bad.														+		+
Homoptères : *Auchenorhynques*							+			+						+
Coléoptères :																A
Staphylinide :										A				L	L	LA
Hypomedon speciosus Cam. (n.sp.)										A						
Pachorhopala colorata Cam. (n.sp.)										A						
Psélaphides :	A									A	A			A	A	A
Batristerus denticollis Jean. (n.sp.)										A						
Auchenotropis Pauliani Jeann. (n.sp.)										A						
Microbatrisodes arboricola Jeann. (n.g.n.sp.).											A			A	A	
Zethopsinus (*Zethopsellus*) *Delamarei* Jeann. n.sp.).														A		
Ténébionides :																A
Cucujides :																A
Elatérides :							L			L						L
Buprestides :																L
Trichopterygiens : *Acrotrichis tropicalis* Paul. n.sp.															A	
Scolytides										A						
Scaphidiide : *Baeocera bancoensis* Pic. n.sp.						A										
Curculionide :										A						A
Carabique :										A						AL

(1) Pour les holométaboles : A=adultes ; L=larve.

Insectes des épiphytes en fonction de la hauteur
(Collemboles exclus) (*suite*).

Hauteur en mètres	0,50	1,40	1,70	2	2,50	3,50	6	8	20	25	30	40	40	45	45	50
N° de matériel	H 9	H 25	H 24	48	35	H 30	H 26	H 11	33	H 22	H 27	H 34	H 28	H 32 AB	H 32 C	H 31
Lépidoptères										L			L			L
Diptères			L								AL					LA
Hyménoptères : *Formicidae*		A						A	A	A	A	A	A			A
Bothroponera crassa Em.										A						
Ponera n.sp.																A
Ponera n.sp.																A
Ponera n.sp.																A
Pheidole corticicola Saut.																A
Crematogaster (*Decacrema*) *petiolidens*																A
C. (*Sphoerocrema*) *juvenia* Saut.																A
Monomorium jucundum Saut.																A
Paedalgus n.sp.		A									A					
Technomyrmex Foreli (Em.) *n.* var.										A						
Paratrechina grisoni For.												A				

breux ; il est probable qu'il s'agit d'espèces différentes de celles que l'on trouve au sol. Il y a une grande diversité d'Araignées et il est bien rare d'en trouver plusieurs exemplaires de la même espèce dans un échantillon ;

4° Des groupes considérés jusqu'à maintenant comme humicoles profonds, voire endogés, se trouvent, en forêt tropicale, au sommet des arbres. Cette constatation est, certes, au premier abord, la plus surprenante. Les Collemboles terricoles *Isotomiella africana* n.sp., *Folsomia onychiurina* Denis, *Heteromurus dubius* n. sp., *Troglopedetina* sp. et les *Megalothorax* sont tous caractéristiques des horizons non superficiels du sol forestier. Il ne s'agit pas de saproxylophages ordinaires mais de petits microphages fortement hygrophiles et lucifuges, ne résistant pas aux moindres variations microclimatiques. Leur présence dans les sols suspendus était, dans l'état actuel de nos connaissances, absolument imprévisible. Nous essaierons de l'expliquer plus loin.

La présence des Pauropodes est moins étonnante. La plupart du temps ces petits animaux vivent dans la litière de feuilles mortes au sol, mais ils peuplent fréquemment les bois en décomposition.

Origine écologique des espèces

Nous allons voir plus en détail quelle est la composition du peuplement et la provenance des diverses espèces qui le constituent.

1° *Des terricoles profonds ou endogés* caractérisés par leurs spécialisations morphologiques (euédaphiques au sens de Francé et Gisin) : ils sont complètement dépigmentés, aveugles (*Isotomiella, Folsomina, Megalothorax*), ou bien leurs yeux sont incomplètement régressés (*Heteromurus*). Certains présentent des caractères sensoriels originaux : les sensilles olfactifs sont particulièrement développés chez *Isotomiella,* extrêmement modifiés chez *Folsomina onychiurina* Denis où ils revêtent une forme complexe. Chez les petits Symphypléones *Megalothorax* le corps est pourvu en divers endroits de fossettes sensorielles très différenciées dont le rôle est d'ailleurs inconnu ;

2° *Des habitants de la litière de feuilles mortes du sol.* A ce contingent appartiennent les Tartarides *Trithyreus,* certains Collemboles des genres *Lepidocyrtus, Paronella, Pseudachorutes* et *Proisotoma.* Les Isopodes et la plupart des Acariens vivent normalement dans ce milieu, en particulier les *Thrombicula* qui viennent s'y nymphoser et les *Labidostoma, Molgus* et Eupodides prédateurs ;

3° *Des formes supra-corticoles typiques.* C'est le cas des Myriapodes Psélaphognathes, des *Lepidocyrtus, Paronella nigromaculata, P. penicillata* Sch., des *Ptenothrix* et des *Sminthurinus,* qui, les uns et les autres, se nourrissent normalement des Pleurococcales le long des troncs. Les Oribates, les Tyroglyphes et les Glycyphages se rencontrent aussi souvent dans cet habitat que parmi les feuilles mortes au sol ;

4° *Des saproxylophages* comme les Oligochètes, certains Pauropodes, des larves d'Elatérides et de divers Coléoptères ;

5° *Des xylophages* comprenant principalement les Coléoptères ;

6° *Des frondicoles* comme le Gastéropode ;

7° *Des prédateurs : Pseudochthonius Billae* Vach., Carabiques, Araignées, Chilopodes. Un Embolémide parasite de Blattes peut, à la rigueur, être classé dans cette catégorie ;

8° *Des ubiquistes* comme le *Lepidocampa juradii afra* Silv. qui, bien que cela puisse paraître extraordinaire, est la seule espèce de Campodé que nous ayons récolté non seulement au Banco, mais dans toutes les localités de Côte d'Ivoire prospectées et cela *dans tous les biotopes* (Fourmilières, Termitières, magnanières, sol, nids, terriers, haut des arbres, complexes saproxyliques, mangrove à *Ficus,* etc...). Les récoltes de VILLIERS au Nimba et en Côte d'Ivoire n'ont fait que confirmer cette universelle présence du *Lepidocampa Juradii afra;*

9° Des espèces appartenant à des circuits éthologiques nettement distincts du peuplement des sols suspendus. Il s'agit, en l'occurence des Fourmis et des Termites, ainsi que de leurs commensaux, parmi lesquels il faut ranger les Collemboles *Cyphoderus distinctus* Denis, *C. subsimilis* Delamare et un Lépisme, encore indéterminé, trouvé à diverses reprises ;

10° Des animaux propres au groupement de la voûte parmi lesquels les Blattes sont les plus caractéristiques.

RÉGIME ALIMENTAIRE

Dans le peuplement des sols suspendus il ne semble pas y avoir de déséquilibre entre les représentants des diverses fonctions alimentaires. Les prédateurs ne semblent pas en surnombre (*Pseudochthonius Billae* Vach., Carabiques, Fourmis, Acariens, *Thrombicula, Labidostoma, Molgus* et Chilopodes). Il y a une nette prédominance de microphages à régimes variés, la plupart se nourrissant de champignons dont ils broutent les hyphes ou dont ils absorbent les spores (Collemboles et Acariens variés, Pauropodes, etc...), certains se nourrissant plus exclusivement de bactéries : c'est le cas des petits *Megalothorax.*

GENESE DU PEUPLEMENT

Le mode de formation du peuplement des touffes d'épiphytes élevées est un chapitre nouveau et intéressant de la biologie tropicale.

Pour expliquer le peuplement des épiphytes on est tenté, au premier abord, de penser que le cheminement des formes ani-

males se fait sous les écorces. Envisageons-donc, tout d'abord, quelles sont les possibilités offertes par ce mode de progression.

Remontée d'espèces humicoles en position infracorticale

L'écorce présente deux faces qu'il est utile de distinguer du point de vue écologique ; les animaux qui empruntent la

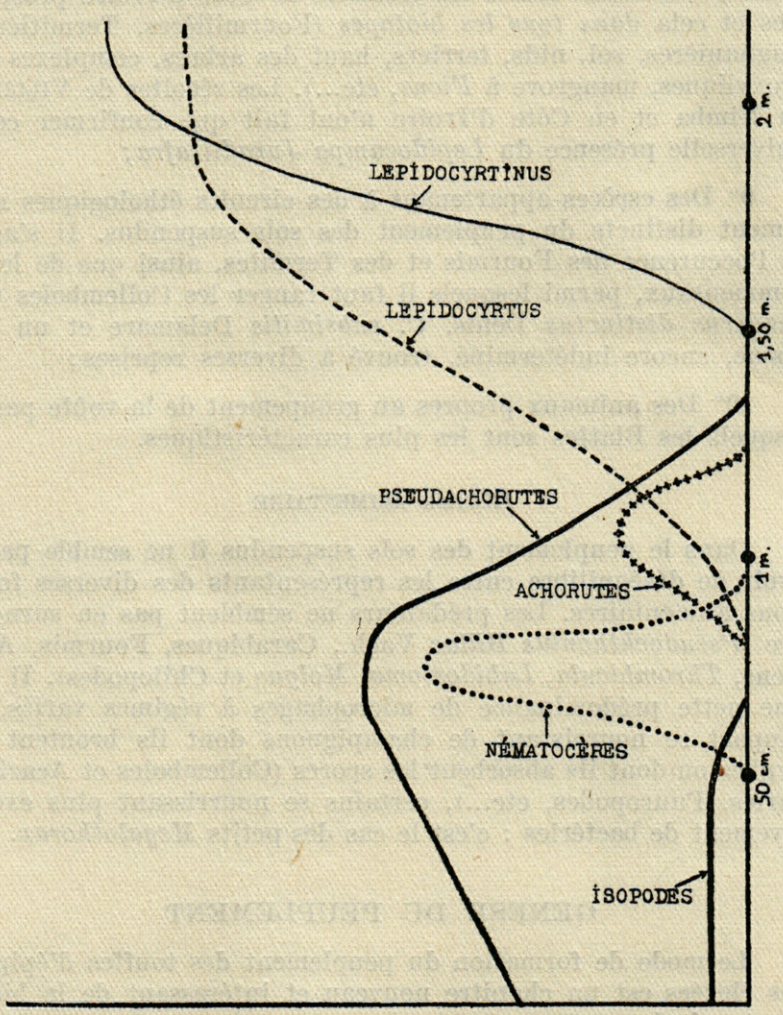


Fig. 57. — Répartition d'une faunule infracorticole en fonction de la hauteur (Le Banco).

face externe seront dits *supracorticoles,* tandis que les *infracorticoles* fréquentent la face interne tournée vers l'aubier.

Les faunules supracorticole et infracorticole sont essentiellement différentes.

Il est évident que la face supracorticale, soumise aux mêmes variations physiques que l'ensemble du sous-bois n'offre, en principe, aucune sécurité contre les intempéries. Que le soleil vienne à l'effleurer quelques instants et sa surface se dessèchera vite. Si les conditions n'y sont pas stables, nous verrons cependant, plus loin, dans quelle mesure des conditions hygrométriques très particulières font d'elle un lieu de passage possible pour les espèces humicoles grâce à l'existence des lieux de repos que sont les touffes d'épiphytes. Il n'en reste pas moins qu'un séjour de longue durée sur les écorces est incompatible avec la survie des espèces humicoles les plus fragiles. Il est inutile de préciser que les corticoles vrais descendront souvent par cette voie jusqu'au sol. Les *Lepidocyrtus* et les *Lepidocyrtinus* (Col.) doivent souvent aller y pondre. Les représentant européens de ces genres pondent en effet volontiers dans les milieux humides.

J'envisagerai maintenant les possibilités offertes par la face infracorticale. La position infracorticale semble, au premier abord, tout à fait propice à la remontée des faunes humicoles qui emprunteraient cette voie dès que des décollements de l'écorce suffisamment étendus le leur permettraient.

Cette zone infracorticale est en effet parfaitement protégée contre toutes variations du milieu extérieur. L'humidité y est permanente, élevée, et il n'y a jamais d'inondations suffisantes pour noyer ou balayer la faunule qui s'y installe. J'ai eu la possibilité d'étudier la répartition de plusieurs espèces humicoles sous les écorces d'un arbre mort sur pied, *en bordure de clairière* dans une zone très humide à quelques mètres du Banco. A la base de l'arbre l'humus et une grande accumulation de feuilles mortes abritaient les espèces habituelles du sol.

En soulevant l'écorce du bas vers le haut petit à petit et en observant, tout en capturant le plus vite possible et le plus intégralement possible, la faune qui se trouvait sous ces morceaux d'écorces, on arrivait à se faire de la faune infracorticole une image assez exacte. Le graphique 57 indique pour chaque espèce l'abondance en fonction de la hauteur. Le maximum de fréquence indiqué pour chaque espèce ne correspond pas à une

numération exacte, impossible à réaliser, mais à une impression d'ensemble notée immédiatement, sur le terrain, après une série d'observations précises. La méthode écologique habituelle qui consisterait à compter pour chaque niveau le nombre de bêtes récoltées permettrait de donner des chiffres nets mais serait en fait infiniment moins précise car, s'il est facile de ne pas laisser s'échapper un seul Collembole Achorutinien ou un seul Thysanoptère, il est impossible d'affirmer que l'on n'a pas laissé s'échapper un fort pourcentage de Collemboles Lepidocyrtiens par exemple.

Composition qualitative de la faunule

Collemboles : *Pseudachorutes Pauliani* Delamare (n.sp. *in litteris*) et *div. sp.* : le dernier à 1 m. 30, espèce présente dans l'humus de l'arbre, en assez grande quantité.

Achorutes (n.sp. *in litteris*) cette espèce rose, jaune ou vermillon selon les individus était particulièrement visible. Les *Achorutes* sont des humicoles typiques. Le premier trouvé à 80 cm., le dernier à 1 m. 20.

Isopodes : Exemplaires d'une seule espèce, dans le mètre inférieur. Remonte du sol.

Nématocères : Nombreuses larves et nymphes d'une espèce non identifiée, la première vers 50 cm., la dernière à 1 m. La plus grande partie entre 60 et 80 cm.

Thysanoptères : 2 ♀, vers 1 m. 50, de *Pygmaeothrips ferecaecus* Priesner.

Coléoptères Scolytides : 1 ex. vers 2 m.

Collemboles : *Lepidocyrtus Lamarcki* Delamare (n.sp. *in litteris*) 100 captures avant 1 m. 50. Très abondant ensuite ; le premier capturé à 80 cm. de haut.

Lepidocyrtinus sp. très abondant, à partir de 1 m. 50

Elatéride : 1 larve à 1 m. 50.

Caractéristiques de cette faunule. — D'une part quelques-unes seulement des nombreuses espèces qui pullulent dans les matières végétales en décomposition au pied de l'arbre sont parvenues à remonter en position infracorticole.

L'Isopode n'appelle aucune remarque particulière. Les Collemboles *Pseudachorutes* et *Achorutes* sont des espèces à pièces buccales suçeuses très modifiées, avec cône buccal pointu, qui ne peuvent vivre qu'en milieu très humide et picorent, pour se nourrir, bactéries, spores et diatomées.

D'autre part, dès 1 m. 50 de hauteur, on ne trouve plus sous l'écorce aucun élément humicole. Les corticoles pullulent désormais sans aucune compétition.

Le petit *Lepidocyrtus Lamarcki* Del., bleu, est très abondant sur tous les arbres, en position supracorticole ; il devient infracorticole dès que des fêlures de l'écorce lui en donnent la possibilité. Il semble se nourrir uniquement de spores de champignons (examen du tube digestif). Je l'ai trouvé sur le chapeau des *Polyporacées* et sur tous les arbres qui viennent d'être abattus. Le *Lepidocyrtinus,* gris et blanc, se rencontre très haut dans les arbres en position supracorticole.

L'observation du schéma bâti sur les données recueillies permet de constater qu'à partir de 1 m. 50 on ne trouve plus guère que des espèces normalement supracorticoles, à grandes possibilités de déplacement et qui, de ce fait, s'introduisent partout (1).

Donc, même en supposant que des soulèvements réguliers d'écorce constituent une voie possible pour l'acheminement vers les touffes d'épiphytes, ce qui n'est pas le cas, les humicoles hygrophiles (*Pseudachorutes, Achorutes,* Isopodes humicoles) ne semblent se livrer normalement par cette voie à aucune ascension notable. Ils trouvent là des conditions écologiques identiques à celles du sol et forment des colonies normales. En remontant (vers 1 m. 50 dans mon exemple) ils se heurtent à un mur infranchissable dû à un déficit de saturation incompatible avec leur existence. *L'amplitude des migrations verticales en position infracorticole est faible en ce qui concerne les humicoles hygrophiles.*

Ces constatations confirment mes remarques préliminaires. Pour l'explication du peuplement des « sols suspendus » il faut considérer la nécessité de relais par de nombreux « sols d'épiphytes » aussi rapprochés les uns des autres que possible. Les crevasses contenant des mousses et des lichens pourront, sur ce chemin, constituer des microstations propres à faciliter ce cheminement.

L'humidité de certaines mousses corticoles est suffisante pour qu'y vivent normalement des Collemboles du genre *Sminthurinus* qui sont exigeants sur ce point.

---

(1) Nous avons pu retrouver des **Lepidocyrtinus** jusque dans les termitières et dans les nids temporaires de la Fourmi Doryline **Anomma nigricans.**

LES FACTEURS MICROCLIMATIQUES FORESTIERS

Les grandes caractéristiques du climat général de lA.O.F. ne doivent pas être prises en considération dans le cadre de cette étude.

Elles ont, en effet, présidé à un incessant filtrage historique ayant façonné le peuplement de toute la région envisagée pour le rendre tel que nous l'observons actuellement. Le peuplement des sols d'épiphytes s'étant fait à partir des peuplements des biotopes directement voisins nous n'aurons à prendre en considération que les conditions microclimatiques propres au sous-bois.

Nos connaissances sont principalement dues à SELTZER (1935) pour les forêts de France. PAULIAN a donné quelques précisions sur la forêt du Banco (1947).

Température de l'air en forêt. — Les recherches de GEIGER dans le Palatinat, et celles de SELTZER en Alsace, montrent que la moyenne annuelle de la température est plus basse en forêt qu'en terrain découvert. En cours de journée le maximum est, en effet, toujours plus bas en forêt qu'au dehors. Le trait essentiel du microclimat forestier réside en ce que le sol effectif est situé au-dessus de la forêt, au niveau de la couronne des arbres. Il en résulte que *les différences entre la couronne et le sous-bois sont tout à fait analogues à celles que l'on observe entre la surface du « sol réel » et les horizons inférieurs du sol en terrain découvert.*

En particulier la variabilité de la température, à chaque instant et au cours de la journée entière, est d'autant plus faible que l'on se rapproche plus du sol réel. Le graphique que donne SELTZER (fig. 58) représentant, pour chaque niveau, les moyennes horaires de la température au cours de la journée est à peu près superposable à ce que l'on constate dans le sol où les variations de la température s'atténuent, beaucoup plus rapidement il est vrai.

Un autre fait intéressant réside dans la grande inertie thermique de la forêt. Les couronnes des arbres protègent le sous-bois contre les invasions d'air chaud mais un brusque refroidissement de l'air s'y fait sentir plus vite. C'est ce que SELTZER résume ainsi : « Les couronnes ne constituent donc un écran entre deux masses d'air différentes que lorsque celles-ci sont réparties *par ordre de densités décroissantes à partir du sol.* »

Il en résulte qu'une période chaude ne fera sentir ses effets en sous-bois qu'après un temps suffisamment prolongé. Cette inertie est évidente si l'on étudie la faune. On constate en effet qu'à chaque période de beau temps les éclosions d'Insectes se font en clairière avant de se faire en sous-bois.

Les variations de la température du sol en sous-bois sont

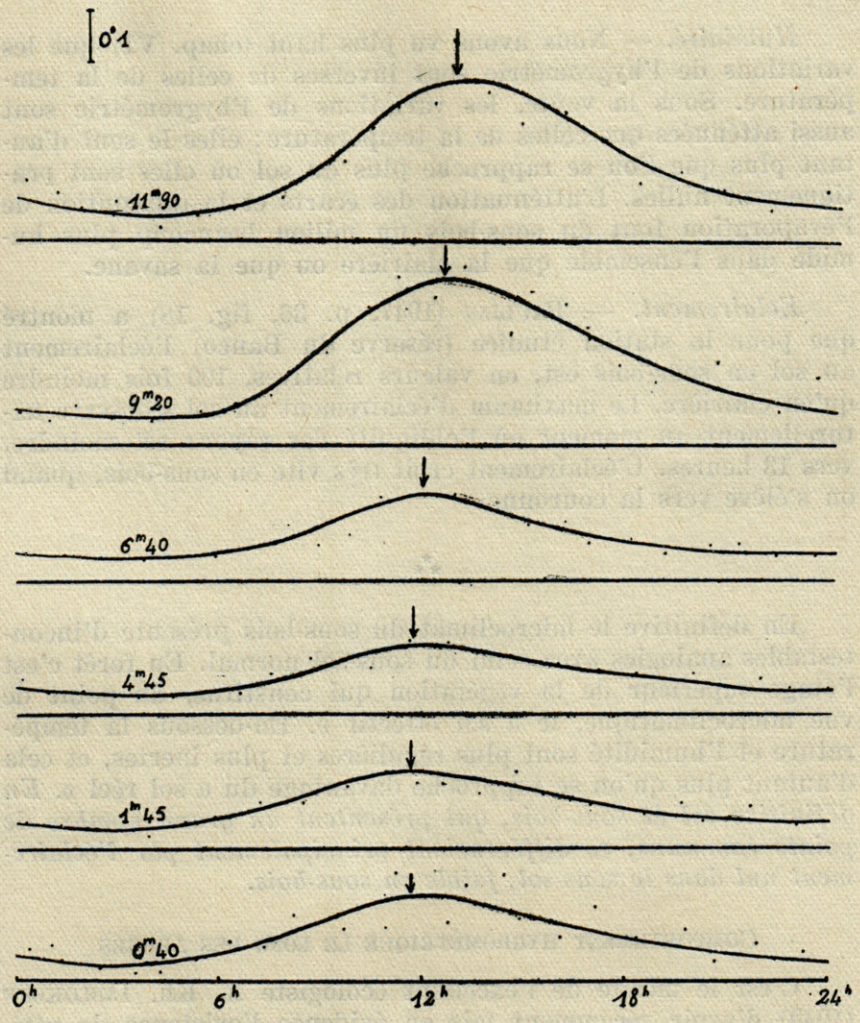


Fig. 58. — Moyennes horaires de la température au cours de la journée aux différents niveaux du sous-bois en forêt de Haguenau (d'après Seltzer 1935).

pratiquement nulles (1° c ou 2° c au Banco, voir fig. 29). Elles sont déjà beaucoup plus nettes à 25 mètres de hauteur, enfin à 45 mètres dans la couronne, l'amplitude des variations diurnes est de 7° c contre 12° c en clairière au sol et la courbe quotidienne est très régulière, la température commençant à remonter vers 10 heures du matin au moment où l'obliquité des rayons devient faible.

Humidité. — Nous avons vu plus haut (chap. VI) que les variations de l'hygrométrie sont inverses de celles de la température. Sous la voûte, les variations de l'hygrométrie sont aussi atténuées que celles de la température ; elles le sont d'autant plus que l'on se rapproche plus du sol où elles sont pratiquement nulles. L'atténuation des écarts et la diminution de l'évaporation font du sous-bois un milieu beaucoup plus humide dans l'ensemble que la clairière ou que la savane.

Eclairement. — PAULIAN (1947, p. 36, fig. 18) a montré que pour la station étudiée (réserve du Banco) l'éclairement au sol en sous-bois est, en valeurs relatives, 100 fois moindre qu'en clairière. Le maximum d'éclairement au sol s'observe naturellement au moment où l'obliquité des rayons est moindre, vers 13 heures. L'éclairement croit très vite en sous-bois, quand on s'élève vers la couronne.

⁂

En définitive le microclimat du sous-bois présente d'incontestables analogies avec celui du sous-sol normal. En forêt c'est l'étage supérieur de la végétation qui constitue, du point de vue microclimatique, le « sol effectif ». En-dessous la température et l'humidité sont plus régulières et plus inertes, et cela d'autant plus qu'on se rapproche davantage du « sol réel ». *En définitive sol et sous-bois, qui présentent un grand nombre de points communs, se différencient principalement par l'éclairement nul dans le sous-sol, faible en sous-bois.*

COMPORTEMENT HYGROMÉTRIQUE LE LONG DES ARBRES

C'est le mérite de l'excellent écologiste A. Kh. IABLOKOFF (1949) d'avoir récemment mis en évidence l'existence de véritables manchons humides autour des troncs d'arbres morts et d'avoir insisté sur l'importance d'un tel phénomène sur le comportement des Insectes xylophages. Cet auteur a rappelé que

l'absorption de liquide par le bois se réfère à deux phases bien distinctes : la phase d'absorption micellaire pendant laquelle le liquide est absorbé par les micelles constituant les fibres et la phase de remplissage des vides intermicellaires. La première phase s'achève après absorption de 25 % à 35 % du poids du bois sec, la seconde peut atteindre et dépasser 200 % du bois sec. L'eau intermicellaire s'évaporant avec beaucoup plus de facilité que l'eau d'imbibition de la cellulose, il en résulte un rebroussement de la courbe d'évaporation permettant de déterminer aisément le point de saturation réel. « L'arbre mort ou déraciné fonctionne comme une éponge, et il doit être considéré comme un volant hygrométrique à très forte inertie ». L'échange d'humidité entre l'arbre mort et l'atmosphère obéit à des lois rythmiques en fonction de la saison et de l'heure de la journée. Le mesoclimat et le microclimat local peuvent interférer ou ajouter leurs effets de façons variées. En forêt de Fontainebleau, IABLOKOFF observe autour d'un arbre mort sur pied, un manchon d'humidité ayant 10 mm. d'épaisseur du côté du soleil et 20 mm. du côté de l'ombre. Il est évident qu'un tel phénomène permet de comprendre mieux l'habitude qu'ont les Insectes xylophages de se poser sur les planches ou les bois morts. De tels manchons humides existent également le long des troncs des arbres vivants. Ceci est d'ailleurs mis en évidence par une caractéristique physionomique bien connue : l'existence des mousses le long des troncs, avec très nette prélidection pour la face Nord, qui est ombragée. Le manchon serait donc plus épais et plus régulier du côté de l'ombre que du côté du soleil. Il ne fait aucun doute que les arbres de la forêt tropicale sont entourés de manchons d'humidité tout à fait analogues. Les touffes d'épiphytes ne peuvent qu'accroître l'extension de cette enveloppe humide. Un fort pourcentage des animaux qui courent sur les troncs sont très fortement hygrophiles.

LA QUESTION DES TERRICOLES

Il était nécessaire d'insister sur ces caractéristiques du microclimat forestier pour lequel il n'existe pas de mise au point récente. Il nous reste maintenant à tenter de donner une explication d'ensemble de la genèse du peuplement des touffes d'épiphytes et des sols suspendus.

Les êtres qui constituent ces peuplements rencontrent dans ces milieux des conditions écologiques analogues à celles qu'ils

trouvent en bordure de chemin forestier, voire même, dans le cas de beaucoup des Insectes trouvés, dans le sol en sous-bois.

Notre attention a été arrêtée par deux faits importants. D'une part le microclimat général du sous-bois présente des caractéristiques analogues, dans leur ensemble à celles que l'on trouve dans le sol même. La faiblesse de l'éclairement, l'uniformité thermique, l'hygrométrie élevée y existent selon des modalités qui permettent de considérer la couronne des arbres comme constituant le « sol effectif », l'ensemble du sous-bois correspondant à l'atténuation des conditions microclimatiques que l'on trouve, plus bas, plus atténuées encore, en-dessous du « sol réel ».

D'autre part l'existence de manchons d'humidité de faible épaisseur le long des troncs d'arbres vient épauler les caractéristiques précédentes, de telle sorte que les animaux humicoles hygrophiles, dépigmentés, aveugles à respiration cutanée, trouvent le long des arbres des conditions compatibles avec leurs déplacements. En raison de leur petite taille, ces animaux (Pauropodes, Isopodes, Collemboles) ne pourraient pas parcourir la distance qui les sépare du haut des arbres en une seule fois. La présence des touffes d'épiphytes, qu'ils utilisent comme relais, leur permet, peu à peu, de réussir ce long voyage. Beaucoup d'entre eux, les plus fragiles, doivent périr entre les relais. C'est sans doute de là que vient l'uniformité du peuplement des « sols suspendus » auquel ne prennent part qu'un tout petit nombre d'espèces, toujours les mêmes.

La permanence absolue des conditions microclimatiques, seule compatible avec la survie prolongée de ces animaux, ne peut se rencontrer que dans les collections de terre d'un certain volume. Dès lors on pourra s'attendre à ne pas trouver de peuplements définitifs dans les touffes d'épiphytes de faible taille, de tels peuplements n'ayant pu s'établir que dans les sols suspendus suffisamment étendus.

C'est bien ce que l'on constate en fait, puisque l'analyse qualitative des peuplements envisagés a montré que le peuplement des touffes d'épiphytes se présente comme le fractionnement du peuplement des sols suspendus. Ceci prouve, en effet, que les espèces animales n'ont fait que passer dans les touffes d'épiphytes, et qu'elles n'ont réussi à établir des populations importantes que dans les sols suspendus. L'ho-

mogénéité relative du peuplement de ces derniers est fonction de sa permanence, l'hétérogénéité du peuplement des premières étant due à l'instabilité des conditions microclimatiques sur de longues périodes.

Autres éléments faunistiques

J'ajouterai que, si les espèces qui viennent du sol constituent l'élément le plus intéressant du peuplement, il existe également d'autres éléments. Comme on peut s'y attendre, nous l'avons vu, les espèces supracorticoles fréquentent les touffes d'épiphytes et constituent un élément important du peuplement des sols suspendus. Enfin les épiparasites d'Oiseaux, à phase terricole libre, s'arrêteront avec prédilection dans ces sols à leur portée plutôt que de descendre jusqu'au sol vrai. Leur géotropisme positif transitoire réside en la recherche de conditions écologiques précises et cesse d'agir sur leur comportement dès que ces conditions écologiques sont rencontrées au passage dans le sol suspendu. C'est le cas, incontestablement, des *Thrombicula* sp. qui sont, à l'état larvaire, parasites d'Oiseaux ou de Mammifères (certainement pas de Batraciens selon M. Marc André). Ils se détachent de leur hôte au moment de la nymphose et se réfugient dans le sol pour y effectuer leur mue imaginale. Ils ont d'ailleurs été trouvés parfois assez profondément dans le sol. L'adulte, prédateur, se nourrit, très probablement, de Collemboles comme il arrive souvent chez les Thrombiculides. Je l'ai également trouvé au sol en compagnie de *Camerothrombidium bipectinatum* Trägardh.

La plupart des autres Acariens sont des formes voyageuses. Je tiens de M. Grandjean qui a examiné mes récoltes d'Oribates les renseignements suivants : « A la stase adulte les Oribates de ces familles (Galumnidés et Scheloribatidés) sont souvent grimpeurs, vadrouilleurs, et on peut en trouver des individus dans des conditions très diverses. Sauf étude spécifique détaillée, il est à mon avis impossible de déduire de ces Oribates quoique ce soit au point de vue de l'écologie et de la différence des faunes, entre la zone élevée des arbres et le sol. »

Il convient d'ajouter que les déplacements des Oribates ne sont pas, selon Jacot (1934), sans présenter un certain rythme. Pour cet auteur ils se trouveraient le jour dans le sol, en raison de la lumière, mais remonteraient fréquemment dans les arbres pendant la nuit. Il est évident, qu'en raison de la taille

exiguë de ces animaux et de leur lenteur, de tels déplacements ne peuvent être que de faible amplitude. La localisation des Oribates dans les touffes d'épiphytes, en Côte d'Ivoire, alors qu'il y en a assez peu sur les écorces dénudées, viendrait à l'appui de ces observations de JACOT. Les touffes d'épiphytes ne seraient que leur refuge au cours de la journée et ils se déplaceraient pendant la nuit d'une touffe à l'autre sans revenir nécessairement à leur point de départ.

COMPARAISON AVEC LES FORÊTS TEMPÉRÉES

Dans les forêts de nos régions, il n'existe pas de peuplements comparables à ceux que nous venons d'étudier dans les forêts tropicales. Les épiphytes y sont rares et l'association botanique des épiphytes n'est jamais comparable, comme universalité, à celle que l'on constate dans les forêts d'Afrique. Certaines forêts de la péninsule ibérique seraient intéressantes à prospecter du point de vue qui nous intéresse ici. Néanmoins, la relative xérophilie de ces formations rend improbable l'existence de peuplements comportant, comme dans les forêts tropicales, des éléments humicoles ou terricoles profonds.

Parfois, en sous-bois dense, on constate que certains *Campodea* remontent le long des troncs où ils vivent dans les mousses humides, mais ce n'est pas là un phénomène présentant une grande extension. Nos recherches viennent d'ailleurs de nous prouver que les Diploures sont extrêmement ubiquistes en forêt tropicale puisque nous avons trouvé le *Lepidocampa* dans tous les milieux prospectés.

Marc ANDRÉ a pu faire des observations absolument superposables aux miennes. Jamais il n'a trouvé d'Acariens terricoles à plus de 1 mètre de hauteur sur les écorces des arbres. En raison de la grande agilité des Thrombidiformes ces observations prouvent combien ils sont étroitement liés au sol. Les peuplements des rares épiphytes européens sont constitués sur place à partir d'éléments des faunules muscicoles et corticoles environnantes. Les habitants des lichens tels que les *Anurophorus* Nic., *Uzelia* Abs. et *Entomobrya* Rond. (Coll.) y participent, en général, et constituent, avec les *Folsomia* muscicoles, l'élément dominant.

CONCLUSIONS

I. Il existe en forêt tropicale des « sols d'épiphytes » et des « sols suspendus », agglomérations d'humus végétal plus ou moins volumineuses, assez constantes, dont le peuplement offre un grand intérêt.

II. La structure des sols suspendus est litée et correspond, dans son ensemble, aux horizons tout à fait superficiels du sol, depuis la litière de feuilles mortes jusqu'à la zone à radicelles. L'accumulation d'humus y est faible en raison du lessivage des pluies.

III. Les conditions écologiques de ce milieu sont tout à fait comparables à celles du sol. A tel point que des plantes que l'on trouve au sol, en bordure des chemins forestiers, tel le *Palissota,* s'y installent constamment et y voisinent avec les épiphytes stricts.

IV. Le peuplement des sols suspendus est remarquablement stable tant du point de vue qualitatif que du point de vue quantitatif. Ils sont fréquentés par un nombre relativement faible d'espèces, toujours les mêmes. Il y a peu d'individus de chaque espèce.

V. Le peuplement des sols d'épiphytes se présente comme une fraction du peuplement des sols suspendus. La pauvreté qualitative et quantitative en est remarquable.

VI. Des groupes considérés jusqu'à ce jour comme strictement terricoles, voire endogés, tels que les Tartarides (Arachnides) et des Pauropodes ou des Collemboles aveugles, dépigmentés, présentant des différenciations sensorielles considérées comme des adaptations à la vie en profondeur dans le sol, se trouvent dans les sols suspendus en haut des arbres de la forêt tropicale.

VII. L'ensemble du peuplement des sols suspendus est d'ailleurs constitué par des éléments d'origines très diverses qui viennent s'ajouter aux précédents ; formes corticoles, saproxylophiles, xylophages, ubiquistes. Les carnivores ou créophages sont en minorité, ce qui est normal et indique un peuplement équilibré et permanent.

VIII. Le cheminement des formes terricoles qui vont coloniser les sols suspendus ne semble pas s'effectuer par la face

infracorticole. L'étude d'une faunule infracorticole est très suggestive de ce point de vue. A partir de 1 m. 50, on ne trouve pratiquement plus que des formes supracorticoles, après l'abandon des espèces humicoles (fig. 57).

IX. Il faut donc expliquer le cheminement des humicoles fragiles en position supracorticole par les caractéristiques du climat forestier et par l'intervention de microclimats particuliers.

X. Le « sol effectif » est constitué par la couronne des arbres et l'espace compris entre ce « sol effectif » et le « sol réel », c'est-à-dire le sous-bois, présente l'atténuation des caractéristiques que l'on trouve au-dessous du sol réel. En descendant à partir de la couronne la luminosité diminue rapidement, les écarts thermiques s'atténuent (fig. 58) et l'hygrométrie se stabilise.

XI. Il existe par ailleurs des manchons d'humidité le long des arbres.

XII. Ceci permet le cheminement des espèces terricoles fragiles qui, se déplaçant en position supracorticale, utilisent les touffes d'épiphytes comme des lieux de repos, des « relais ».

XIII. Si le peuplement des sols d'épiphytes est moins riche et moins constant qualitativement et quantitativement, c'est précisément en raison du caractère transitoire du passage des espèces humicoles, qui ne s'installent définitivement que dans les sols suspendus présentant seuls une permanence compatible avec la fondation de populations définitives.

XIV. Des espèces voyageuses participent également au peuplement des sols suspendus (Oribates, *Lepidocampa*). D'autres, animées par un tropisme transitoire, s'y arrêtent en y trouvant des conditions écologiques analogues à celles du sol réel. C'est le cas des *Thrombicula,* parasites d'Oiseaux à l'état larvaire, qui normalement vont se nymphoser dans la terre pour devenir prédateurs de Collemboles.

XV. En Europe, où les épiphytes sont rares et ne constituent pas d'associations importantes, le peuplement des quelques épiphytes se fait à partir d'animaux vivant dans les mousses, sur les écorces et dans lichens.

CHAPITRE XVI

Les Bois décomposés

Durée de la décomposition des arbres ..... p. 228
A. — *En sous-bois forestier normal*
B. — *En sous-bois du marigot*
Décomposition d'un arbre en sous-bois ..... p. 229
Stade I. — Etat du tronc après le passage des premières vagues destructrices ..... p. 230
Stade II. — Prise de contact avec le sol ..... p. 232
Stade III. — Colonisation par le sol ..... p. 233
Stade IV. — Absorption par le sol ..... p. 234
Décomposition d'un arbre en clairière ..... p. 236
Caractéristiques des saproxylophiles humicoles.... p. 237
Importance du milieu saproxylique ..... p. 238

Depuis le début de l'attaque par les Insectes et les Champignons jusqu'à son absorption totale par le sol l'histoire de la disparition d'un arbre est aussi longue que celle de sa croissance depuis la graine jusqu'à la mort. Dans les premières phases de cette attaque, le bois n'a pas perdu sa texture caractéristique ; on peut parler par exemple de bois attaqué par les *Platypodides,* etc... (PAULIAN 1947). Les premières phases, plus ou moins transitoires, font encore partie de l'histoire de l'arbre. Il arrive cependant un moment où, par le jeu prolongé des facteurs atmosphériques, des colonisations bactériennes, des développements cryptogamiques ainsi que par les mouvements combinés de substances et de matériaux occasionnés par les Insectes, le bois ne présente plus cette structure caractéristique. Il est désormais suffisamment morcelé pour pouvoir être com-

paré au sol et l'on constate qu'il est colonisé par les faunes humicoles caractéristiques. Une étude détaillée du milieu particulier ainsi réalisé et de son évolution chronologique doit logiquement entrer dans le cadre de notre étude en tant que dépendance du sol.

SILVESTRI (1913) (1) a créé le terme de saproxylophile pour le biotope caractérisé par le bois en putréfaction. Il réserve le terme de *Lemmophiles* aux microfaunes de la couche de feuilles mortes stratifiées qui couvrent le sol. Suivant en cela LERUTH et JEANNEL, nous adopterons le terme de SILVESTRI car il est commode.

DUREE DE LA DECOMPOSITION DES ARBRES

A. Sous-bois forestier normal

Le début du stade saproxylique viendra plus ou moins tôt dans l'histoire de la décomposition d'un arbre, selon l'essence de cet arbre. Les facteurs atmosphériques ont cependant une importance primordiale. L'humidité du milieu ambiant et du substrat joue un grand rôle. Il est évident qu'un arbre situé dans un bas fond très humide atteindra plus rapidement le stade saproxylique qu'un autre arbre situé sur un plateau.

Certaine opinion a prévalu pendant longtemps qu'une décomposition extrêmement rapide des arbres caractérisait la forêt tropicale. Un exemple frappant permet de bien mettre en évidence qu'au contraire la destruction des arbres est extrêmement lente et dure, dans certain cas, un temps correspondant à la croissance d'un arbre de même taille. J'ai pu observer en sous-bois au Banco, sur le plateau, un arbre mort presque complètement décomposé, enjambé par les grosses racines d'un *Ficus*. La mort de l'arbre couché se trouvait donc déterminée avec la précision de la méthode stratigraphique. L'arbre en question avait atteint un stade saproxylique avancé et était proche de son absorption par le sol. Le tronc avait cependant encore conservé sa forme propre et son écroulement n'était pas commencé.

STEHLÉ (1945) note que de gros arbres des forêts intérieures de la Guadeloupe, abattus par le cyclone de 1928, étaient encore gisants et en voie de décomposition en 1934 en forêt des Bains-Jaunes.

---

(1) Descrizione di un nuovo ordine di insetti. Portici, 1913 ,VII, p. 194.

B. Sous-bois de marigot

Dans la zone du marigot il nous a également été possible d'observer des arbres ayant atteint des stades de décomposition plus ou moins avancés. Le complexe saproxylique imprégné d'eau est alors taraudé par un beaucoup plus grand nombre d'Oligochètes qu'en sous-bois normal. L'action des bactéries doit y être également plus énergique. On constate surtout une grande abondance de champignons de formes très diverses. Les grosses fructifications sont cependant moins fréquentes, semble-t-il, que dans une forêt de nos régions tempérées.

DECOMPOSITION D'UN ARBRE EN SOUS-BOIS

Deux cas sont à envisager selon qu'au moment de sa chute l'arbre est vivant ou mort. S'il est encore vivant, sa texture est normale ; il est aussitôt attaqué par toute une série d'Insectes supérieurs, principalement de Coléoptères : *Cucujides, Platypodides,* etc., ainsi que l'ont démontrées les recherches de PAULIAN menées parallèlement aux miennes. Le mode d'attaque sera alors essentiellement le même que dans le cas d'un arbre mort sur pied (c'est-à-dire tué sur pied à la suite, en général, d'une blessure exploitée par les xylophages).

Nous possédons également d'intéressants renseignements sur les successions d'Insectes xylophages grâce aux belles recherches de C.C. ADAMS (1915) qui a résumé ses observations en un graphique très clair (sa fig. 17, p. 154). Il y distingue cinq phases : arbres vivants, arbres affaiblis, arbres morts mais solides, arbres partiellement pourris, arbres pourris.

Ce n'est qu'à partir de cette dernière phase que nous commencerons notre étude.

Un tronc d'arbre ne commencera en effet à présenter un intérêt pour nous qu'ultérieurement non seulement à sa mort mais encore à sa chute. De plus, tant que vivront dans le tronc des individus appartenant à l'une des vagues successives ayant contribué à tuer l'arbre ou à exploiter le bois frais, les processus de destruction du bois ne seront pas suffisamment avancés pour que des espèces appartenant aux faunules du sol viennent coloniser le nouveau milieu. Nous décomposerons l'évolution de l'arbre mort en un certain nombre de stades bien tranchés, dont la succession est progressive dans la nature. Il est évident que

certains de ces stades sont fugaces, d'autres étant très prolongés. Notre schéma montre le processus que l'on rencontre dans la majorité des cas.

Stade I. — ETAT DU TRONC APRÈS LE PASSAGE DES PREMIÈRES VAGUES DESTRUCTRICES

(fig. 59, I)

Supposons donc terminée l'attaque par les Insectes xylophages des premières vagues décrites par R. PAULIAN. L'arbre sera alors dans l'état suivant, qui sera notre point de départ.

Le tronc est entièrement parcouru par les galeries des Insectes qui l'ont attaqué alors qu'il était vivant ou juste après sa mort : *Cerambycides, Platypodides, Cucujides, Brenthides,* etc...

Ces galeries sont particulièrement denses vers la périphérie de l'arbre et forment un réseau plus ou moins serré. Celles des *Platypodides, Brenthides,* etc., communiquent nombreuses avec la surface. Celles des *Cerambycides* n'ont que quelques débouchés avec l'extérieur. Les unes et les autres sont irrégulièrement remplies des déchets de leurs hôtes et de leurs inquilins. Des Champignons inférieurs exploitent ces déchets. Les hyphes d'autres espèces de moisissures exploitent la zone périphérique de ces galeries occasionnant ainsi autour des galeries un cerne où le bois perd sa structure et tend à donner de la sciure.

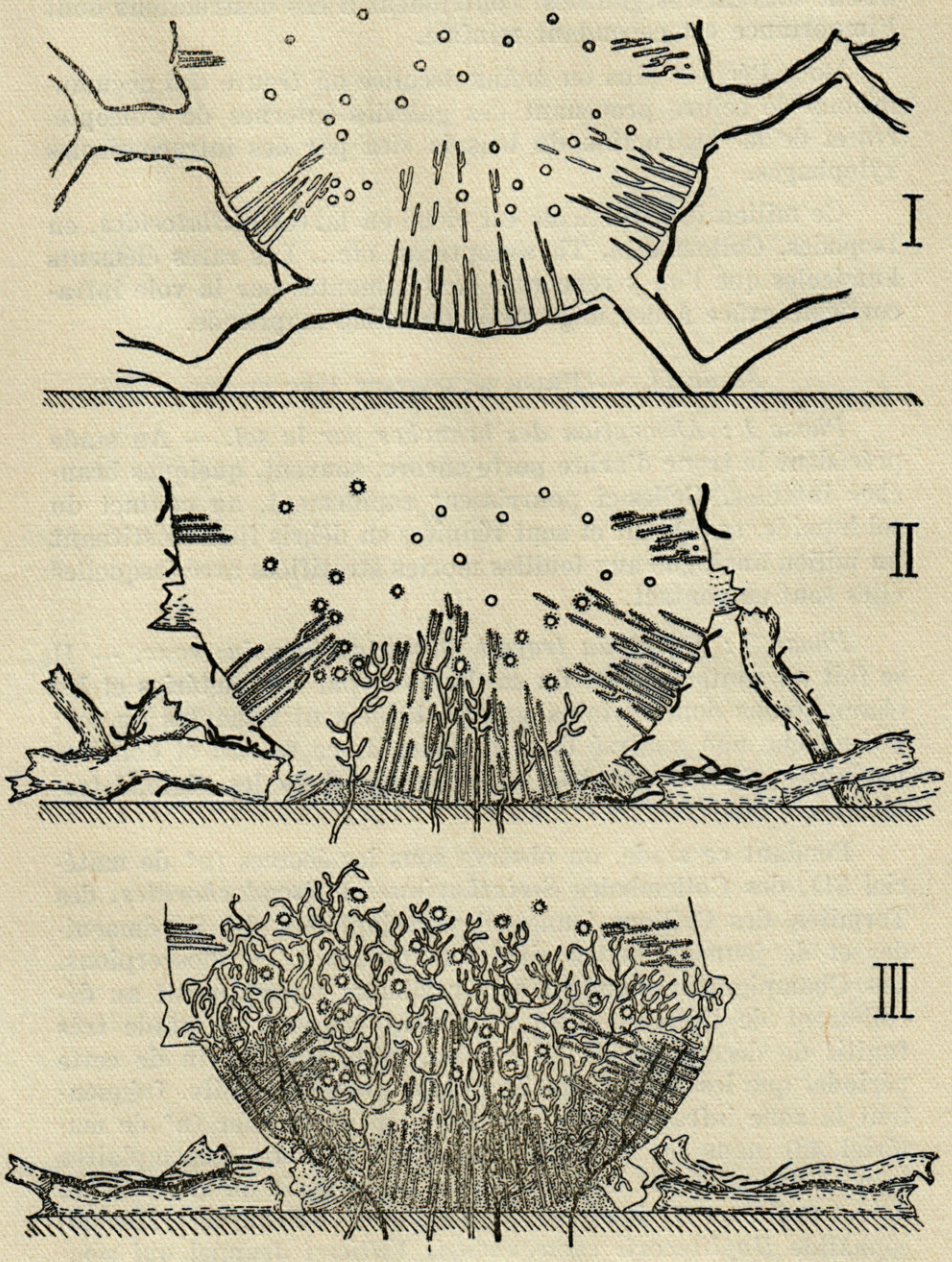
Des bactéries (retrouvées dans l'intestin des Collemboles

Fig. 59. — Décomposition d'un arbre mort, les successions de faune.

I, stade, I, état du tronc après le passage des premières vagues destructrices : galeries de Cerambycides vers le centre, de Platypodides vers la périphérie ; l'écorce est légèrement décollée.

II, stades II et III. Prise de contact avec le sol et colonisation par le sol. Les branches se brisent, l'écorce tombe. Le travail des bactéries et des Champignons se fait à partir des galeries déjà existantes, les Termites humicoles montent et étendent leurs galeries.

III, stade III (suite). A la montée des Termites succède celle des Oligochètes (en trait noir), puis dans la zone suffisamment travaillée par les bactéries et les Champignons, celle de la microfaune humicole.


I
II
III

Lepidocyrtiens qui, venant d'une position infra-corticale, colonisent souvent ces galeries) contribuent à ces destructions dont l'importance est cependant minime.

Sous l'écorce plus ou moins décollée on trouve des accumulations de sciure provenant des galeries internes de Coléoptères et de la destruction du bois *in situ* par des infracorticoles xylophages.

Ce milieu infracorticole est riche en larves d'*Elaterides,* en Isopodes, Collemboles, Thysanoptères, etc... Les rares éléments humicoles que l'on y rencontre sont remontés par la voie infracorticale grâce à des migrations de faible amplitude.

Stade II. — PRISE DE CONTACT AVEC LE SOL

Phase 1 : Absorption des branches par le sol. — Au stade précédent le tronc d'arbre porte encore, souvent, quelques branches intactes. Celles-ci pourrissent rapidement, au contact du sol humide, se cassent et sont réduites en débris fins constituant un milieu analogue aux feuilles mortes stratifiées avec lesquelles elles sont en contact.

Phase 2 : Début du travail de destruction du tronc. — Il se fait au contact direct du sol humide, par les bactéries et les champignons dont certains sont probablement remontés du sol ; phénomène non analysé dans le cadre de ce travail et dont les modalités sont encore très mal connues dans les régions tropicales.

Pendant ce stade, on observe sous les écorces (n° de matériel 31), des Collemboles *Sminthurinus* et *Pseudachorutes,* des Termites, des Grillons jeunes, des Psélaphides, des Scydmaenides et de jeunes Blattes ainsi que quelques Pseudoscorpions. Les Champignons abondent et contribuent puissamment au décollement de l'écorce. C'est également pendant un stade très fugitif de décomposition de l'arbre, situé vers la fin de cette période, que les Zoraptères *Zorotypus guineensis* Silv. fréquentent la zone infracorticale. Un arbre en particulier (n° de matériel 48) nous en a fourni un grand nombre d'exemplaires (plus d'une centaine alors qu'on ne connaissait qu'un individu de cet ordre en Afrique) en compagnie de l'Hémiptère Henicocéphalide *Hoplitocoris camerunensis Villiersi* Jeannel qui semble être un de leurs prédateurs attitré sinon exclusif. On trouve

également à ce stade des *Lepidocyrtus* et des Diplopodes corticaux. Ce biotope abrite (n° de matériel 60) des éléments très variés : *Afrozaena lutea* Hope, *Lepidocampa Juradii afra* Silv. Isopodes, Acariens, Collemboles Symphypleones du genre *Ptenothrix, Cyphoderus* et *Serroderus* non termitophiles et larves de Coléoptères Lymexylonoidea (*Atractocerus* sp.).

Ainsi que l'on peut s'en rendre compte l'ensemble de cette faune est très nettement corticole, principalement infracorticole, et on n'observe aucun élément humicole. La colonisation par ces éléments ne se fera qu'à un stade ultérieur de la décomposition de l'arbre.

Stade III. — Colonisation par le sol

Phase 1 : Colonisation par les Termites humicoles, Coptotermes, etc., qui remontent du sol et creusent rapidement un réseau de galeries de plus en plus dense. Ces Termites ne sont pas les premiers à pénétrer dans le tronc de l'arbre qui a pu être colonisé par des Termites xylophages quand il était encore sur pied, ou même ultérieurement. Certains *Coptotermes* sont déjà entrés dans le tronc avant cette phase de l'évolution de l'arbre. Leur développement intense se situe cependant à cette époque. Avec les Termites remontent un certain nombre de commensaux dont certain se nourrissent des spores des Champignons qu'ils rencontrent (*Cyphoderus*). L'humidité remonte dans le tronc à la faveur des galeries des *Coptotermes,* de nouveaux Champignons se développent. D'autres termitophiles étroitement inféodés éthologiquement aux Termites (*Cephalophilus* Delamare) n'interviennent pas directement en ce qui concerne l'arbre ; ils se nourrissent des aliments fournis par les Termites et des Champignons spécialisés qui suivent ceux-ci. Des Pauropodes parcourent fréquemment ces galeries de Termites (en particulier avec *Coptotermes* et *Termes pauperans* Sjöst.).

Phase 2 : Remontée des Oligochètes terricoles dans la zone superficielle du tronc. — Ces individus, parfois assez nombreux, n'appartiennent plus aux mêmes espèces que les Oligochètes infracorticoles que l'on peut trouver en individus isolés dans les phases précédentes de destruction de l'arbre, voire pendant que l'arbre est en vie. Cette remontée d'Oligochètes se fait, en général un peu postérieurement à la remontée des Termites.

Phase 3 : Remontée des faunes humicoles et constitution d'une faunule saproxylophile. — Cette phase nouvelle est caractérisée par l'intense développement des galeries de Termites richement anastomosées. L'humidité a gagné toute la masse du tronc. Sous l'action corrosive des Champignons le milieu est fractionné, ce qui permet l'invasion des animaux humicoles. Des Isopodes, des Collemboles, des Symphyles, des Pauropodes, des Diploures, etc., remontent en masse. Ils se propagent tout d'abord dans les galeries. La décomposition du bois gagne en profondeur le long des galeries qui servent de routes aux divers destructeurs. Le tronc a acquis à la fin de cette phase une structure densément alvéolaire.

Au début de l'invasion des saproxylophiles j'ai pu constater sur un tronc épais (n° de matériel 26) que les humicoles attaquent d'abord la zone intérieure directement en contact avec le sol (cf. fig. 59). Outre les Lépismes et les Campodés du genre *Lepidocampa* on observe toujours, à ce stade, une grande abondance de Symphyles et de Collemboles des genres *Pseudachorutes* et *Arlesiella* (espèces caractéristiques *Pseudachorutes Pauliani* n.sp. et *Arlesiella Monodi* n.sp.) tandis que s'attardent encore les derniers représentants de la faune supra et infracorticole représentée par des *Sminthurinus* et des *Lepidocyrtus*. A la fin de cette période de la décomposition de l'arbre la densité d'individus commensaux parcourant les galeries de Termites peut être extraordinairement élevée. Certaines galeries de *Coptotermes* m'ont fourni 3 *Serroderus humilis* Delamare pour 25 Termites ce qui correspond à une proportion très élevée (n° de matériel T. 14).

Jusqu'à ce moment le travail de décomposition du bois est presque uniquement dû aux Champignons et aux bactéries. Les phases suivantes sont en grande partie l'œuvre des organismes venus du sol environnant. Les Acariens et les Collemboles jouent le plus grand rôle.

Stade IV. — Absorption par le sol

Le tronc ayant atteint une structure spongieuse bien homogène va désormais être plus ou moins rapidement absorbé par le sol. La faune saproxylophile qu'il contient est de plus en plus riche. Il n'y a plus désormais d'animaux corticoles. Seuls

subsistent les biotes nettement humicoles. On peut distinguer les phases successives suivantes :

Phase 1 : Phase d'affaissement pendant laquelle la zone inférieure du tronc, s'enrichissant en alvéoles au détriment de l'ossature ligneuse, finit par être trop faible pour supporter le poids du teste du tronc et élargit lentement son assise.

Pendant cette phase de décomposition l'extension des galeries de Termites est de plus en plus grande. Les éléments de la faune humicole tendent à dominer de plus en plus. On trouve ainsi de nombreux Collemboles *Heteromurus dubius* Delamare typiques de la litière de feuilles mortes, voisinant avec les Lépismes, les Corylophides, les Staphylins et les *Lepidocampa* dans les galeries de *Termes pauperans* Silv. (n° de matériel T. 9). J'ai pu également observer des Hémiptères, Homoptères, des Coléoptères corticoles variés adultes et larves en compagnie de Collemboles *Serroderus,* en association lâche avec le Termite *Coptotermes* sp. (n° de matériel T. 17). Les Acariens peuvent également devenir très envahissants.

Phase 2 : Phase d'écrasement pendant laquelle la face inférieure se trouve lentement creusée de sillons plus ou moins profonds principalement vers le centre du tronc soumis d'une manière plus permanente aux facteurs corrosifs. Sous le poids du bois, la voûte ainsi formée s'écroule peu à peu en étant parcourue de brisures plus ou moins allongées dans le sens longitudinal. Au complexe saproxylique appartient une zone mélangée d'humus qui s'approfondit de jour en jour sous la hernie extérieure que forme encore le tronc.

Phase 3 : Phase de morcellement pendant laquelle les morceaux ainsi formés deviennent de plus en plus nombreux et s'isolent progressivement.

Phase 4 : Phase de digestion, phase ultime de la décomposition de l'arbre pendant laquelle les quelques débris ligneux existant encore s'amenuisent et disparaissent. A cette phase le complexe saproxylique ne contient plus que quelques débris ligneux. Les Termites ne survivent guère au début de cette phase. Par la suite leurs galeries, de moins en moins isolées, ne sont plus peuplées que par des humicoles : *Pseudachorutes, Arlesiella,* Pselaphides, Corylophides, Henicocéphalides, etc., par la micro-

faune caractéristique des horizons inférieurs du sol : *Isotomiella, Folsomina, Megalothorax, Heteromurus, Troglopedetina,* etc...

A ce moment l'absorption du complexe saproxylique par le sol peut être considérée comme achevée. Il ne reste plus dès lors aucune trace de l'existence du tronc. Seule la couleur plus uniforme, tantôt plus foncée, tantôt plus claire, parfois jaune, et la structure plus homogène, situent l'emplacement du complexe saproxylique absorbé.

Si les divers stades décrits ici sont moins tranchés dans la nature il n'en est pas moins exact que la constance de la succession des divers éléments fauniques cités est, dans l'ensemble, extrêmement remarquable.

DECOMPOSITION D'UN ARBRE EN CLAIRIERE

La décomposition d'un arbre en clairière est légèrement différente de celle que nous venons de décrire. La luminosité est en effet beaucoup plus forte et rend possible l'établissement d'une végétation adventive à la face supérieure du tronc couché. Des plantes herbacées variées, et des fougères, s'installent, et un véritable sol ne tarde pas à se former par accumulation de leurs débris et digestion de la partie supérieure du tronc.

Dès lors, au moment de l'absorption par le sol du complexe saproxylique évolué formé par le tronc, ce sol formé à la face supérieure viendra au contact du sol véritable. Il sera lentement, progressivement, déposé à terre. J'ai pu observer une bande allongée de végétation herbacée qui avait ainsi été couchée sur le sol sans subir de morcellement et sous laquelle on trouvait des débris saproxyliques nombreux et assez épais.

Le sol de néoformation possède une faunule humicole caractéristique. *Le complexe saproxylique formé sur les parois latérales* est par contre habité par une faune qui n'a rien à voir avec celle du stade correspondant en sous-bois. Le tronc étant soumis pendant plusieurs heures de la journée, à une insolation notable, l'humidité du bois n'est plus aussi forte. Il y a prédominance d'animaux vivants en milieu moins humide. La prospection de la couche de bois décomposée la plus superficielle nous a permis de constater que les Diploures sont ex-

traordinairement nombreux (Japygidae 12, Projapygidae 21, pour 2 dm3) dans les moindres cavités. Ils se nourrissent, semble-t-il, surtout de Cochenilles. Un petit Lépisme saproxylophile habituel, se trouve par individus isolés ainsi que des Oligochètes et quelques Fourmis. En profondeur, j'ai pu observer un couple de Termites fondateurs (29-VII-45) à 15 cm., et à 10 cm. une larve d'Ozaenide *Afrozaena lutea* qui mérite d'être signalée en raison de sa grande rareté. La même larve avait été trouvée sous l'écorce d'un arbre en sous-bois.

Ecologiquement, les parois exposées au soleil constituent donc un milieu saproxylique relativement sec abritant une faunule bien spéciale. En profondeur, par contre, le peuplement est identique à ce que nous connaissons déjà. C'est un biotope saproxylique normal.

CARACTERISTIQUES DES SAPROXYLOPHILES HUMICOLES

De tout ce que nous venons de voir dans les paragraphes précédents il résulte un fait intéressant du point de vue biocénotique. La colonisation des complexes saproxyliques en leurs stades ultimes est faite uniquement par des éléments de la microfaune humicole. Les Coléoptères xylophages appartiennent à une époque biocénotique antérieure. Leurs physiologies sont astreintes à d'autres opportunités que celles du bois en voie de restitution au sol.

Les espèces qui peuplent ces complexes avancés sont toutes des espèces qui vivent normalement dans la litière de feuilles mortes ou dans les horizons profonds du sol. Mais ces espèces peuvent être douées d'une relative constance qui ira souvent de pair avec une abondance inusitée. Il n'en subsiste pas moins que ces espèces pourront toutes vivre dans le sol, ne serait-ce qu'aux dépens des débris végétaux non encore pulvérisés de la litière. Pas plus en Côte d'Ivoire qu'en France je n'ai trouvé, dans les complexes saproxyliques avancés, d'espèces qui ne se trouvent également dans le sol voisin. Je n'en citerai pour meilleur exemple qu'un relevé de la microfaune d'un tel complexe, fait au Mont Dore (Puy-de-Dôme), au-dessus de la Cascade du Saut-du-Loup dans une forêt de Pins, le 22-VI-48. Le complexe était largement alvéolaire.

	I	II	III	IV
VERS :				
Oligochètes	2	1	1	
Nématodes : Rhabditoides ...		1	1	
MYRIAPODES :				
Geophilomorphes	1		1	
Lithobiomorphes			1	1
Polydesmoidea				1
ARACHNIDES :				
Larves d'Acariens variés	5		9	10
Trombidiformes :			1	
Oribates : *Belba* sp.	1	1	1	
INSECTES :				
Collemboles :				
Willemia anophthalma f. *inermis* Börn.	16	4	2	3
Onychiurus armatus (Tullb.).				2
Xenyllodes armatus (Axels). .	1	5	2	1
Pseudachorutes parvulus f. 6 setosa Denis		1		
Folsomia distincta Bagnall ..			7	10
Folsomia spinosa Kseneman .			1	2
Isotoma maritima Tullb.	1			4
Isotoma menotabilis Börn ...				3
Isotomiella minor (Schäffer).			7	10
Isotomina sp.	1	1	14	19
Tomocerus minor (Lubb.). ..	3	1	6	6
Pseudosinella Wahlgreni Börn	2	1	7	10
Pseudosinella binoculata Ksen.	1			
Megalothorax minimus Willem.	9	6	3	1
Heteromurus nitidus (Templ.)				5
Neanura muscorum Templ. .	1			3
Diploures.				
Campodea sp.				
Coléoptères.				
Larves de Melolonthides	1		1	
Psélaphides	1			
Elatéride			1	
Curculionide.....				1
Larve de Staphylin			1	

Cet exemple (parmi d'autres dont je ne donnerai pas ici les relevés) illustre parfaitement ce que j'avance.

Il n'est pas un seul des représentants des divers groupes présents qui ne se trouve également dans la litière et en-dessous dans le sol environnant. Mais certaines espèces dont les individus étaient relativement épars aux alentours sont ici d'une constance assez grande. C'est le cas par exemple des Collemboles *Willemia anophthalma f. inermis* Börner, *Xenyllodes armatus* (Axelson), *Isotomina* sp., *Tomocerus minor* (Lubb.), *Pseudosinella Wahlgreni* Börn. et *Megalothorax minimus* Willem. (1).

Toutes ces espèces sont constamment saproxyliques dans la pinède d'Auvergne. Je les ai retrouvées dans tous mes relevés.

IMPORTANCE DU MILIEU SAPROXYLIQUE

Le milieu saproxylique peut avoir une certaine importance dans l'économie d'une formation. En effet dans les forêts où la litière disparaît presque complètement en été, les complexes saproxyliques n'en persistent pas moins et, vers le centre, le microclimat ne doit pas être très altéré. La température s'élève, certes, mais la constance microclimatique est respectée. Dès lors les complexes saproxyliques pourront servir d'asile à un certain nombre d'espèces qui, pendant d'autres saisons, vivent normalement dans la litière. J'ai constaté, en particulier en Bretagne, que les *Orchesella, Tomocerus, Dicyrtoma* et *Dicyr-*

---

(1) Remarquons en passant combien il peut être dangereux en biocénotique de parler de fidélité quand on n'a pas prospecté avec beaucoup d'attention tous les biotopes d'une même station. J'ai déjà insisté ailleurs sur ce fait (DELAMARE DEBOUTTEVILLE 1948, **Arch. Zool. Exp.**, p. 313-314).

Le relevé étudié ici est particulièrement instructif à cet égard. Sur les six espèces que je viens de stigmatiser comme constantes et uniformément réparties à l'intérieur du complexe, deux d'entre elles sont nouvelles pour la faune de France, la troisième et l'avant-dernière ; deux autres, la première et la seconde, ne sont trouvées là que pour la deuxième fois en France. Et cela ne concerne que les espèces constantes, parmi les autres **Folsomia distincta** Bagnall, **Folsomia spinosa** Kseneman, **Isotoma menotabilis** Borner, **Pseudosinella binoculata** Kseneman sont également nouvelles pour la faune de France, certaines d'entre elles n'avaient jamais été retrouvées depuis leur description. D'autres **Pseudachorutes parvulus** f. **6-setosa** Denis et **Isotoma maritima** Tullb. sont retrouvées là pour la première ou la seconde fois en France. Tout inclinerait donc **a priori** à penser qu'il s'agit d'une microfaune hautement originale. Or toutes ces espèces se retrouvent dans le sol avoisinant. La prétendue « fidélité » d'une faunule, son apparente « originalité » devront être suspectées chaque fois que l'enquête biocénotique n'aura pas été menée avec toute l'extension désirable. L'imperfection de nos connaissances est souvent à incriminer.

tomina qui demeurent introuvables au sol par suite de l'absence de litière peuvent être récoltés constamment dans les bois pourris. Ce milieu fonctionne donc, dans certaines conditions, comme un véritable asile.

L'importance pratique et théorique de tels asiles en biocénotique n'a pas besoin d'être mise en valeur.

Cela est évident quand il s'agit du cycle annuel des peuplements de milieux contigus.

Cela est important également quand, sur de plus longues périodes, on assiste au remplacement d'une association par une autre association, qu'il s'agisse d'une sériation normale vers un climax non encore atteint ou d'une simple catastrophe. Dans tous les cas c'est dans de tels asiles que se maintiendront le plus longtemps les reliques historiques de l'état antérieur.

CHAPITRE XVII

Evolution du Peuplement d'une Termitière morte

Caractéristiques physiques et chimiques de la terre des termitières et fourmilières vivantes ..... p. 242
Existence de peuplements propres aux termitières dépérissantes ..... p. 243
Le peuplement d'une termitière abandonnée de Protermes ..... p. 244
Modalités de l'invasion d'une termitière de Basidentitermes ..... p. 245
Origine de ce peuplement ..... p. 247
Caractéristiques des espèces..... p. 247
Pénétration d'éléments faunistiques rares dans les termitières à la faveur d'une ouverture ..... p. 248

Les termitières vivantes constituent de gros volumes de terre qui arrivent à imprimer au paysage un aspect très particulier. L'existence d'un grand nombre de ces dômes n'est pas sans avoir une certaine influence sur l'économie générale de la région envisagée ainsi que les pédologues PENDLETON (1941-1942) et MILNE (1938) l'ont récemment prouvé. Par ailleurs la terre des termitières présente des caractéristiques originales (GRASSÉ et JOLY 1941).

Indépendamment du réseau de galeries dans lesquelles circulent les Termites et leurs nombreux commensaux (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1948) on peut dire que dans l'ensemble, l'énorme volume de terre, qui constitue la muraille de la termitière, est à peu azoïque. Le tamisage et le lavage de terres provenant de couches superficielles ou profondes de nids de *Protermes minutus* Gr. et de zones non parcourues par les Termites de nombreuses autres termitières vivantes, m'ont permis de constater à

maintes reprises l'absence totale de peuplement dans ce milieu très spécial. Je n'ai pu constater qu'une seule exception. En effet la partie aérienne d'un nid de *Protermes minutus* Gr. m'a permis de récolter un assez grand nombre d'Oligochètes. Ces Oligochètes vivent dans la terre fine et semblent être beaucoup plus nombreux que dans le sol voisin. L'espèce étant indéterminée, je ne saurais dire si elle est propre à ce biotope.

CARACTERISTIQUES PHYSIQUES ET CHIMIQUES DE LA TERRE DES TERMITIERES ET FOURMILIERES VIVANTES

La partie aérienne des termitières et de certaines fourmilières est constituée par une accumulation de terre ou de matériaux terreux façonnés qui présentent des caractères très spéciaux dûs à l'action directe du constructeur et aux perturbations entraînées par la présence de nombreux habitants dans la zone sous-jacente.

Quant à la *composition chimique* il est très net que la terre des termitières étudiée par Grassé et Joly (1941) constitue un milieu bien spécial, vers le centre principalement, dans la zone à couvain où la teneur en matières organiques atteint sa valeur maximum (45,6 % chez l'*Amitermes evuncifer* Silv.).

Ces matières organiques sont des hydrates de carbone, de l'humus et des matières protéiques. Vers la périphérie il n'y a plus que 30 % de matières organiques.

En définitive chez les espèces étudiées (*Amitermes evuncifer* Silv., *Cubitermes* sp. et *Bellicositermes natalensis* Hav.) seule la partie centrale des nids (habitacle ou loge royale) est nettement différente de la terre avoisinante. La zone périphérique est une zone légèrement enrichie en matières organiques.

Nos connaissances sur les *caractéristiques physiques* des terres des termitières sont à peu près nulles.

Pendleton (1941) a montré qu'au Thaïland le sol de termitière diffère du sol environnant plus particulièrement par le pH et la teneur en CO_3 Ca avec accroissement de l'alcalinité et des matières organiques. Les sols environnants sont acides (pH 4,1 — 5,8) alors que l'alcalinité de la termitière est nette (pH 8 et parfois plus).

Dans deux termitières, sur dix étudiées, les concrétions atteignent 33 % et 41 %. L'auteur pense que c'est une caractéristique des vieilles termitières. Ces concrétions contiennent

35 % et 18 % de CO_3 Ca, dépôt qui n'est pas dû aux Termites mais doit provenir du matériel végétal accumulé par eux pendant de longues périodes. La terre des dômes de termitières possède en général une humidité plus élevée et sa porosité (pore space) est également plus forte. Soumise au test KEENRACZKOWSKY elle absorbe en général plus d'eau que la terre environnante. Quoiqu'il en soit le mécanisme de l'accumulation du CO_3 Ca n'est pas encore bien élucidé.

Pour compléter cette brève revue de nos connaissances sur les propriétés physiques et chimiques des nids d'Insectes sociaux précisons qu'en ce qui concerne les fourmilières, PICKLES (1940) a pu récemment apporter quelques éclaircissements sur le pH. Il a montré que la terre du nid de *Lasius flavus* a toujours une réaction nettement plus alcaline que la terre environnante (moyenne de 21 mesures échelonnées sur cinq mois : 5,0 dans la fourmilière contre 4,3 dans le sol voisin). Un résultat différent avait été obtenu par JANET (1898) chez *Myrmica ruginodis* et *Formica fusca,* autres espèces européennes, qui incorporent des végétaux à leurs constructions. Chez ces espèces la différence de pH avec le sol environnant serait pratiquement nulle. Chez les Abeilles solitaires (PICKLES, 1940 b) telles qu'*Andrena armata* Gmel. le cône de débris possède, au début, une réaction plus alcaline que le sol. Le pH ne tarde pas à devenir le même qu'au voisinage immédiat du puit.

EXISTENCE DE PEUPLEMENTS PROPRES AUX TERMITIERES DEPERISSANTES

Que la partie aérienne des termitières offre des possibilités de peuplement originales cela ne fait aucun doute et est bien visible en ce qui concerne les végétaux. Les dômes de termitières sont souvent envahis par une végétation qu'on ne retrouve pas sur l'ensemble de l'association botanique sur laquelle ils se trouvent. Dès lors chaque termitière saillera dans le paysage comme un bosquet plus ou moins élevé constitué par des plantes parfois assez variées. Dans certains pays tropicaux les paysans utilisent ces dômes ou buttes (« mounds » des Anglais) pour cultiver certaines plantes qui ne viennent pas dans des prairies herbacées environnantes. Les Siamois en particulier sont fidèles à ce type de culture pour le tabac.

Ainsi que je l'ai noté précédemment les termitières vivantes semblent à peu près azoïques à l'exception des Oligochètes qui peuvent être nombreux dans quelques cas.

Il n'en est plus de même quand, la colonie des hôtes venant à péricliter, la partie aérienne de la termitière abandonne le circuit éthologique du Termite et revient s'intégrer au cycle évolutif du sol.

On se trouve en effet, à ce moment, devant des volumes de terre à caractéristiques très spéciales, totalement dépourvus de peuplement et qui seront progressivement colonisés par les populations de la faune du sol environnant allant à la conquête d'une véritable « place vide ». Ajoutons que la vie d'une termitière peut être fort longue. Selon l'opinion de P.-P. GRASSÉ (1) elle peut durer plus de quatre vingt ans. TONGYAI note qu'après la mort d'une colonie d'occupants, la termitière peut être réoccupée par une nouvelle colonie. Il n'y a aucune raison de penser qu'une telle réoccupation ne puisse pas se produire à plusieurs reprises. Néanmoins il est patent qu'un grand nombre de termitières sont définitivement désertées et entrent dans une phase de désagrégation plus ou moins lente mais irrévocable.

Il semble que les caractéristiques primordiales des terres de termitières sont leur porosité et leur richesse en matières organiques. Les matériaux utilisés par les Termites ont en effet subi un malaxage intense qui les a considérablement fractionnés et homogénéisés. Le tassement des matériaux de la muraille, qui résulte du travail de la termitière est plutôt un obstacle à la pénétration de la microfaune. La richesse en matières organiques est au contraire garante de leur nutrition après leur pénétration.

LE PEUPLEMENT D'UNE TERMITIERE ABANDONNEE DE *PROTERMES*

Le 20-VIII-45, j'ai étudié une termitière de *Protermes minutus* Gr. en sous-bois de la réserve du Banco. Cette termitière, morte depuis quelques temps, était envahie par de grosses fructifications noires ergatiformes du champignon *Xylaria,* transperçant les cheminées d'aération et partant des chambres à champignons dans lesquelles les pédicules décrivaient des circuits parfois assez complexes.

Elle était envahie par des Psoques (indéterminés) par un Staphylin dont les larves, nymphes et adultes étaient très abon-

(1) GRASSÉ semble admettre une très grande longévité de la reine. Pour S.F. LIGHT, de l'Université de Californie, il y aurait une succession de reines à l'intérieur d'un même nid.

dants principalement dans la zone supérieure du dôme et par un Carabique extraordinairement fréquent appartenant pourtant à une espèce toujours assez rare dans les termitières habitées du *Protermes*. Un petit Isopode blanc (indéterminé) ne présentant aucune spécialisation originale était assez abondant dans l'épaisseur de la muraille et au contact des meules qui étaient, en outre, envahies par de nombreuses larves d'un petit Hémiptère Auchénorhynque. Enfin je dois ajouter que la termitière ne présentait pas d'altérations notables et que de nombreux Orthoptères *Phaeophilacris grassei* Chopard (n.g.n.sp.) fréquentaient les cheminées. Ces curieux Orthoptères, dont nous avons constaté la présence dans les cheminées de toutes les termitières vivantes du *Protermes*, sont essentiellement des microcavernicoles et n'ont aucun contact réel avec les Termites.

Si l'on compare la faune de cette termitière abandonnée aux peuplements des diverses strates du sol voisin on constate aisément que les espèces qu'on y trouve sont peu répandues dans le sol. Il convient, en fait, de disjoindre dans ce peuplement deux éléments :

1° Des termitophiles, peu nombreux dans l'économie normale d'une termitière vivante mais venant à pulluler dans les conditions anormales de sa décadence. Le Carabique appartient à cette catégorie (*Xenogona* sp.) ;

2° Des humicoles n'arrivant pas, normalement, à s'imposer dans les groupements du sol où ils ne subsistent que péniblement. Le milieu des termitières abandonnées leur offre des possibilités de développement plus favorables que celles qu'ils rencontrent dans les autres biotopes. Ils arrivent, dans ces conditions, à former des populations abondantes mais sans avenir, ce milieu étant, pour eux, occasionnel. Les Isopodes, Staphylins et Auchénorhynques signalés ici sont dans ce cas.

MODALITE DE L'INVASION D'UNE TERMITIERE DE *BASIDENTITERMES*

L'étude attentive d'une termitière champignon à un chapeau de *Basidentitermes* sp. (Le Banco, 14-VII-45, n° de matériel T. 10) progressivement abandonnée par les Termites, m'a permis d'observer d'un peu plus près les modalités de l'invasion par des éléments du groupement humicole.

En fait il semble que le chapeau, plus sec, soit colonisé avant

le reste, principalement par des espèces supracorticoles au sens large. Les Collemboles, dont on constate la présence, appartiennent à des espèces des genres *Paronella* et *Lepidocyrtinus* fréquentes sur les troncs et se trouvant parfois dans la litière de feuilles mortes du sol.

La colonisation du pied est moins avancée. Les espèces qui viennent à la conquête de la termitière suivent de près le retrait des Termites en direction centripète. Ceux-ci quittent progressivement la partie extérieure du nid et se retirent de plus en plus profondément dans le sol.

Le peuplement du pied est constitué par les espèces suivantes :

ARACHNIDES	Opilions	Assamiidae : *Aburistella flava* Lawr. (n.g.n.sp.)	1 fem.
		Typhlobunellus platypalpis Lawr. (n.sp.)	1
MYRIAPODES	Pauropodes	*Allopauropus minutissimus* Remy (n.sp.)	1
		Allopauropus tenuis Remy	
		Allopauropus sp.	1
INSECTES	Symphyles	1 espèce indéterminée	
	Diploures	Campodeidae : *Lepidocampa Juradii afra* Silv.	10
	Thysanoures	Lepismidae : 1 espèce non décrite	6
	Collemboles	Isotomidae : *Isotomiella sp.*	10
		Entomobryidae : *Paronella* sp. ..	8
		Lepidocyrtinus sp.	10
		Oncopoduridae : *Oncopodura bidentata* Delamare (n.sp.) .	2
		Sminthuridae : 1 espèce d'*Arrhopalites* rouge (n.sp.)	3
	Coléoptères	Scydmaenidae : *Euconnus* sp. (n.sp.) ...	2
		Staphylinidae : *Atheta* sp. (n. sp.)	2

En raison du volume relativement grand du pied de la termitière (plus de 8 dm^3) il est remarquable, au premier abord, que ce peuplement est très pauvre, tant en espèces (15 espèces)

qu'en individus (59 individus). Ceci caractérise, sans aucun doute, un peuplement non saturé. Il est probable que ce peuplement s'accroît par la suite. La non-saturation tient essentiellement à ce que le pourcentage d'espaces accessibles est minime. Les anciens couloirs des Termites ont été fréquemment obturés au cours du retrait de ceux-ci.

Or, un certain nombre des espèces signalées ici ne pénètrent que dans les anciens couloirs et ne parviennent pas à s'infiltrer à l'intérieur même du pied, dans les matériaux façonnés par les Termites.

ORIGINE DE CE PEUPLEMENT. — Ce peuplement complexe comprend :

1° De vrais termitophiles, peu nombreux, qui se sont attardés après le départ de leurs hôtes : c'est le cas de l'Opilion *Aburistella flava* Lawr. que l'on retrouve également, comme termitophile, avec *Cephalotermes rectangularis* Sjöst. C'est probablement le cas de l'autre Opilion *Typhlobunellus platypalpis* Lawr. Ces espèces sont carnassières.

2° Des humicoles de la zone superficielle du sol (principalement de la litière de feuilles mortes) : c'est le cas du Scydmaenide et du Staphylinide ainsi que des Collemboles *Paronella* et *Lepidocyrtinus* qui remontent souvent dans les biotopes supracorticaux ;

3° Des humicoles profonds (terricoles vrais) appartenant à des genres qui ne se trouvent normalement que dans les horizons moyens ou profonds du sol et dans les bois décomposés humides. A cette catégorie appartiennent les 3 *Allopauropus* (*A. tenuis* a été récolté par nous en Côte d'Ivoire, au Banco, au Koua Bocca et à Bouaké), le Symphyle, les Collemboles *Isotomiella, Oncopodura* et le petit Sminthuridae ;

4° Des ubiquistes fréquentant tous les biotopes accessibles comme le Lepisme et le Campodé *Lepidocampa juradii afra.*

CARACTERISTIQUES DES ESPECES. — Les espèces de grande taille restent cantonnées dans les galeries abandonnées (*Lepidocampa,* Opilions, etc.). Les espèces pénétrant dans la muraille sont toutes de taille extraordinairement petite : *Isotomiella, Lepidocyrtinus* et *Paronella* sont de toutes petites espèces. Dans ce contingent on observe même des espèces naines qui sont les plus petites connues des genres auxquelles elles appartiennent, cela à l'échelle mondiale. C'est ainsi que l'*Allopauropus minutissimus* Remy (n. sp.) est le plus petit *Allopauropus* actuelle-

ment connu. Ce biotope nous a fourni une femelle adulte de 0,35 mm. Cette espèce n'a pas encore été retrouvée ailleurs. *Allopauropus* sp. est représenté dans ce milieu par une femelle à 9 paires de pattes de 0,30 mm. Ce qui est également, pour ce stade, le record actuel de petitesse. Des Myriapodes de 350 µ ne sont pas sans intérêt.

L'*Oncopodura bidentata* Delamare (n. sp.) Collembole qui ne mesure également que 300 µ est le plus petit *Oncopodura* actuellement connu (fig. 60). Les *Oncopodura* sont caractérisés par une évolution chétotaxique très particulière et sont essentiellement des habitants des strates profondes du sol. Ils sont apparentés aux grands Tomoceridae qui peuplent la litière et les biotopes superficiels dans les régions holarctiques et australiennes.

L'énumération des espèces participant au peuplement permet de constater que la plupart des espèces sont rares dans le sol environnant. On peut donc affirmer que le peuplement de ce milieu spécial correspond à ce que nous appelons un peuplement par filtrage ou peuplement « filtré ». Les espèces qui le constituent n'arrivent pas à proliférer dans le sol en raison des conditions écologiques qu'elles y rencontrent et de la concurrence d'autres populations infiniment plus luxuriantes.

PENETRATION D'ELEMENTS FAUNISTIQUES RARES DANS LES TERMITIERES A LA FAVEUR D'UNE OUVERTURE

Une expérience naturelle nous permettra de saisir sur le vif un tel filtrage. Dans une termitière vivante de *Protermes minutus* Gr. (n° de matériel T. 20), nous avons observé une meule ayant été, par une ouverture accidentelle, en relation avec l'extérieur. Les Termites avaient reconstitué la muraille et, en outre, avaient bouché les couloirs normaux d'accès au reste de la termitière. Cette ouverture, rapidement colmatée par les ouvriers, avait rendu possible à la faune extérieure l'accès de la meule.

Celle-ci était couverte de mycotêtes de *Termitomyces* comme il est normal. De plus elle était envahie par des moisissures nombreuses qui auraient probablement fini par éliminer les *Termitomyces*. Le peuplement était constitué ainsi :

CRUSTACÉS :

Isopode : Espèce indéterminée ressemblant à un *Philoscia*..... nomb. ex.

INSECTES :

Collemboles :	Isotomidae : *Isotomiella bidentata* Del. (n.sp.)	1 ex.
	Entomobryidae : *Lepidocyrtus* sp.	3
Thysanoures :	Lépismidae : Lépisme indéterminé (fig. 60) ...	3

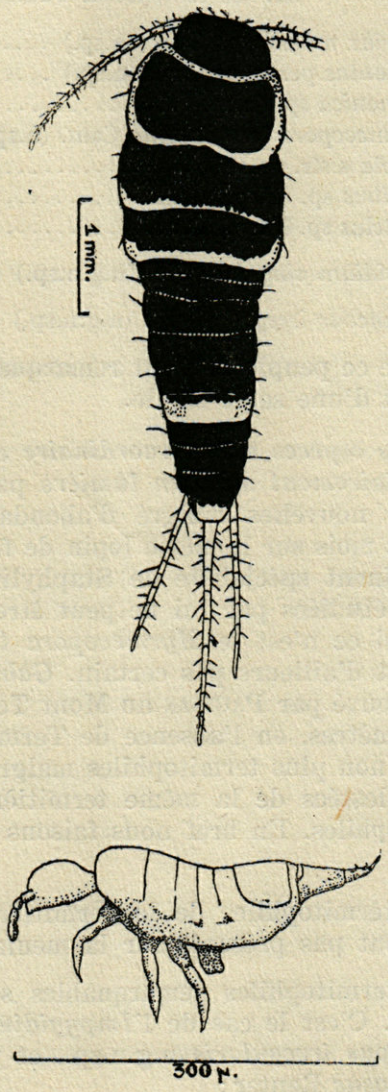


Fig. 60. — Un Lépisme humicole indéterminé, colonisant la muraille des Termitières fracturées, et le Collembole *Oncopodura bidentata* Delamare, de très petite taille,, habitant la muraille des termitières abandonnées.

Hémyptères : Hétéroptères :	*Trichotonannus setulosus* Reuter.	3
Coléoptères : Histérides :	*Acritus Cohici* Paul. (n.sp.)	1
	Acritus protermitidis Paul. (n.sp.).	3
	Acritus tomentosus Paul. (n.sp.)..	3
Staphylinides :	*Gabrius magniceps* Cam. (n.sp.)	1
	Philontus pervagus Cam. (n.sp.)	1
	Coenonica sp. (n.sp.)	1
	Myrmecopora termitophila Cam. (n.sp.)	2
	Atheta s.str. (n.sp.)	1
	Astilbus sp. (n.sp.)	1
	Oxytelus sp. (n.sp.)	1
Clavicornes :	*Impygidium singulare* Pic. (n.g.n.sp.)	3
Rhyzopaussidae :	*Bancous irregularis* Pic (n.g.n.sp.)	plusieurs

La richesse de ce peuplement est remarquable puisque, rappelons-le, il s'agit d'une seule meule.

La variété des espèces est extraordinaire et l'originalité du peuplement est clairement mise en lumière par la grande proportion d'espèces nouvelles malgré d'abondantes captures et un séjour de trois mois sur le même lopin de forêt. Et pourtant de l'avis de l'éminent spécialiste de Staphylins, Cameron, aucune des espèces étudiées par lui ne peut être considérée comme termitophile si ce n'est le *Myrmecopora termitophila* pour lequel le fait n'est d'ailleurs pas certain. *Gabrius magniceps* a d'ailleurs été retrouvé par Paulian au Mont Tonkoui à quelques centaines de kilomètres, en l'absence de Termites. Les Collemboles ne sont pas non plus termitophiles malgré la présence sur les meules non blessées de la même termitière de *Serroderus* nettement termitophiles. En bref nous faisons les constatations suivantes :

1° Certains termitophiles de la termitière (*Termitoxenia, Serroderus*) ne sont pas présents sur la meule attaquée ;

2° Certains termitophiles remarquables s'y sont, au contraire, maintenus. C'est le cas de l'*Impygidium singulare* n.g. n.sp., et de *Bancous irregularis* n.g.n.sp., et peut-être du *Trichotonannus setulosus* Reuter ;

3° Des espèces venues de l'extérieur ont pénétré dans ce milieu inattendu. A cette catégorie appartiennent toutes les autres espèces du peuplement.

Signalons enfin que la richesse de ce milieu en Coléoptères est extraordinaire. La meule était exploitée au maximum et présentait un véritable grouillement d'individus à sa surface.

Ces observations nous permettent de saisir sur le vif la *puissante attraction d'un milieu nouveau et l'important filtrage qui préside à son peuplement.*

Conclusions

I. Les termitières abandonnées sont des « places vides ».

II. Leur peuplement est constitué par un contingent d'espèces humicoles profondes et un contingent de formes supracorticoles.

III. Les termitophiles stricts s'attardent parfois encore un certain temps dans ce milieu.

IV. Le peuplement des termitières abandonnées n'est pas saturé. C'est un peuplement « filtré » très riche en espèces originales et pauvre en individus de chaque espèce.

V. La colonisation de la muraille est principalement le fait d'espèces extraordinairement petites, compte tenu du groupe zoologique auxquelles elles appartiennent : Myriapodes Pauropodes de 300 µ et Collemboles Oncopoduridae de 250 à 300 µ. Ce sont là les plus petites espèces du monde pour les groupes auxquels elles appartiennent.

VI. Le filtrage se fait au bénéfice d'espèces qui ne trouvent pas dans le sol environnant des conditions optimales d'expansion et ne s'y maintiennent que difficilement.

VII. L'ouverture accidentelle d'une termitière vivante nous permet de constater qu'une seule meule est colonisée suivant le même processus, le contingent de termitophiles stricts étant naturellement plus important dans ce cas. Dans l'exploitation de ce milieu favorable il y a saturation et large prédominance de Coléoptères.

CHAPITRE XVIII

Faune des cavités dans les Arbres

Faune des cavités dans les arbres ..... p. 252
Litière de mammifères dans un creux d'arbre .... p. 256

L'étude des cavités des troncs d'arbres ou cavités endoxyles a été abordée en Europe sous deux angles différents, tous les deux forts intéressants.

Certains ont étudié le peuplement primaire de ces cavités et ont pu établir qu'elles constituent le biotope de prédilection d'espèces jusqu'à ce jour considérées comme rares ou très rares. Le travail le plus remarquable sur cette question est l'étude de A.-Kh. IABLOKOFF (1943) sur les Elatérides du massif de Fontainebleau. Cet auteur définit les conditions de gisement et les habitudes des diverses espèces envisagées.

D'autres recherches ont porté sur la faune des cavités d'arbres consécutivement à l'adoption de ces cavités par des mammifères ou des oiseaux venant y établir leur litière ou leur nid. L'étude primordiale dans cet ordre d'idée semble être celle de N. LELEUP (1947) sur les Arthropodes nidicoles et microcavernicoles de Belgique.

Il est évident que, dans ce cas, l'hôte traînera à sa suite tout un cortège d'Arthropodes qui lui sont directement inféodés, il y aura mélange des endoxyles proprement dits et des pholéophiles et pholéobies.

FAUNE DES CAVITES D'ARBRES EN COTE D'IVOIRE

Tout comme dans les forêts d'Europe les cavités sont fréquentes dans les arbres de la forêt tropicale. Les insectes vien-

nent y mourir en grand nombre et contribuent, avec les débris végétaux, à la formation d'une vase à caractéristiques assez spéciales, très noire, apparemment très dense, très compacte, probablement assez riche en tanins, où l'odeur des Insectes en putréfaction domine. A la surface de ces amas de vase on trouve

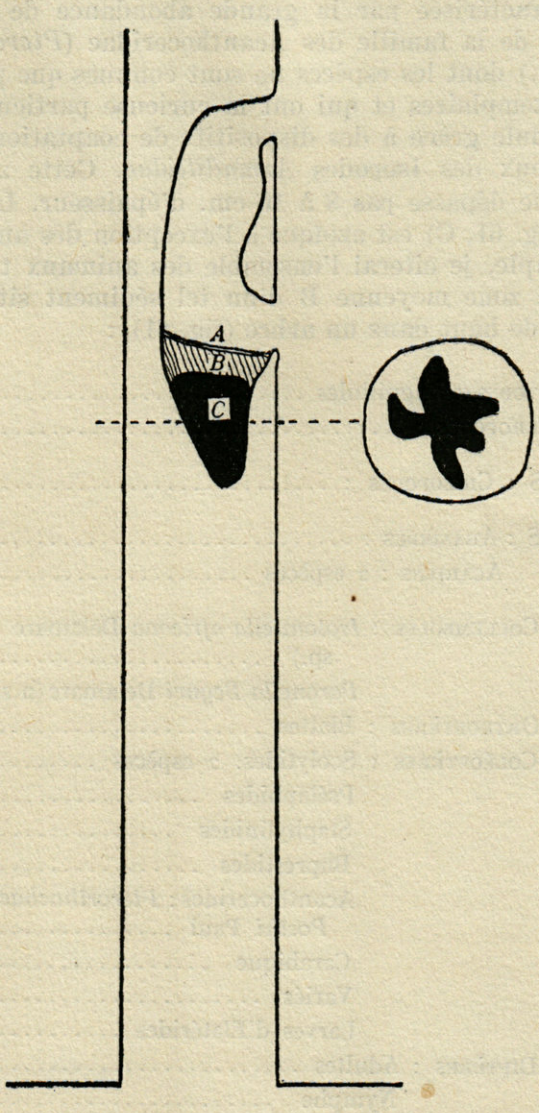


Fig. 61. — Schéma de la stratification du sédiment dans un creux d'arbre (Le Banco, Côte d'Ivoire).

(fig. 61, A) une grande abondance de débris des divers ordres, principalement des élytres, des thorax et des abdomens de Coléoptères, ainsi que des capsules crâniennes d'Orthoptères. Sous cette zone superficielle se trouve une zone (fig. 61, B) habitée par une faunule assez spéciale vivant dans le sédiment. Cette faunule est caractérisée par la grande abondance de Coléoptères Scarabéides de la famille des Acanthoceridae (*Pterorthochaetes Posthi* Paul.) dont les espèces ne sont connues que par un petit nombre d'exemplaires et qui ont la curieuse particularité de se rouler en boule grâce à des dispositifs de coaptation aussi parfaits que ceux des Isopodes *Armadillidae*. Cette zone habitée de la vase ne dépasse pas 8 à 10 cm. d'épaisseur. La zone plus profonde (fig. 61, C) est azoïque à l'exception des anguillules. A titre d'exemple, je citerai l'ensemble des animaux trouvés dans 3 dm^3 de la zone moyenne B d'un tel sédiment situé dans un trou à 7 m. de haut dans un arbre (fig. 61) :

VERS	Nématodes : Anguillules	100
	Gastéropodes	1
MYRIAPODES	Chilopodes	1
ARACHNIDES	Aranéides	1
	Acariens : 2 espèces	7
INSECTES	Collemboles : *Isotomiella africana* Delamare (n. sp.)	4
	Paronella Beguei Delamare (n.sp.)	2
	Orthoptères : Blattes	2
	Coléoptères : Scolytides. 2 espèces	2
	Psélaphides	1
	Staphylinides	2
	Buprestides	6
	Acanthocerides : *Pterorthochaetes Posthi* Paul	8
	Carabique	1
	Variés	13
	Larves d'Elatérides	3
	Diptères : Adultes	5
	Nymphe	1
	Larves	48
	Hyménoptères : Fourmis Ponérines	15

Ce qui correspond, si l'on excepte les Nématodes qui exploitent en réalité la couche inférieure, à une densité de 41 individus pour 1 dm^3. Le milieu est donc faiblement exploité. Dans le sol du sous-bois forestier ce n'est que très profondément 20-25 cm.) que l'on trouve une faune aussi pauvre.

Il est intéressant de constater que dans ce milieu spécial, à faune appauvrie, les éléments d'origine corticole (*Paronella*, Gastéropodes, Araneide, Blattes, Scolytides, Psélaphides, etc...) sont les plus nombreux. Les Fourmis Ponérines exploitent principalement les cadavres de la zone superficielle du sédiment. La relative abandance des Acanthocerides que j'ai déjà signalée est assez symptômatique. R. PAULIAN tend à considérer cet habitat comme normal pour les *Pterorthochaetes* (1946, p. 198). La présence de Diptères à tous les stades n'a rien d'extraordinaire dans ce milieu riche en matières organiques. Signalons enfin que les larves d'Elatérides sont là dans leur habitat normal, si l'on se permet un rapprochement avec la belle étude de A.-Kh. IABLOKOFF (1943) sur les Elatérides de Fontainebleau. Cet auteur, qui a justement appuyé sur les caractéristiques « fermées » d'un tel milieu compare son peuplement à celui des microcavernes (terriers et nids) et l'oppose à la constance et à la lente évolution des peuplements cavernicoles. Quant à nous, après des recherches poussées sur la faune des terriers et des nids de l'aire envisagée (1), nous sommes en mesure d'affirmer que l'aspect général du peuplement est fort différent dans les deux milieux. La faune des cavités serait composée d'un élément d'origine corticole filtré et d'un élément endémique (*Pterorthochaetes*), à régime saproxylophage, peu important.

Il est évident que tous les milieux biocénotiquement fermés présentent une certaine physionomie commune. Quant aux espèces non strictement inféodées on observe toujours un « filtrage » particulier des éléments de la faune environnante, filtrage qui est dû à l'originalité des conditions microclimatiques et biotiques. A ce peuplement filtré viennent s'additionner un nombre plus ou moins grand d'espèces propres au milieu. Dans le cas des cavités endoxyles de Côte d'Ivoire il semble que ces deux contingents soient infiniment plus faibles que dans les litières de mammifères et les nids d'oiseaux.

---

(1) cf. Recherdhes écologiques sur la faune des terriers et des nids de Côte d'Ivoire par C. DELAMARE et R. PAULIAN. LECHEVALIER. Encyclopédie biogéographique et écologique, VIII. (sous-presse).

LITIERE DE MAMMIFERE DANS UN CREUX D'ARBRE

La faune des terriers et des nids a été spécialement étudiée en Côte d'Ivoire par R. PAULIAN et moi-même, au cours de notre mission. Malheureusement nous n'avons pas pu aborder l'étude des deux types de nids endoxyles qui auraient certainement présenté le plus grand intérêt, à savoir les nids de Calaos et les litières de *Procavia*. Il nous a cependant été possible de prospecter un gîte temporaire de l'Ecureuil volant *Anomalurus* sp. établi dans le creux d'un arbre.

L'étude de ce gîte nous a permis de constater la coexistance étroite de deux éléments faunistiques à peu près d'égale importance, des saproxylophages et des humicoles étant mêlés aux pholéophiles et pholéobies les plus caractérisés. Il ne semble plus y avoir, dans ce cas, d'endoxyles comparables aux *Pterorthochaetes*. L'influence de l'hôte a été prédominante et a imposé sa loi ainsi que cela se passe en Europe dans les nids et microcavernes endoxyles étudiés par LELEUP (1947) (cf. DELAMARE DEBOUTTEVILLE et R. PAULIAN 1951, *Encyclopédie biogéographique et écologique*, sous presse, pour plus de renseignements sur la faune du gîte d'*Anomalurus*).

CHAPITRE XIX

Milieux terrestres annexes

Le « terrarium » des Phytotelmes ..... p. 257
Peuplement de la terre contenue entre les gaines foliaires des Palmiers sauvages ..... p. 258
Peuplement d'une Fougère arborescente ..... p. 260

LE TERRARIUM DES PHYTOTELMES

C'est PICADO (1913, *Bull. Biol. France et Belgique*) qui, dans un mémoire déjà ancien, le meilleur qui existe sur la question, a défini le terrarium des Phytotelmes :

« Au point de vue que nous envisageons ici (constitution du milieu), une Broméliacée épiphyte peut être comparée à deux cônes emboîtés l'un dans l'autre : l'un périphérique, formé par les vieilles feuilles mal emboîtées les unes dans les autres, et un autre central, le cœur des floriculteurs, formé par l'ensemble des feuilles vivantes bien emboîtées. Cette partie seule est capable de retenir de l'eau. Dans les vieux pieds de Broméliacées entre le cône central, l'*aquarium*, et la paroi externe de la partie périphérique, le *terrarium*, il ne persiste guère de feuilles sinon la base de quelques-unes d'entre elles, qui ne suffisent pas à décomposer la cuvette périphérique en compartiments indépendants. Cette cuvette forme donc un tout continu. Elle est comblée par les sédiments abandonnés par l'eau que retenaient précédemment ces feuilles. A ce dépôt s'ajoutent des fragments de feuilles mortes, qui s'entassent en nombre assez grand pour arrêter les rayons lumineux. L'ensemble conserve une humidité constante. Les matériaux constituant le *terrarium* se décomposent lentement et finissent par former une véritable terre noire ».

PICADO a malheureusement centré son étude sur la fraction aquatique de la faune. Le problème écologique du terrarium est à peine effleuré.

PAULIAN (1947) a insisté sur le fait que les phytotelmes sont moins abondants en forêt de Côte d'Ivoire qu'en forêt américaine. Il n'y a pas de Broméliacées épiphytes en Côte d'Ivoire.

Du fait de cette absence on ne retrouve pas de milieu présentant une dualité analogue entre aquarium et terrarium. Mais il existe de petites collections de terre ayant à peu près les mêmes caractéristiques physionomiques que celles du milieu étudié par PICADO.

Les petites réserves d'eau, qui sortent du cadre de notre étude, ont été étudiées au cours de notre mission par GRJEBINE (*in litteris*), et par PAULIAN (1947).

PEUPLEMENT DE LA TERRE CONTENUE ENTRE LES GAINES FOLIAIRES DES PALMIERS SAUVAGES

J'ai pu prendre quelques notes sur le peuplement de la terre accumulée entre les bases des feuilles des Palmiers sauvages du sous-bois forestier en zone très humide (zone du Marigot). Cette terre est fine, noire, mouillée, son pH est de 5,5 à 6. L'eau canalisée par les frondes était guidée vers la base des feuilles, elle est, de ce fait, perpétuellement à saturation.

On peut s'attendre à ce que le peuplement de ce milieu soit assez particulier. Je donnerai ici comme exemple le résultat de relevés effectués sur des échantillons de 800 cc., le 27-VII-1945 sur deux *Ancistrophyllum* différents :

ESPÈCES DU PEUPLEMENT	*Ancistrophyllum* I		*Ancistrophyllum* II
	a.	b.	
MYRIAPODES :			
PAUROPODES :			
Allopauropus sp.	1 larve		
Allopauropus sp.	1 sexe ind.	2	1
ARACHNIDES :			
ACARIENS	5	10	

Espèces du Peuplement	*Ancistrophyllum* I		*Ancistrophyllum* II
	a.	b.	
INSECTES :			
Collemboles :			
Isotomiella africana Del.	22	15	18
Heteromurus dubius Del. ...	16	20	
Paronella villiersi anomala Del.	10	10	20
Serroderus distinctus Del. ...	11		4
Megalothorax minimus Willem.	5	4	1
HÉMIPTÈRES :			
Cochenilles :			
Pseudococcines	30		15
Total :	101	61	59

Chiffres qui, malgré leur pauvreté, accusent une grande uniformité physionomique.

Du point de vue quantitatif on constate qu'à volume égaux le peuplement de ce milieu est toujours beaucoup plus pauvre que celui de l'humus du sol environnant (101 individus dans le cas le plus favorable, contre 233, pour 800 cc.).

La comparaison du point de vue qualitatif accuse le même appauvrissement. A volumes égaux on ne trouve, dans l'exemple cité, que 9 espèces contre 43 dans le sol voisin.

Nous devons noter en passant que les espèces qui participent à ce peuplement sont toutes douées d'une haute valence écologique, c'est-à-dire qu'elles participent aux peuplements d'un grand nombre de biotopes et que, par conséquent, le peuplement de ce milieu n'a, qualitativement, rien d'original. Il est intéressant d'y constater la totale absence de formes prédatrices et de Coléoptères qui sont normalement abondants dans les horizons superficiels du sol. Des Trichopterygiens se trouvent parfois en surface de ces amas mais ils ne pénètrent jamais, semble-t-il, comme ils le font dans la litière. Peut-être

sont-ils gênés, non seulement par l'humidité mais aussi par l'existence d'écarts thermiques non négligeables dans ce milieu spécial.

Tous les Collemboles que l'on rencontre dans ce milieu appartiennent à la forme biologique euédaphique. Cette uniformité souligne une nette analogie avec les horizons profonds du sol (1).

PEUPLEMENT D'UN FOUGÈRE ARBORESCENTE

Il existe dans la réserve du Banco quelques peuplements

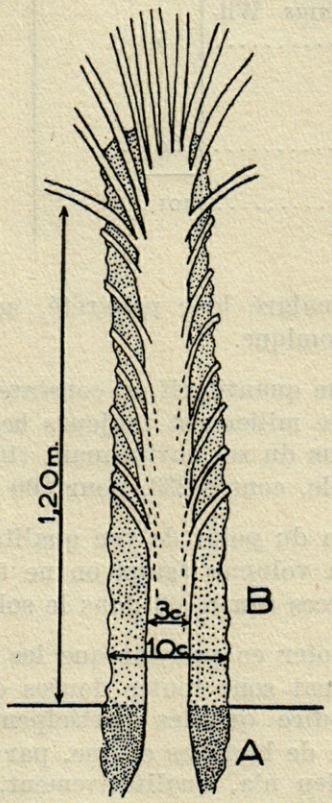


Fig. 62. — Coupe schématique longitudinale d'un *Cyathea*.

(1) Dans certains cas la terre située à la base des feuilles de palmiers peut servir de lieu d'élection à des espèces relativement rares. C'est ainsi qu'à la Jamaïque on n'a trouvé le Zoraptère **Zorotypus longicercatus** que dans ce biotope (CAUDELL 1927). En aucun cas, semble-t-il, ce milieu ne sert de réservoir à Insectes nuisibles.

épars de *Cyathea* sp. qui ne semble pas être le *Cyathea Manni* du sommet du Tonkoui. J'ai analysé le peuplement d'un pied de cette espèce. Autour de la tige, un lacis dense de 3-4 cm. d'épaisseur constitue un milieu physique assez particulier. Ce lacis externe est formé par de nombreux diverticules qui descendent de la base des frondes. Il présente deux zones, l'une aérienne (B) est relativement sèche, l'autre située sous la surface du sol est beaucoup plus humide (A., fig. 62).

Dans la zone A, située sous terre, la faune est nettement du type humicole. Pour 1 dm³ j'ai trouvé la composition quantitative suivante (le 31-VIII-1945) :

CRUSTACÉS : Isopodes : Oniscoides		2
ARACHNIDES : Opilion. *Conomma minima* Roew.		1
	Aranéides	3
	Acariens	4
MYRIAPODES : Pauropodes : *Allopauropus megalochaetus* Rémy (l'espèce n'est connue que de ce prélèvement		1
	Allopauropus sp.	11
	Symphyles	1
	Diplopodes	1
	Chilopodes	1
INSECTES : Collemboles : *Pseudachorutes* sp.		1
	Isotomiella africana Delamare	10
	Paronella sp.	2
	Cyphoderus sp.	1
	Tullbergia sp.	5
	Dyctyoptères : Blattes	2
	Psocoptères	1
	Coléoptères : Staphylinides	4
	Psélaphides	1
	Scolytides	1

Dans la zone B, le peuplement est beaucoup plus pauvre numériquement et systématiquement. Dans la partie superficielle du lacis on trouve quelques Collemboles du genre *Paronella* et des Araignées errantes. En profondeur, vers l'axe, on rencontre des Collemboles *Tullbergia,* quelques *Isotomiella,* quelques *Megalothorax* Willem, un petit Sminthurinien vert appartenant à un genre nouveau très particulier, des Oniscoïdes du genre *Philoscia,* des Blattes et quelques Coléop-

tères Psélaphides. Au total la densité du peuplement dans cette zone est très faible. J'ai compté 6 animaux pour 1 dm3, ce qui est très peu. Notons cependant, dans cette couche de faible épaisseur, la présence de quelques Collemboles de très petite taille appartenant à l'espèce *M. minimus* Willem que j'ai également trouvée dans beaucoup d'autres biotopes typiquement terricoles.

En définitive, l'étude du peuplement du lacis d'un *Cyathea* permet de constater un rapide appauvrissement du peuplement du bas vers le haut avec disparition progressive des espèces normalement humicoles. Ce peuplement est d'ailleurs sans grande originalité, à l'exclusion toutefois du petit *Sminthurinien* entièrement vert que je n'ai retrouvé nulle part ailleurs en Côte d'Ivoire. C'est le cas également pour le Pauropode *Allopauropus megalochaetus* Remy qui, selon le créateur de l'espèce, est très isolé dans le genre *Allopauropus*. En raison de l'état fragmentaire de nos connaissances sur la microfaune de l'Afrique, je ne crois pas que l'on puisse en tirer actuellement des conclusions sur l'originalité de ce peuplement. Il serait intéressant d'étudier la faune des *Cyathea* dans les stations où elles forment de puissantes associations, au Tonkoui par exemple. On y retrouverait sans doute d'anciens éléments africains.

TROISIÈME PARTIE

Interdépendances entre les peuplements. Leurs origines, leur évolution.

CHAPITRE XX

Interdépendances des Peuplements des Biotopes dépendant du sol

Les sols suspendus et les sols d'épiphytes ..... p. 266
Les peuplements cavernicoles ..... p. 267
Les coprophiles ..... p. 269
Les cadavres et les tombes ..... p. 270
Peuplement des terriers. Les pholéophiles ..... p. 271
Les nidicoles ..... p. 272
Peuplement du guano ..... p. 272
Les termitophiles ..... p. 273

Les faits que nous avons dégagés dans les chapitres précédents nous permettent de tenter une esquisse des rapports qui existent entre la microfaune du sol et celle des autres milieux.

Déjà, dans le sol lui-même, nous nous sommes trouvés en présence de deux contingents essentiellement différents, dont l'un, euédaphique, strictement endogé, peut, dans la plupart des cas, être rattaché à des formes hémiédaphiques de surface (1). C'est ainsi que les *Isotomiella* sont des Isotomiens ty-

(1) Les endogés aquatiques dérivent, de la même façon des formes de surface. Les recherches de CHAPPUIS et de WALTER, poursuivies en France avec beaucoup de succès par ANGELIER, ont fait connaître ainsi un grand nombre de Copépodes et d'Hydracariens originaux, qui peuvent, dans la plupart des cas, être rattachés à des souches lucicoles connues. L'analogie de leurs caractères morphologiques avec ceux des Collemboles euédaphiques ou des Copépodes « terraqueux » (Ch. Br. WILSON) est grande.

piques adaptés à la vie en profondeur et ne sont pas bien éloignés des Isotomiens superficiels : les *Onychiurus, Tullbergia* sont des muscicoles typiques préadaptés à une existence endogée. Les *Arrhopalites, Neelus, Megalothorax* sont des symphypleones présentant des caractères adaptatifs convergents : les *Sminthurinus,* proches alliés des *Arrhopalites,* vivent encore à la surface du sol, dans les mousses et dans la litière de feuilles mortes. Les *Arrhopalites,* dont les caractères adaptatifs semblent corrélatifs d'une inféodation à un microclimat particulièrement stable, pénètrent chaque fois qu'ils le peuvent en profondeur ; on les trouve dans les fentes. Il ne fait aucun doute que tous les Collemboles profonds dérivent d'espèces superficielles qui se sont adaptées à un milieu plus pauvre en humus sans pour cela cesser de se nourrir essentiellement d'hyphes et de spores de Champignons. D'ailleurs une telle liaison est actuelle dans bien des cas. Beaucoup de formes de surface pénètrent en profondeur chaque fois qu'elles en ont la possibilité, par les conduits que constituent les racines (radicicoles) ou par les tunnels provenant de la décomposition sur place de celles-ci, voire même par les chemins ouverts par les Oligochètes (Pucerons, Psoques, Diptères Sciarides, etc...). C'est ainsi également que l'on trouve en profondeur des jeunes d'espèces superficielles dont la pénétration est rendue possible par leur faible taille. En Côte d'Ivoire j'ai trouvé à 35 cm. de profondeur des jeunes de *Paronella Beguei* Delamare et de diverses espèces de *Lepidocyrtus* (en particulier, très souvent, *Lepidocyrtus Lamarcki* Delamare, espèce de petite taille et très largement eurytope).

Que ce soit dans les temps passés ou actuellement le sol n'a jamais cessé d'envoyer des émigrants vers les milieux voisins.

LES SOLS SUSPENDUS ET LES SOLS D'EPIPHYTES

Les peuplements des sols suspendus, analysés dans un chapitre précédent, ne se rencontrent probablement qu'en forêts tropicales humides et anciennes. Nous avons vu qu'ils permettent de constater la remontée d'éléments terricoles profonds, jusqu'à de grandes hauteurs dans les arbres, en utilisant, comme relais, les petites collections humiques qui se trouvent retenues à la base des touffes d'épiphytes. L'euédaphon le plus fra-

gile se trouve donc doué en réalité d'un grand pouvoir d'expansion quand un microclimat convenable lui permet de quitter le couvert du sol. Ces espèces retrouvées à 45 m. de haut dans les arbres étaient jusqu'à ce jour considérées comme strictement endogées, et le sont en effet historiquement. Leur présence en hauteur permet de saisir le rôle absolument primordial du microclimat dans la répartition des animaux. C'est certainement lui qui joue le rôle essentiel dans toutes les restrictions d'habitat considérées sous l'angle biocénotique.

Si les « sols suspendus » et les sols d'épiphytes peuvent être, pour une large part, régulièrement colonisés par la faune du sol, il faut cependant noter que cet intéressant mouvement ascendant est complété dans une large mesure par un apport de formes supracorticoles et infracorticoles. Nous avons vu plus haut (p. 214) que les humicoles ne remontent pas normalement en position infracorticale, cela en raison de l'imparfait décollement des écorces et pour des raisons microclimatiques.

LES PEUPLEMENTS CAVERNICOLES

Si la remontée des éléments humicoles en hauteur est un phénomène relativement limité dans le temps et dans l'espace, il n'en est plus de même en ce qui concerne leur pénétration en profondeur. Dans toutes les régions du globe, on a pu vérifier que presque toutes les lignées cavernicoles ont appartenu originellement au peuplement du sol. Il n'existe d'ailleurs aucune opposition essentielle du point de vue microclimatique entre les deux milieux, qui sont caractérisés par une grande constance thermique et une hygrométrie presque toujours élevée. Les troglobies eux-mêmes, pour cette raison, ne sont pas toujours aussi strictement liés aux grottes qu'on pourrait le penser. Les *Aphaenops rhadamantus* List et *A. Jeanneli* Ab. se retrouvent parfois sous les grosses pierres enfoncées non loin des entrées. Les *Dolichopoda* errent parfois sur les buissons bas, assez loin des cavités et doivent se réfugier contre le sol quand l'humidité diminue. *Schaefferia pouadensis* Del., troglobie de la grotte de Pouade (Pyr.-Or.), a été retrouvée, endogée, à la Fontaine Jassal. Inversement les trogloxènes proviennent tous de la litière et des horizons sous-jacents. Ils pénètrent dans les grottes par les cônes d'éboulis et les accumulations végétales de l'entrée.

Le recrutement des troglobies se fait par sélection de li-

gnées du sol. C'est ainsi que JEANNEL, par exemple, a signalé que, parmi les Coléoptères, les *Geotrechus* sont normalement des habitants des horizons superficiels et, essentiellement, de la litière. Dans le cas des Collemboles, cette sélection a touché des lignées qui étaient singulièrement préadaptées au milieu cavernicole, lignées presque toujours strictement euédaphiques. le grand genre *Pseudosinella* Schaeffer, dont un certain nombre d'espèces, oculées ou aveugles [*P. immaculata* (L.P.), *P. duodecimoculata* Hds., *P. decipiens* Denis, *P. alba* Pck., *P. binoculata* Ksen., etc...] se trouvent communément sous la litière des sols forestiers, a donné naissance à des espèces troglobies, qui se déplacent sur les stalactites et les stalagmites [*P. cavernarum* (Mz.), *P. Sollaudi* Denis, *P. ocellata* (Abs.), *P. Virei* Abs., *P. Vandeli* Denis, *P. Ksenemani* Denis, en France].

STACH (1947) a décrit récemment de nombreux *Arrhopalites* Börn. troglobies apparentés aux espèces lucifuges de l'humus. Les *Oncopodura occidentalis* Bonet et *O. Colasi* Delamare (*in litteris*) des grottes des Pyrénées ne sont pas éloignés des autres espèces du genre (*O. crassicornis* Shoeb. par exemple). *Oncopodura bidentata* Delamare pénètre en Côte d'Ivoire dans les termitières dépérissantes.

Les *Tomocerus* cavernicoles sont proches des espèces de la litière et doivent provenir de ralentissements différentiels dans le développement des divers organes caractéristiques.

Le genre *Onychiurus* Gervais est certainement le genre de Collemboles qui contient le plus grand nombre d'espèces troglobies. C'est un genre que l'on trouve normalement dans les mousses et dans les feuilles mortes. Il remonte très loin dans les régions arctiques et se trouve sous les tropiques.

Les *Hypogastrura lucifuga* (Pck.), *H. cavicola* (Börn.), *H. stygia* Abs., *H. ionescoi* Bonet, et les espèces des genres *Schaefferia* Absolon et *Typhlogastrura* Bonet, sont, je pense, les seuls Hypogastruriens cavernicoles non guanobies actuellement connus en Europe. Ces espèces sont toutes nettement hygrophiles et se complaisent dans les milieux très humides des grottes. *Schaefferia pouadensis* Delamare, rencontré dans une grotte des Pyrénées Orientales, se trouvait sous des pierres reposant sur une mince pellicule d'eau de 1,5 mm. d'épaisseur environ. Il semble que le *Typhlogastrura* de BONET ne fréquente également que des grottes longuement enneigées au cours de l'année et, de ce fait, très humides (BONET 1931).

Les Hypogastruriens cavernicoles sont actuellement en place, le groupe est largement holarctique et ne se rencontre que très exceptionnellement sous les tropiques. La plupart des formes troglobies doivent avoir leur souche à proximité d'espèces largement eurytopes bien que toujours hygrophiles et ayant, par conséquent, une vaste répartition actuelle, telles que *H. armata* Nic. Cela ne fait aucun doute en tout cas pour *H. cavicola* (Börn), *H. lucifuga* (Pck.) et les *Schaefferia*.

Pour nous résumer, il n'est pas douteux que les Collemboles troglobies sont des humicoles évolués, se nourrissant normalement de champignons, de débris végétaux, de bactéries et de matières organiques dissoutes tout comme les formes hypogées du sol.

Nous verrons plus loin que le peuplement qui exploite le guano des Chauves-Souris est essentiellement différent du peuplement cavernicole et n'est aucunement lié à lui.

***

Tandis que les sols suspendus, peu durables et peu étendus, n'ont pas pu différencier de peuplement original, le milieu cavernicole, très étendu et très constant, a pu entraîner l'évolution de quelques lignées privilégiées.

Rappelant que les bois décomposés et les ombrelles des Champignons sont colonisés principalement par les formes de la litière, nous allons maintenant passer en revue les peuplements de toute une série de milieux qui ont ceci de commun que la matière énergétique fondamentale est constituée par des résidus de la vie animale et non plus par des débris végétaux. Dans le cas le plus simple il s'agira de coprophiles tandis que dans le cas le plus original il s'agira de peuplements vigoureusement « dirigés » par un hôte.

LES COPROPHILES

Les coprophiles sont tous microphages. Les Collemboles se recrutent parmi les espèces hygrophiles. En France, j'ai principalement observé, en forêt, des *Hypogastrura, Friesea, Pseudachorutes* et, en terrain découvert à forte insolation, au contraire, des espèces xérophiles telles que les *Entomobrya* Rond. En forêt de Côte d'Ivoire les coprophiles se recrutent principalement parmi les *Aethiopella, Aethiopellina, Pseudachorutes*, voi-

re même *Sminthurides*, tandis qu'en savane on trouvera des *Bovicornia*, *Drepanura* (et dans d'autres régions des *Rhodanella*) à facies nettement xérophile. Le triage des formes s'effectue donc uniquement sous le contrôle des facteurs thermique et hydrique. En effet, on ne retrouve pas, chez les Apterygotes, de formes strictement coprophages comme chez les Insectes supérieurs (Diptères et Coléoptères principalement), leur respiration cutanée ne leur ayant pas permis de pénétrer en profondeur dans ce milieu à caractères physico-chimiques si particuliers. Tous les Collemboles coprophiles appartiennent à la forme hémiédaphique.

LES CADAVRES ET LES TOMBES

Il s'agit là d'un milieu très particulier qui ne peut être comparé à aucun autre.

Les Collemboles des cadavres et des tombes ont été étudiés jadis par MEGNIN, d'après les exhumations du cimetière d'Ivry. A une époque plus récente, la question a été reprise du point de vue strictement Collembologique par FOLSOM (1902) et par HANDSCHIN (1925). HUNZIKER (1919) s'était préoccupé de cette question du point de vue général.

Les formes citées par HANDSCHIN sont soit lucicoles hydrophiles comme *Hypogastrura armata* Nic. (exemplaires légèrement dépigmentés), soit lucifuges strictes comme *Sinella coeca* Schött (catégorie de l'hémiédaphon mésophile de GISIN) ou *Folsomia fimetaria* (Tullb.), *Onychiurus cadaverinus* Hds. et *Anurida granaria* Nic. (espèces euédaphiques).

Les *Hypogastrura* confinent écologiquement à la catégorie des dulcaquicoles. On les trouve au sol, en forêt, et dans les tapis de mousses, sur les citernes, dans les tourbières, sur les eaux tranquilles (canaux d'irrigation en Bretagne).

Hypogastrura armata Nic. a été trouvé assez fréquemment par nous sur les cadavres d'oiseaux et en particulier de *Sula bassana* L. dans le Finistère.

Je partage donc l'avis de BONET (1931) en ce qui concerne l'origine humicole de la faune nécrophile. Je lui laisse la précision de ses chiffres pour évaluer l'importance relative des divers contingents de peuplement (lucifuges : 11 %, lucifuges stricts : 89 %). De telles précisions ne me paraissent guère prudentes.

PEUPLEMENT DES TERRIERS

LES PHOLEOPHILES

Les terriers de Mammifères constituent un milieu original, relativement étendu. Dans certaines régions les terriers d'une espèce arrivent à être assez denses et assez durables au cours de l'année pour former un important milieu évolutif. C'est le cas par exemple des Taupinières et des terriers de Lapins dans nos plaines, des terriers de Marmottes dans les Alpes, des terriers de *Cricetomys* en Côte d'Ivoire et de ceux de *Tachyoryctes* en Afrique Orientale. C'est le milieu « microcavernicole » de FALCOZ. Outre leur stabilité microclimatique générale, ces milieux offrent à la microfaune une nourriture abondante constituée par les réserves et, surtout, par les crottes. Dans une atmosphère toujours relativement humide, les moisissures se développent bien. En fait presque tous les pholéophiles, à l'exception de quelques prédateurs spécialisés, se nourrissent de Champignons. Les examens de tubes digestifs du Collembole pholéophile *Drepanura eburnea* Denis permettent de constater que cette espèce ne se nourrit que de spores. Ces milieux dont le dynamisme est tout particulier sont essentiellement peuplés par des Acariens, des Collemboles et des Staphylins.

On y rencontrera beaucoup de formes accidentelles mais, aussi, beaucoup de formes spéciales. OUDEMANS a décrit un grand nombre d'espèces d'Acariens qui ne se rencontrent que dans les nids de la Taupe européenne. Certains Collemboles y pénètrent plus volontiers que d'autres. Les *Arrhopalites* se rencontrent fréquemment dans les terriers de Taupes et de Musaraignes (*Crocidura russula*) en Bretagne. Les *Troglopedetina* Delamare d'Afrique ont été trouvés dans les terriers du Rat-Taupe, *Tachyoryctes splendens,* en Afrique Orientale (DELAMARE 1944) et dans ceux du *Cricetomys gambianus* en Côte d'Ivoire (DELAMARE et PAULIAN, 1951).

La pholéophilie peut même, dans le cas limite, correspondre à la tendance de toute une lignée. C'est le cas chez les Acherontielliens où toutes les espèces sont soit pholéophiles (*Xenyllina candida* Delamare avec *Cricetomys*) soit guanobies.

LES NIDICOLES

Comme les terriers, les nids sont caractérisés par leur richesse en débris organiques, mais ici la présence du constructeur apporte, pendant la période de couvaison, de la chaleur. En outre, plus exposés aux variations de l'atmosphère ambian-

te, leur microclimat sera plus variable et plus sec. Leur peuplement sera essentiellement constitué par des mycétophages, des coprophages et des supracorticoles xérophiles (Collemboles : *Drepanura* Schött et Psocoptères : *Thylacopsis, Archipsocus,* etc...). Il y aura là un mode de peuplement très original, fortement homogène, très autonome, riche en espèces fidèles... et parfois fidèles à la fois aux nids et aux terriers. (cf., comme pour le paragraphe précédent : DELAMARE DEBOUTTEVILLE et PAULIAN, 1951, *Encycl. biogéogr. et écol.,* sous presse).

***

En étudiant les terriers nous nous sommes trouvés en présence de deux caractéristiques, la présence de l'hôte qui imprime sa marque au milieu et l'abondance de ses déjections qui servent d'aliments à la plupart des espèces qui vivent dans sa demeure. Ces deux caractéristiques peuvent, dans certains milieux naturels plus spéciaux, se trouver disjointes.

PEUPLEMENT DU GUANO

Les associations coloniales de Chauves-Souris dans les grottes donnent naissance à des accumulations de guano. On peut s'attendre logiquement à ce que le peuplement du guano rappelle celui des terriers. Tant du point de vue physico-chimique que du point de vue microclimatique, le guano est un milieu tout à fait comparable à la litière des Mammifères. Il n'en est que l'exagération. Ses opportunités sont identiques. Ses habitants devront donc être analogues. Mais si l'on tient compte de sa très grande continuité historique liée au grand volume de ses accumulations qui subsistent toute l'année et d'une année sur l'autre, si l'on tient compte de son très grand isolement au fond des grottes sans qu'il ne subsiste plus aucun contact avec les microfaunes édaphiques, on pourra s'attendre à n'y trouver que des formes complètement fidèles. Il n'y aura guère de guanoxènes. L'expérience prouve que, même dans les grottes d'accès facile, les espèces humicoles n'arrivent pas à s'installer dans le guano. En raison de l'isolement biocénotique du guano, il faudra rechercher l'origine des guanobies assez loin dans le temps.

Les principaux genres de Collemboles guanobies holarctiques sont les *Mesogastrura* Bonet, *Mesachorutes* Absolon, *Acherontiella* Absolon, *Acherontides* Bonet, *Acherontiellina* Delamare, *Speleogastrura* Bonet.

Des recherches récentes (DELAMARE 1947 et 1948) m'ont permis de déceler l'origine pholéophile des guanobies.

Mesachorutes Absolon comprend un certain nombre d'espèces guanobies strictes. LELEUP, au cours de ses recherches sur les peuplements des microcavernes de Belgique, a trouvé, dans les nids endoxyles de *Picus viridis*, le *Mesachorutes Marlieri* Delamare, tandis que CHAMBERLAIN trouvait le *Mesachorutes thomomys* (Chamb.) dans les terriers de *Thomomys talpoides* du Montana. Il y avait là un premier chaînon.

Acherontiella Abs., *Acherontides* Bon., *Acherontiellina* Delamare sont guanobies en Europe et au Mexique, ainsi qu'en Afrique du Nord. Le *Xenyllina* Delamare, pholéophile du *Cricetomys* en Côte d'Ivoire, leur est étroitement apparenté. C'est un pholéophile non strictement inféodé (DELAMARE, 1949, *Notes Biosp.* III. — DELAMARE et PAULIAN, 1951). C'était là un second chaînon.

Pour nous, les Collemboles guanobies appartiennent tous à des lignées très anciennement pholéophiles. La pholéobiose est antérieure à la guanobiose. Ce qui compte, historiquement, pour le guanobie c'est la Chauve-Souris et non la grotte. JEANNEL insiste depuis toujours avec juste raison sur la dualité entre grotte et guano. Les Staphylins guanobies (*Atheta subcavicola* Ch. Briss. par exemple) et les Phorides (*Phora aptina* Schiner) ne sont modifiés en aucune manière. Ils ignorent la grotte.

Les opportunités écologiques du guano n'étant que l'exagération de celles de la litière de Mammifère, la composition qualitative du peuplement sera identique. On y trouvera les mêmes groupes dominants : Collemboles, Acariens, Diptères Phorides, Coléoptères Staphylinides.

LES TERMITOPHILES

Dans le cas extrême de la longue série des milieux xénophiles que nous venons de passer en revue, l'hôte, organisé en colonies populeuses et parfaitement retranchées, isolées du milieu extérieur, aura une influence prépondérante sur le peuplement. C'est ce que l'on observe dans les termitières (DELAMARE 1948). Là encore le peuplement est composé par les groupes normalement dominants dans toute la série xénophile : Phorides, Staphylins, Acariens, Collemboles. Mais les éléments du peuplement seront d'autant plus originaux qu'ils seront depuis plus longtemps et plus éthologiquement liés aux Termites. Les Collemboles qui pénètrent dans les termitières isolées ou dé-

périssantes sont strictement humicoles, et appartiennent à l'euédaphon (*Isotomiella bidentata* Delamare, *I. africana* Delamare, *Folsomina onychiurina* Denis, *Ceratrimeria termiticola* Delamare, etc...). Nous avons constaté plus haut que certains colonisent les murailles des termitières mortes (cf. Chapitre XVII). Ce nouveau milieu fonctionne alors comme une place vide au sens de CUÉNOT appelant à lui et filtrant sévèrement certaines espèces qui appartiennent normalement à la faune du sol. Celles-ci sont encore, dans l'immense majorité des cas, d'appartenance euédaphique (*Oncopodura bidentata* Delamare par exemple). J'ai montré dans un autre travail (DELAMARE 1948, *Arch. Zool. Exp.*, 5) que les termitophiles les plus strictement inféodés aux Termites et aux Fourmis sous nos climats (*Cyphoderus albinus* Nic. par exemple) le sont de manière beaucoup moins stricte en régions tropicales. Sous les tropiques le genre *Cyphoderus* se trouve dans l'humus mais n'y pullule jamais autant que dans la plupart des termitières où il arrive à fonder de riches populations. Dans certains cas où l'isolement des termitières est constant dans le temps et dans l'espace (*Bellicositermes*), des ultraévolutions se sont produites donnant naissance à des genres de Collemboles hautement originaux (*Cephalophilus* Delamare, *Cyphoderinus* Denis, *Calobatinus* Silvestri, etc...).

***

Tout au long de ce chapitre, nous avons vu combien la faune du sol, par sa grande stabilité historique et par sa permanence spatiale, a joué un rôle important dans le peuplement des milieux voisins. Le sol, du point de vue biocénotique, a fonctionné comme un réservoir d'où sont parties beaucoup de vagues de peuplement qui ont émigré dans les milieux superficiels autant que dans les milieux souterrains. Cette stabilité n'est-elle d'ailleurs pas encore accentuée, du point de vue évolutif, par la conservation dans le sol des types archaïques de la plupart des groupes qui sont partis depuis fort longtemps à la conquête des milieux ouverts et qui s'y sont diversifiés à l'extrême tant du point de vue spécifique que du point de vue générique ?

Tous les faits d'interdépendance des peuplements peuvent donner matière à la construction d'un schéma didactique qui

me semble ne pas trop trahir la réalité et avoir l'avantage l'expliciter ces systèmes de liaisons multiples qui viennent de retenir notre attention (fig. 63).

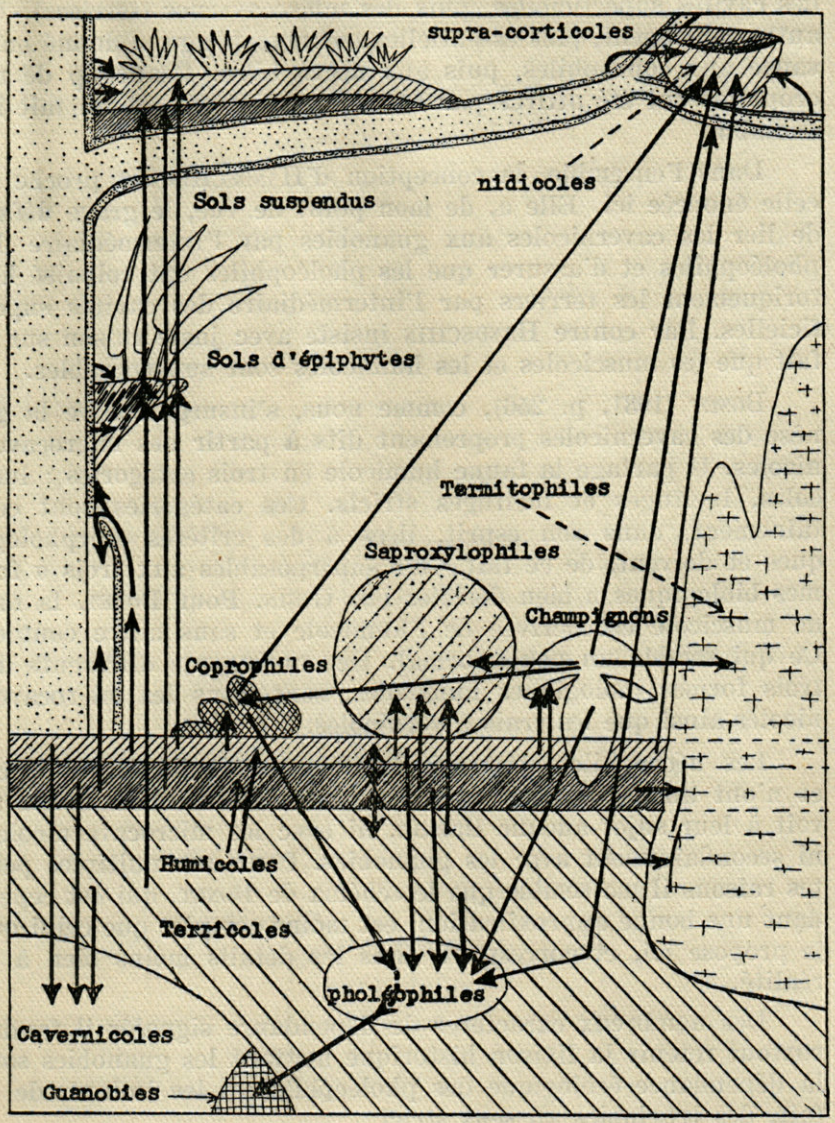


Fig. 63. — Interdépendances des peuplements des divers milieux forestiers.

Déjà HANDSCHIN (1925) et BONET (1931) ont élaboré des tableaux explicatifs. Pour HANDSCHIN (1925) les muscicoles et humicoles ou terricoles constituent un grand ensemble de formes qui sont parties à la conquête des grottes par l'intermédiaire des cavités superficielles, puis des microcavernes (terriers). Un autre contingent, plus essentiellement mycophage, a donné naissance aux coprophiles, puis aux nécrophiles. Beaucoup de nécrophiles ont été attirés par les terriers, ce qui est un fait indéniable.

Dans l'ensemble, la conception d'HANDSCHIN est proche de celle énoncée ici. Elle a, de mon point de vue, le grave défaut de lier les cavernicoles aux guanobies par l'intermédiaire des pholéophiles et d'assurer que les pholéophiles ont colonisé historiquement les terriers par l'intermédiaire des cavités superficielles. Par contre HANDSCHIN insiste avec juste raison sur le fait que les muscicoles et les humicoles sont superposables.

BONET (1931, p. 256), comme nous, s'insurge contre la genèse des cavernicoles proprement dits à partir des microcavernicoles. Il partage la faune humicole en trois catégories : lucicoles, lucifuges et lucifuges stricts. Ces catégories sont certainement, dans son esprit, liées à des critères morphologiques et doivent, de ce fait, être superposables aux trois « formes biologiques » bien définies par GISIN. Pour BONET, la faune muscicole est dérivée de l'humicole et sans autre contact. Ce qui semble un peu anormal. De contingents différents des trois formes biologiques humicoles, sont issus les microcavernicoles ainsi que les vrais cavernicoles.

Les nécrophiles sont soit lucifuges, soit lucifuges stricts et n'ont aucune liaison avec les cavernicoles, mais BONET ne voit à leur sujet aucune liaison, ni avec les microcavernicoles, ni secondairement avec les guanobies. Pour ces multiples petites raisons il me semble que le schéma de BONET, qui est cependant une bonne approximation, est moins complet que celui que je propose ici, et correspond dans les détails moins bien à la réalité.

Des nombreux caractères de dépendance signalés il faudra surtout retenir la liaison historique mettant les guanobies sous la dépendance écologique des pholéophiles et les isolant, de ce fait, des troglobies au sens strict.

Un autre fait nouveau signalé par ce schéma tient à ce que les « sols suspendus », situés non loin du « sol effectif », sont

néanmoins sous la dépendance biocénotique du peuplement du sol, situé sous le « sol réel ». Il y a là, nous l'avons vu, un ensemble de données nouvelles qui posent, tant du point de vue de la dynamique des associations que du point de vue de l'histoire biogéographique, des problèmes intéressants. Beaucoup de biotopes sont étroitement liés en forêt. Il n'en sera plus de même hors de la forêt car l'équilibre général ne sera plus exactement superposable. Le microclimat dépendant du style forestier est éminemment favorable à la conservation des peuplements primitifs, tandis que les microclimats extrêmes de beaucoup de terrains découverts sont plus favorables à une étroite fidélité, à une stricte inféodation, et, de ce fait, à une plus grande hétérogénéité spatiale.

CHAPITRE XXI

Biogéographie

Remarques biogéographiques au sujet du peuplement du sol ..... p. 279

1. *Grande répartition des lignées du sol* ..... p. 279
2. *Pouvoir d'indigénation* ..... p. 280

Intérêt des stations de Côte d'Ivoire au point de vue biogéographique ..... p. 282

Divers éléments du peuplement en Côte d'Ivoire.... p. 283

1. *Eléments endémiques en Côte d'Ivoire*..... p. 283
2. *Eléments africains au sens large*..... p. 284
3. *Lignées Gondwaniennes Orientales* ..... p. 285
4. *Lignées Gondwaniennes au sens large* ..... p. 287
5. *Lignées africano- brésiliennes* ..... p. 288
6. *Lignées paléarctiques* ..... p. 288

A. — Pauropodes

B. — Collemboles

Lignées terricoles à vaste répartition ..... p. 290

A. — Les *Megalothorax*

B. — Les Troglopedetiniens

Problèmes posés par la répartition de la microfaune en Afrique ..... p. 297

1. *Ancienneté de la forêt africaine* ..... p. 297
2. *Les orophiles* ..... p. 298
3. *Facies tempéré des éléments montagnards et périodes pluviales* ..... p. 299
4. *Les vicissitudes du Sahara au cours du Tertiaire et du Quaternaire* ..... p. 300

Essai d'une synthèse ..... p. 302

REMARQUES BIOGEOGRAPHIQUES AU SUJET DU PEUPLEMENT DU SOL

Dans l'état actuel de la science du sol on ne peut dire que très peu de choses au sujet du peuplement considéré sous l'angle purement biogéographique. Il faut songer, en effet, que la plupart des Ordres strictement inféodés au sol sont si peu spectaculaires qu'ils n'ont attiré qu'un tout petit nombre de spécialistes, tous professionnels et que leur étude n'a pas bénéficié de l'énorme impulsion due aux amateurs collectionneurs. Il en résulte que si les Papillons et les Oiseaux commencent à être assez connus dans les régions extra-européennes (et à un degré moindre, les Coléoptères), les connaissances sur les Ordres de la microfaune sont encore très partielles.

Malgré tout, un certain nombre de remarques préliminaires peuvent être faites au sujet de ce peuplement et de ses modes de répartition. Nous avons vu que le sol fut un milieu très constant et universellement présent au cours des âges. Nous avons insisté très longuement sur la grande importance de cette caractéristique en ce qui concerne la physionomie du peuplement. Celui-ci conserve en effet un grand nombre de formes archaïques et un certain nombre de formes évoluées en cours d'instabilité sous l'angle écologique.

1° Grande répartition des lignées du sol. — En dehors de cet archaïsme accusé il existe un autre fait qui n'est pas à dédaigner.

En raison de la grande constance historique du sol en tant qu'habitat on peut s'attendre à trouver un grand nombre d'anciennes familles, genres ou espèces ayant une énorme extension géographique. Il ne faudra pas s'étonner de trouver telle espèce aussi bien dans le Yunnan qu'en France, tel groupe d'espèces affines réparties sur toute l'Afrique, toute l'Europe et toute l'Amérique.

Rémy avait déjà stigmatisé cette vaste répartition de certaines lignées mais il l'avait expliqué d'une façon qui ne me semble que pour moitié conforme à la réalité : elle serait due en effet en partie à la facilité avec laquelle ces êtres, qui sont généralement de petite taille, peuvent être transportés au loin ainsi que leurs œufs ; *cela tient aussi à ce que ces animaux peu spécialisés vivent depuis fort longtemps dans un milieu sensiblement uniforme.* Autant j'approuve la seconde partie de cette

phrase autant, on le verra plus loin, je pense, au contraire, que la dissémination de la microfaune du sol est difficile dans les conditions naturelles.

De ce fait les espèces à vaste répartition seront un mauvais indicateur des changements paléogéographiques, mais elles seront primordiales quand il s'agira d'attester de très anciennes liaisons ou connexions intercontinentales. On aurait donc là un matériel de choix du point de vue biogéographique si l'étude de ces groupes n'avait pas été négligée jusqu'à ces tout derniers temps.

2° Pouvoir d'indigénation. — On appelle pouvoir d'indigénation la faculté qu'ont les espèces à s'implanter sur de nouveaux territoires. Il va sans dire que cette faculté est d'avance restreinte pour l'animal à la possibilité, soit de rencontrer sur le nouveau territoire un milieu lui convenant, soit de changer ses exigences. Un problème écologique se pose donc de prime abord et c'est là un cas particulier où la biogéographie est entièrement dépendante de l'écologie historique. Il faut signaler d'ailleurs que les causes de limitation des espèces dans les milieux stables n'étant pas toujours de nature factorielle (dépendant des facteurs écologiques de leurs relations avec le milieu), mais très souvent de nature biocénotique (étant régies, en quelque sorte, par les possibilités biotiques des espèces concurrentes) les changements de territoires coïncident souvent avec un changement apparent d'habitat. Les espèces souvent strictement localisées dans la nature ne demandent parfois qu'à s'échapper du milieu dans lequel elles sont confinées. Elles le pourront d'autant plus facilement que leur souche sera moins spécialisée. La plupart des espèces devenues cosmopolites du fait de l'homme sont des espèces très largement eurytopiques dans leur région d'origine.

En ce qui concerne les Collemboles, il faut signaler qu'on ne connaît jusqu'à ce jour qu'un très petit nombre d'espèces cosmopolites.

Ils ont rarement la possibilité dans les conditions normales d'étendre leur aire sur de nouvelles régions. La plupart d'entre eux pondent en effet dans le sol ou sur le sol. Quand on fait des recherches sur des milieux naturels en équilibre on n'a pratiquement aucune raison de considérer que les espèces qui participent à leur peuplement ne sont pas en place du point de vue biogéographique.

Les seules espèces au sujet desquelles on puisse réellement parler d'une implantation secondaire due à un transport volontaire ou involontaire sont toutes normalement fixées dans les milieux qui sont touchés par l'homme. Il faut avant tout penser aux espèces qui peuplent les terres cultivées de l'Europe. Une partie de celles-ci ont accompagné l'homme blanc quand il est allé s'installer sur la terre entière.

Parmi les espèces des sols cultivés d'Europe, on ne trouve cependant qu'un tout petit nombre d'espèces devenues cosmopolites ou ayant, de façon sensible, élargie leur aire de dispersion. Et pourtant il est facile de les transporter au delà des mers avec la terre agglomérée au pied des jeunes pousses ou encore avec des semences humides.

Citons parmi ces espèces devenues cosmopolites : *Hypogastrura armata* (Nic.), *H. longispina* (Tulb.), *H. manubrialis* (Agren), *H. purpurascens* (Lubb.), *H. socialis* (Uzel), *H. rufescens* (Nic.), *H. viatica* (Tulb.), *Brachystomella parvula* (Schaeffer), *Onychiurus armatus* (Tullb.), *O. fimetarius* (L.), *Isotomurus palustris* (Mull.), *Proisotoma minuta* (Tullb.), *P. Schotti* (D.T.) *Sira buski* (Lubb.), *Lepidocyrtinus domesticus* (Nic.), *Lepidocyrtus cyaneus* Tullb., *Heteromurus nitidus* (Templeton), *Bourletiella hortensis* (Fitch.), *Sminthurus viridis* L.

Même dans ce cas particulièrement favorable d'espèces des sols cultivés on constate aisément que l'infime minorité seulement a pu coloniser des régions lointaines. Nous avons vu en effet qu'il est normal de rencontrer 30 espèces différentes dans un seul dm^3 de sol en Europe tempérée. Si le pouvoir d'indigénation avait été l'apanage d'un grand nombre d'espèces, il faudrait s'attendre à rencontrer plusieurs centaines d'espèces cosmopolites. Il ne fait aucun doute, en effet, que plusieurs centaines d'espèces ont eu, à un moment ou à l'autre, l'opportunité d'accéder à de nouveaux territoires. On constate qu'il n'en est rien.

Quand une espèce de Collembole a colonisé un nouveau continent et qu'elle est entrée en contact avec la faune harmonique autochtone elle a pris un développement considérable. Citons le cas du *Sminthurus viridis* qui cause de graves préjudices aux cultures de Luzerne en Australie, tandis qu'il reste toujours inoffensif en Europe, sa contrée d'origine. Les diverses espèces d'*Hypogastrura* arrivent à être très abondantes partout où elles se sont installées.

Dans des milieux relativement protégés, à l'abri de la concurrence totale des peuplements autochtones il n'en est plus de même et les Collemboles s'installent parfaitement. C'est ainsi que j'ai trouvé, dans les serres du Muséum de Paris, le *Paranurophorus simplex* Denis qui n'était connu jusqu'à ce jour que du Yunnan. Or ces serres n'avaient pas été chauffées depuis quatre ans. La population de l'espèce chinoise avait résisté aux conditions inclémentes de quatre hivers successifs. Il n'en aurait certainement pas été ainsi si le *Paranurophorus* avait été en concurrence avec les nombreuses espèces qui pullulent à l'extérieur des serres. C'est ainsi je ne l'ai pas trouvé dans les tas d'humus provenant des serres, déposés à l'extérieur par les jardiniers.

Un certain nombre d'espèces peuvent être véhiculées au loin, au stade adulte, par le vent. Les recherches de BERLAND sur le plancton aérien ont révélé la présence de *Bourletiella* à plus de 1.000 m. d'altitude. J'ai observé en Bretagne que des *Sminthurides* pouvaient être entraînés assez loin de leur station d'origine (p. 144). Il ne fait aucun doute que certains individus saisis par les courants ascendants peuvent arriver à la hauteur signalées par BERLAND et, de là, être transportés vers des régions relativement lointaines. Encore faut-il que la sécheresse de l'atmosphère ne soit pas trop grande. En fait l'étude de la répartition des *Sminthurides* dans le monde montre clairement qu'ils n'échappent, pas plus que les autres Collemboles, aux lois d'un endémisme rigoureux. Si même ils atteignent vivants leur destination lointaine, l'expérience réalisée par la nature montre qu'ils ne s'indigènent pratiquement jamais.

INTERET DES STATIONS DE COTE D'IVOIRE AU POINT DE VUE BIOGEOGRAPHIQUE

L'étude biogéographique de l'Afrique Occidentale est encore très peu avancée. Depuis longtemps, les biogéographes (voir ALLUAUD, JEANNEL, CHAPPUIS, FAGE, etc...) ont mis l'accent sur le fait qu'une grande partie du peuplement de l'Europe s'est fait à partir d'éléments gondwaniens ayant parcouru jadis l'itinéraire allant de l'Afrique Orientale à l'Egéide, par les régions nilotiques. On assiste donc là à une vaste remontée dont l'existence est indéniable. Mais comment s'est effectué le peuplement de l'Afrique Occidentale ? Le problème n'a pas encore été bien

élucidé. Nous allons voir qu'un certain nombre d'espèces trouvées par nous dans le sol en Côte d'Ivoire sont incontestablement d'origine orientale. Elles ne soulèvent pas de problèmes épineux, car il ne s'agit que de migrations lentes vers l'occident africain. Nous rencontrerons, par contre, en Côte d'Ivoire un certain nombre d'espèces dont les affinités, dans l'état actuel de nos connaissances, devraient être considérées comme typiquement paléarctiques. L'explication de leur présence, pour des raisons faciles à comprendre, du fait de l'existence du Sahara au nord, pose des problèmes plus délicats. Le Sahara semble, en effet, avoir fonctionné dans l'ensemble comme une barrière efficace, à tel point qu'il y a séparation très nette entre les faunes paléarctiques et les faunes éthiopiennes.

DIVERS ELEMENTS DU PEUPLEMENT EN COTE D'IVOIRE

1° Eléments endémiques en Côte d'Ivoire. — Les endémiques ne semblent pas particulièrement nombreux dans le sol en Côte d'Ivoire, non seulement à l'échelle des familles ou des genres, mais aussi à l'échelle des espèces. Les Collemboles présentent un certain nombre d'espèces qui doivent être propres à l'ouest africain : *Paronella eburnea* Delamare, *P. Grassei* Delamare, *P. Beguei* Delamare.

Les genres trouvés en Côte d'Ivoire se trouvent en général au delà des frontières de l'Afrique sauf, peut-être, les genres *Paleotullbergia* Delamare, *Xenyllina* Delamare, *Isotominella* Delam., *Lepidoregia* Delamare. A l'exception de *Paleotullbergia*, il s'agit toujours de genres étroitement alliés à d'autres genres à vaste répartition. *Drepanura eburnea* Denis qui vit surtout dans les nids d'oiseaux doit être typiquement Ouest africain.

Parmi les Pseudoscorpions, le genre *Nannobisium* est connu de Côte d'Ivoire et du Libéria. Parmi les Orthoptères, citons une espèce propre à la Côte d'Ivoire, dans les cheminées des termitières de *Protermes minutus* Grassé, *Phaeophilacris grassei* Chopard étroitement apparenté au *P. pilitergus* de la Gold Coast.

Le genre *Centrophtalmus* (Coléoptères Psélaphides) comprend une espèce *C. guinaeensis* Raff. en Guinée et en Côte d'Ivoire et une seule autre espèce en Afrique du Sud.

Parmi les Protoures, *Acerentomon Delamarei* Condé est probablement une espèce bien isolée pour laquelle il faudra créer un sous-genre spécial lorsqu'elle sera mieux connue. Les Pauropodes montrent des espèces spéciales bien que l'immense majorité des espèces que j'ai trouvé en Côte d'Ivoire soient étroitement apparentées à d'autres espèces de régions lointaines.

Rémy retient comme spéciales les espèces suivantes : *Allopauropus Vouauxi* Rémy, *A. aspergillifer* Rémy et *A. microchaetus* Rémy. Il pense que cette dernière appartient peut-être à un genre spécial. Il n'est pas impossible que ces trois espèces soient des endémiques ouest africains.

Comme on le voit, dans la faune du sol il n'y a qu'un très petit nombre d'endémiques ouest africains si l'on songe que l'on en connaît un si grand nombre dans les groupes épigés : Buprestes *Parataemia chrysochlora* Beauv. de toute l'A.O.F., *Nickerleola isabella* Obenb. de Côte d'Ivoire et de Fernando Po, *Steraspis welwitschi* Sud, du Dahomey, Côte d'Ivoire, Congo, Angola, etc...

Jeannel, (1949) étudiant nos récoltes de Côte d'Ivoire, y trouve des endémiques parmi les Psélaphides *Batrisini* appartenant aux genres *Neotrabisus* Jeannel (n.g.), *Apobatrisus* Raffray. Selon lui leur présence en Côte d'Ivoire serait certainement antérieure à l'instauration du régime forestier.

2° Eléments africains au sens large. — Les éléments africains au sens large sont relativement abondants dans la microfaune. Nous considérerons ici également les animaux d'assez grande taille qui peuplent uniquement la litière.

Relevons en particulier un grand nombre de Dermaptères (Hincks 1947, Mission Paulian-Delamare) :

Echinosoma occidentale Borm. qui n'est connu que du Congo Belge, de l'Ouganda et de la Côte d'Ivoire.

Apachyus depressus (Palisot) réparti depuis le Transvaal jusqu'à la Guinée Portugaise, que nous avons trouvé en Côte d'Ivoire au Banco et au Mont Tonkoui.

Spongovostox assiniensis (Borm.) décrit jadis d'Assinie en Côte d'Ivoire et qui a été retrouvé par la suite jusqu'au Tanganyika. Nous l'avons trouvé sur les *Raphia* au Banco et dans l'humus au Mont Tonkoui.

Spongovostox Gestroi (Burr.) est humicole superficiel au Banco. L'espèce est connue de Côte d'Ivoire, de Guinée Française et Portugaise, du Congo Belge et d'Abyssinie.

Spongovostox quadrimaculatus (Stal) s'étend depuis la Côte d'Ivoire jusqu'à la colonie du Cap.

Spongovostox tripunctatus (Borelli) se trouve depuis le Congo Belge jusqu'au Cameroun. Sa présence en Côte d'Ivoire n'est pas sans intérêt car c'est la première fois qu'on la trouve dans le massif forestier occidental. Elle vit dans le bois mort et dans la litière de feuilles mortes.

Chaetospania paederina (Gerst.) est connu de l'Ouganda, de Gold Coast et de Côte d'Ivoire.

Diaperasticus erythrocephalus (Olivier) est réparti dans toute l'Afrique mais n'était pas encore connu de Côte d'Ivoire.

Outre ces Dermaptères, nous trouvons également dans le sol un certain nombre d'espèces sur lesquelles nos connaissances sont actuellement imparfaites, mais dont les affinités sont à chercher en Afrique même. C'est le cas du Pseudoscorpion *Paraditha sinuata* (Tull.) qui est connu de Côte d'Ivoire et du Cameroun ; mais le genre auquel il appartient, est distribué sur toutes les terres tropicales de l'ancienne Gondwanie. L'Opilion *Metabiantes punctatus* (Soerensen) n'est connu que de Côte d'Ivoire et du Kilimandjaro. Le Psoque *Archipsocus Ghesquierei* Badonnel n'était connu que du Congo Belge, sa présence en Côte d'Ivoire indique probablement qu'on le trouvera dans tous les pays limitrophes du Golfe de Guinée.

Certaines espèces accusent une vicariance avec des espèces du bloc forestier oriental. C'est ainsi que le *Synallecula Delamarei* Pic, de Côte d'Ivoire, est proche du *S. Pauliani* Pic, du Cameroun. Cette vicariance, qui est incontestable, est d'ordre écologique et non historique. Le Golfe de Savane du Dahomey est en effet d'origine récente (CHEVALIER 1948).

3° LIGNÉES GONDWANIENNES ORIENTALES. — Chez les Pséla-phides (JEANNEL 1949), la majorité des espèces appartiennent à des lignées gondwaniennes orientales (18 espèces sur 26). Leur présence en Côte d'Ivoire est contemporaine de l'établissement des forêts. Ils proviennent de l'Indomalaisie ou de l'Afrique Orientale. JEANNEL relève les faits suivants : « *Philiopsis* Raffray (*Euplectini*) comprend deux espèces Indo-malaises, une de la Nouvelle Guinée et une de Madagascar. Le *Ph. brunnea* du Banco s'apparente directement de l'espèce de Sumatra. *Cyathiger* Klug (*Cyathigerini*) est un genre très isolé, constitué par 24 espèces de l'Indo-Malaisie et de la Nouvelle Guinée. La découverte d'une espèce au Banco est tout à fait inattendue. *Delamarea* nov. (*Proterini*) enfin appartient à une tribu dont

tous les constituants sont indo-malais ou néo-guinéens. Sa présence en Côte d'Ivoire est encore un fait nouveau d'un grand intérêt. Le fait qu'aucun représentant de ces genres, ni aucun genre de même groupe, n'est connu de l'Afrique Orientale confirme que leur venue en Côte d'Ivoire doit dater de l'époque où la grande forêt pliocène s'étendait depuis l'Insulinde jusqu'à la Côte d'Ivoire. »

Les Psélaphides des sols suspendus présentent des affinités très nettes avec des espèces connue de la région côtière d'Afrique Orientale soit de Shimoni, soit de Mombasa, soit de Zanzibar. *Batristerus denticollis* Jeannel (*H. 22*) est allié au *B. (Batristoidius) gladiator* Raffray de Shimoni. *Auchenotropis Pauliani* Jeannel est proche de l'unique autre espèce du genre *A. dentimana* Raffray trouvée dans les débris végétaux à l'entrée de la grotte de Shimoni. *Microbatrisodes arboricola* Jeannel (*H. 32* et *H. 27*) est allié aux *Batristerus* de l'Afrique Orientale. *Zethopsinus* (*Zethopsellus*) *Delamarei* Jeannel (*Pixidicerini*) est voisin d'espèces du même genre vivant dans l'île de Zanzibar.

Parmi les Acariens nous avons trouvé également des affinités nettement gondwaniennes orientales. Citons par exemple les *Camerothrombidium* étudiés sur nos récoltes par M. André. En Côte d'Ivoire nous avons trouvé deux espèces : le *Camerothrombidium bipectinatum* Tragardh qui est connu du Cameroun (Tragardh), d'Afrique Orientale (Mont Muru) et le *C. distinctum* Canestrini qui était connu de Nouvelle Guinée (Canestrini, Womersley) et de l'île de Buru (Oudemans).

Le *Microthrombidium Delamarei* André, de Côte d'Ivoire est apparenté au *M. furcipilis* de Nouvelle Guinée et du Queensland en Australie (Womersley).

Parmi les Coléoptères, le *Metatheca ivoirensis* Pic, termitophile, appartient à un genre qui n'était connu que des Seychelles.

Citons encore comme répartition typiquement gondwanienne orientale, celle de l'Acarien *Holcothrombidium* qui est un genre actuellement connu de Nouvelle Zélande, d'Australie, de Nouvelle Guinée, de Ceylan, de Java et de Côte d'Ivoire et celui du Pseudoscorpion *Ideobisium Lepesmei* Vachon, connu du Cameroun et de Côte d'Ivoire.

A ce type de répartition peut également se rattacher celle du Dermaptère *Labia curvicauda* (Most.) qui n'est connu que de Côte d'Ivoire et de Ceylan. Il est probable qu'on le retrou-

vera en des régions intermédiaires. J'ai trouvé également une espèce d'Acarien *Holcothrombidium Womersleyi* André, de Côte d'Ivoire, qui est apparenté à *H. cygnus* Womersley de Nouvelle Guinée.

4° Lignées Gondwaniennes au sens large. — La répartition des Pseudoscorpions du genre *Ideobisium* Balzan correspond également à ce type avec les espèces suivantes (Roewer 1937 et Vachon, renseignements verbaux) :

I. crassinum Balzan, Vénézuela et Antilles.
I. gracile Balzan, Vénézuela.
I. costaricense Beier, Costa Rica.
I. simile Balzan, Vénézuela.
I. peregrinum Chamberlin, Nouvelle Zélande.
I. bipectinatum Daday, Nouvelle Guinée et Archipel Bismarck.
I. formosanum Ellingsen, Formose.
I. sèychellensis Chamberlin, Seychelles.
I. antipodium (Simon), Nouvelle Calédonie.
I. trifidium Malacca.
I. Lepesmi Vachon, Cameroun et Côte d'Ivoire.
I. sp. Afrique du Sud.

Le genre *Tyrannochthonius* que l'on trouve dans le sol en Côte d'Ivoire possède une répartition tout à fait superposable. D'après les mêmes sources, et en ajoutant une donnée de Strickland (1942) qui a trouvé une espèce indéterminée de ce genre à Trinidad, on obtient pour les diverses espèces la répartition suivante : Costa Rica, Basse-Californie, Mexique, Trinidad, Nouvelle-Zélande, Luçon, Sumatra, Java, Archipel Bismarck, Sud des Indes, Formose, Japon, Afrique Orientale, Natal, Zoulouland, Nouvelle Guinée, Cameroun et Côte d'Ivoire.

Les *Opilioacarus* représentent un groupe d'Acariens très spécialisés vivant dans la litière de feuilles mortes et pouvant devenir termitophiles dans certains cas. La répartition du groupe, telle qu'elle est actuellement connue, est très sporadique et de grande amplitude. On connaît *Opiliocarus papillosus* André (n. sp.) de Côte d'Ivoire, termitophile du *Procubitermes curvatus* associé au *Pericapritermes urgens* et au *Basidentitermes bivalens* Silv. Les autres espèces du groupe sont les suivantes :

O. segmentatus With de Grèce et d'Afrique du Nord.
O. hexophthalmus Redikorzev d'Asie Centrale, Turkestan.
O. italicus With de Sicile.
O. arabicus With d'Arabie.
O. platensis Silv. d'Uruguay et de République Argentine.

5° Lignée Africano-Brésiliennes. — Selon Jeannel (1949), il existe dans notre matériel de Côte d'Ivoire un certain nombre d'espèces de Coléoptères Psélaphides dont les affinités sont africano-brésiliennes. Ils se recrutent parmi les *Pixidicerini*, les *Goniacerini* et les *Batrisini* du genre *Syrbatus*. Leur présence en Afrique Occidentale, selon Jeannel est certainement très ancienne « datant du Crétacé, et leurs lignées ont été primitivement de faune steppique. Les *Ogmocerus* (*Goniacerini*) le sont resté en Afrique Orientale, mais des espèces de la Côte d'Ivoire et du Gabon se sont secondairement adaptées aux biotopes forestiers. » Les *Zethopsinus* (*Pixidicerini*) et les *Syrbatus* du Banco sont apparentés à des espèces de l'Abyssinie, de Zanzibar ou des forêts froides du Kilimandjaro et de l'Elgon.

Parmi les Collemboles, signalons *Campylothorax* qui est connu de Côte d'Ivoire, du Cameroun et du Brésil (Arlé). *Folsomina onychiurina* Denis est connu de Côte d'Ivoire et du Costa-Rica. *Salina bidentata* Handschin a la même répartition, ainsi que *Folsomides exiguus f. eburnea* Delamare (nov. f.) qui est apparenté à *Folsomides americanus* Denis du Costa-Rica.

6° Lignées Paléarctiques. — Il existe dans le sol de la Côte d'Ivoire un certain nombre d'animaux dont les affinités paléarctiques sont extrêmement remarquables.

A. — *Pauropodes*

Parmi les Pauropodes les affinités européennes semblent assez générales. Nous suivrons, en ce qui les concerne, les indications du savant spécialiste M. Rémy (1948, Mission Paulian-Delamare). Citons :

Allopauropus sphaeruliger Rémy (n.sp.) de Bouaké qui est placé par M. Rémy au voisinage de *A. humilis* Rémy de Bulgarie.

Allopauropus liticen Rémy (n.sp.), du Banco. « L'espèce fait partie du groupe formé par *A. brevisetus* Silv. et A. *longisetus* Rémy d'Europe, *A. Jeanneli* Rémy d'Afrique Orientale, et *A. carolinensis* Starling, d'Amérique du Nord. Elle est étroitement apparentée à *A. longisetus* qui n'est connu que de Bulgarie.

Allopauropus bucinator Rémy (n.sp.) du Banco, voisine de la précédente.

Allopauropus pusillus Rémy (n.sp.) accidentelle au Banco chez *Basidentitermes potens*. « L'espèce paraît proche d'*A. Decaryi* Rémy de Madagascar (introduit dans les serres du Museum de Paris) et d'*A. Burghardhi* Rémy du Midi de la France ».

Allopauropus bifurcus Rémy (n.sp.) du Banco. « La plaque anale rappelle celle d'*A. furcula* Silv. et d'*A. bidens* Rémy, tous deux d'Europe.

Allopauropus Delamarei (n.sp.) Rémy, de Man. « Cette forme occupe une place à part dans le genre ; sa plaque anale ressemble quelque peu à celle d'*A. helveticus* Hansen et d'*A. Fagei* Rémy, tous deux d'Europe.

Allopauropus mandingus Rémy (n.sp.) du Banco. « La plaque anale rappelle celle de mes *A. latistylus* de Transylvanie, *A. sceptrifer* du Roussillon et *A. Denisi* du Roussillon et de Corse ».

Allopauropus aspergillifer Rémy (n.sp.) voisin de l'espèce précédente. Trouvé à Bouaké.

Allopauropus cf. *caldarius* Rémy du Banco, également connu des serres du Muséum de Paris.

Allopauropus socius Rémy (n.sp.) de Bouaké. Proche d'*A. Hessei* var. *insulanus* Rémy de Corse.

Allopauropus tenuis Rémy (n.sp.) du Banco, du Koua Bocca et de Bouaké. « La plaque anale rappelle beaucoup celle de mes *A. aristatus*, *A. Hessei* typ., *A. doryphorus* tous trois d'Europe.

Allopauropus pachypus Rémy (n.sp.) du Banco est apparenté à l'espèce précédente.

Allopauropus minutissimus Rémy (n.sp.) des termitières de *Basidentitermes* au Banco est proche de l'espèce précédente.

Allopauropus tropicus Rémy (n.sp.) du Banco, est apparenté soit à *A. aristatus*, *A. Burghardti*, *A. Hessei* typ., soit à *A. Hessei* var. *insulanus* qui les unes et les autres sont toutes des espèces européennes.

Allopauropus Pauliani Rémy (n.sp.) du Banco. « La plaque anale est du type de celle que l'on rencontre dans le groupe formé par *A. gracilis* Hansen et mes *A. sabaudianus*, *A. sequanus*, *A. meridianus*, *A. Amaudruti*, *A. Milloti*, tous d'Europe ».

Allopauropus clavator Rémy (n.sp.) de l'Orombo Bocca est voisin des précédents.

Polypauropus Duboscqi Rémy typ. trouvé au Banco et à Bouaké. « Cette forme est connue de France méridionale (jusqu'à Poncin, Ain), de Corse, de Transylvanie et de Grèce ; sa variété *inflatisetus* Rémy a été trouvée dans les serres du Muséum de Paris et du Parc de la Tête d'Or à Lyon, dans le Midi de la France, en Corse et en Thessalie ».

Polypauropus Legeri Rémy var. *propinquus* Rémy (nov. var.) trouvé au Banco n'était connu que par un exemplaire trouvé en Corse.

Scleropauropus (*S.*) *squameus* Rémy (n.sp.) a été trouvé sur l'Orombo Bocca. « L'espèce se distingue des autres *Scleropauropus* s.str. qui

sont tous d'Europe (*S. hastifer* Silv., *S. Hanseni* Bagnall et mes *S. Grassei, S. lyrifer, S. peniculifer, S. cyrneus*) par de nombreux caractères... ».

On peut donc dire que la presque totalité des espèces de Pauropodes récoltés en Côte d'Ivoire suggère des affinités européennes. Les espèces ne sont pas les mêmes dans l'ensemble, mais elles sont très étroitement affines.

B. — *Collemboles*

Les espèces à affinités européennes ne manquent pas non plus parmi les Collemboles. Nous citerons entre autres :

Isotomiella africana minor Delamare (n.sp.) du Banco, très étroitement apparenté à *Isotomiella minor* Schaeffer d'Europe.

Isotomiella africana paraminor Delamare (n.sp.) du Banco apparenté à *Isotomiella paraminor* d'Europe.

Isotomiella bidentata Delamare (n.sp.) au Banco et de l'Orombo Bocca apparenté aux *Isotomiella* d'Europe.

Megalothorax minimus Willem du Banco, connu de toute l'Europe, d'Amérique du Nord et d'Amérique Centrale.

Nous verrons plus loin comment il est possible d'expliquer la présence de ces espèces à affinités paléarctiques en Côte d'Ivoire.

LIGNEES TERRICOLES A VASTE REPARTITION

A. Les Megalothorax (fig. 64)

La famille des Neelidae est une famille très intéressante. Elle est située indubitablement à la base du grand ensemble des Symphypleones et présente un grand nombre de caractères archaïques mélangés à des caractères très spécialisés. La première espèce de la famille ne fut décrite qu'en 1896 par Folsom. On ne connaît encore qu'un petit nombre d'espèces qui ont été admirablement révisées par Bonet (1947). Nous prendrons ce travail comme base d'une rapide étude biogéographique du genre *Megalothorax* Willem, dont les fossettes sensorielles sont particulièrement bien différenciées.

Trois espèces très voisines ont une très vaste répartition et se partagent, avec de nombreuses superpositions d'aires, l'ensemble des régions dont la prospection est assez avancée.

Megalothorax minimus Willem est connu des Etats-Unis, du Mexique, de Cuba, d'Angleterre, de France, de Suisse, de Belgique, du Danemark, d'Allemagne, de Pologne, de Russie, des Pays Baltes, de Fin-

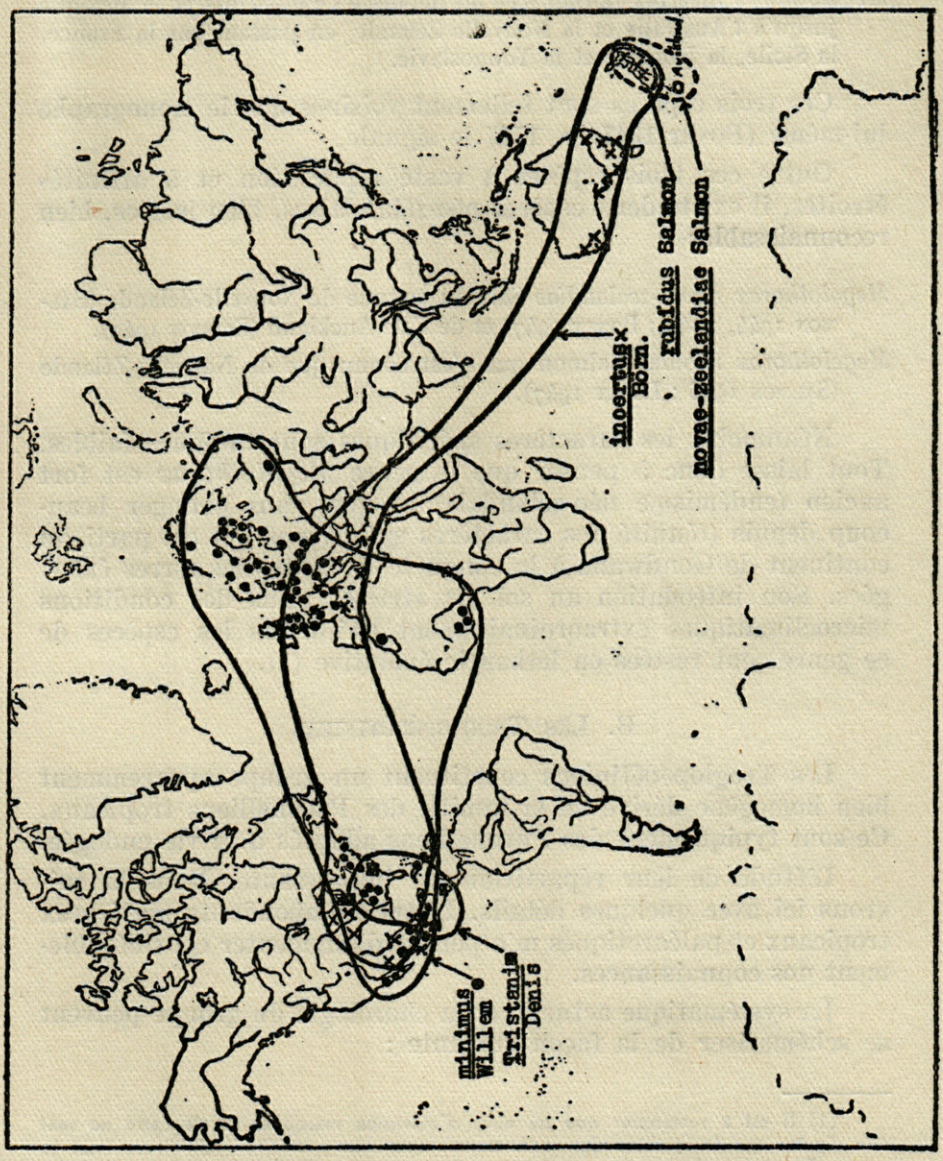


Fig. 64. — Répartition du genre *Megalothorax* Willem. Les lignes joignent les stations d'une même espèce.

lande, de Laponie, de Suède, de Hongrie, de Tchécoslovaquie, de Côte d'Ivoire.

Megalothorax tristani Denis de Costa-Rica, du Mexique, et des Etats-Unis.

Megalothorax incertus Börner s'étend depuis les Etats-Unis et le Mexique jusqu'à l'Australie et la Nouvelle Zélande, en passant par la France, la Sicile, la Hongrie et la Yougoslavie.

Ces trois espèces sont tellement voisines que le monographe lui-même (Bonet 1947, p. 174) le signale.

Outre ces trois espèces à vaste répartition et à affinités étroites, il existe deux espèces néo-zélandaises, bien isolées, bien reconnaissables :

Megalothorax novae-zealandiae Salmon connue de Nouvelle-Zélande (Salmon 1944, 1946 ; Bonet 1947) et de l'Ile Auckland (Salmon 1949).

Megalothorax rubidus Salmon qui n'est connu que de Nouvelle-Zélande (Salmon 1946 ; Bonet 1947).

Néanmoins les caractères spécifiques sont toujours faibles. Tout laisse donc à penser que le genre *Megalothorax* est fort ancien (endémisme néo-zélandais) et que, sans changer beaucoup depuis (ténuité des caractères spécifiques), il est parti du continent de Gondwana à la conquête de toutes les terres émergées. Son inféodation au sol est stricte. Dans des conditions microclimatiques extraordinairement uniformes les espèces de ce genre sont restées en léthargie évolutive (1).

B. Les Troglopédétiniens

Les Troglopédétiniens constituent un groupe apparemment bien homogène dérivé de la famille des Paronelliens tropicaux. Ce sont typiquement des Paronelliens adaptés à la vie endogée.

L'étude de leur répartition est intéressante. Nous la suivrons ici avec quelques détails. L'étude d'abondants matériaux tropicaux et paléarctiques m'a permis d'augmenter considérablement nos connaissances.

La systématique actuelle et la chorologie du groupe peuvent se schématiser de la façon suivante :

---

(1) Il est à remarquer que les aires d'extension marquées sur la carte ne sont rien d'autre que la synthèse des connaissances que nous possédons actuellement sur le genre. En réalité deux espèces ont été trouvées partout où l'on a étudié à l'échelle spécifique la microfaune du sol. M. minimus et M. incertus se trouveront probablement dans le monde entier sous les climats tempérés et tropicaux.

Espèces humicoles tropicales

Genre *Troglopedetina* Delamare

Caractérisé par 1 à 3 yeux avec cornéules saillantes.

1. *T. Jeanneli* Delamare 1945, dans les nids du Rat-taupe en Afrique Orientale ; Massif de l'Elgon et du Marakwet. Endogé sur le Kenya (donnée inédite).
2. *T. lucida* Delamare (n.sp. *in litteris*), Kenya, Afrique Orientale.
3. *T. occulta* Delamare (n.sp. *in litteris*), Aberdare.
4. *T. spinata* Delamare (n.sp. *in litteris*), Kenya.
5. *T. binoculata* Delamare (n.sp. *in litteris*), Côte d'Ivoire, Orombo Bocca, termitophile avec *Capritermes* sp.
6. *T. oculata* Delamare (n.sp. *in litteris*), Côte d'Ivoire, le Banco, pholéophile du *Cricetomys gambianus*.
7. *T. 4-oculata* Delamare (n.sp. *in litteris*), Côte d'Ivoire, le Banco.
8. *T. Millsi* (Arlé) 1939, environ de Rio de Janeiro, Brésil. N'est pas un *Trogolaphysa* Mills comme l'indiquait Arlé. Très proche de nos espèces africaines.

Genre *Trogonella* n.g.

Beaucoup plus proche que le précédent de la souche paronellienne. Peut-être différencié indépendamment.

1. *T. Pauliani* n.sp. Côte d'Ivoire, Sassandra et le Banco.

Genre *Cyphoderopsis* Carpenter 1917

Avec du pigment oculaire mais sans cornéules. 5-8 yeux ?

1. *G. Kempi* Carpenter 1917, Assam, Rotung, sous une pierre.
2. *G. Lamottei* Delamare 1950, Guinée Française, Mont Nimba.

Espèces cavernicoles holarctiques

Genre *Trogolaphysa* Mills 1938

Ce genre n'est certainement pas, à mon sens, synonyme de *Troglopedetes* Abs. Les antennes, le mucron et surtout la griffe sont spéciaux.

1. *T. maya* Mills, cavernicole dans les grottes du Yucatan. Balaam Canche, Chichen Itza, sous les pierres près de l'entrée. Xkys Cave, Calcehtok, à 15 mètres de profondeur.

Genre *Troglopedetes* Absolon 1907

Espèces aveugles présentes dans toute une série de grottes réparties sur la rive nordique de l'ancienne Mésogée.

1. *T. pallidus* Abs. 1907, Grotta di Hotiçina, Istrie.

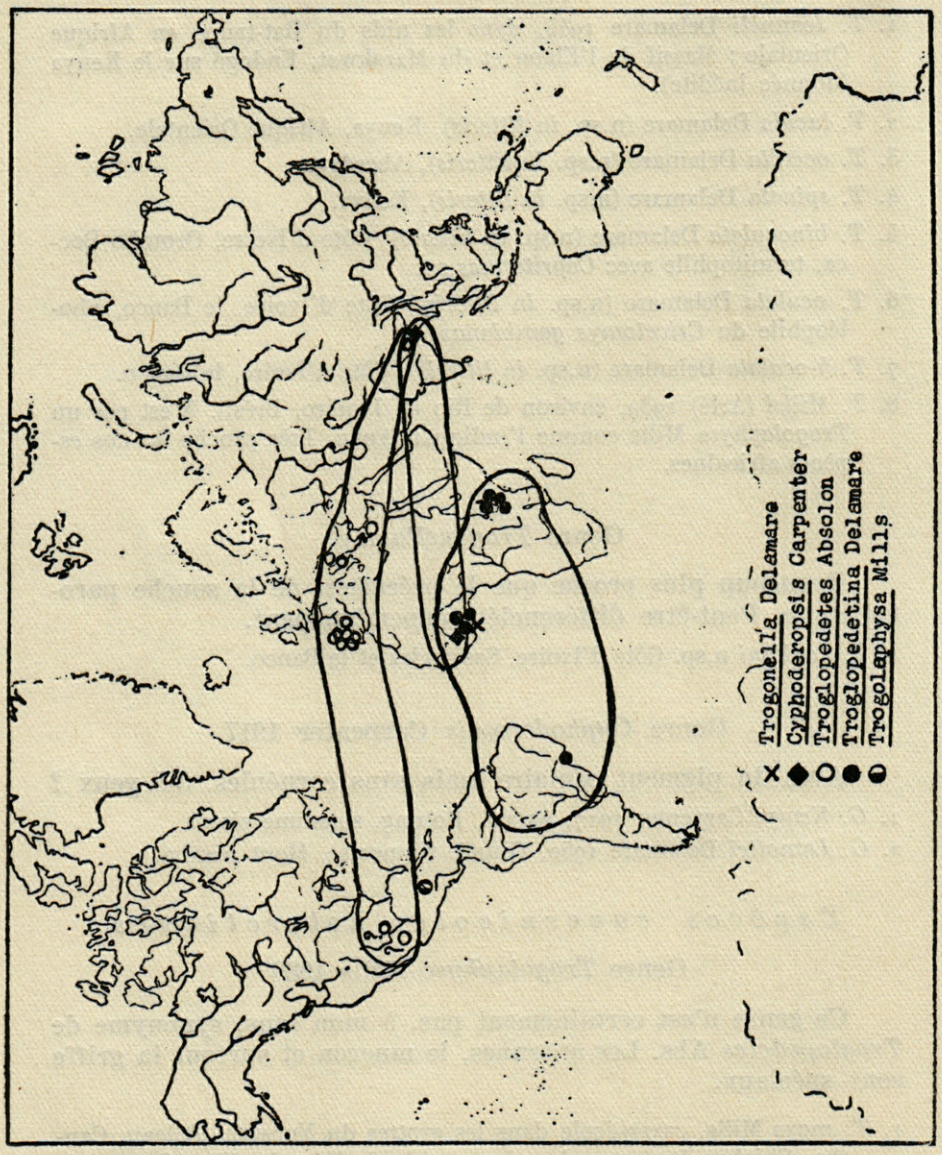


Fig. 65. — Répartition des Troglopedetiniens.

2. *T. gracilis* Carpenter 1924, Assam, Siju Cave.

3. *T. pallidus* var. *distincta* Abs. et Kseneman 1942, Côte Dalmate, grottes de l'Ile Brazza.

4. *T. Wichmanni* Delamare (n.sp. *in litteris*), Grottes de l'Ile de Crête.

5. *T. Absoloni* Bonet 1930,Espagne, Province d'Alicante, Mina del Cepellat.

6. *T. cavernicola* Delamare 1944, Portugal, Cova da Adiça, Moura (d. Beja), Agarao da terra da Rolha, Rocha Forte, Serra de Montejunto (d. Leira), Algarve do Paulino, Cerro da Cabeça Gorda, Loule (d. Faro), Solestreira Grande, Querença, Loule (d. Faro).

7. *T. Machadoi* Delamare 1946, grottes du Portugal : 2° Algar do Pinheiro, Benedita, Alcobaça (d. Leira), Grutas das Alcobertas, Rio Major (d. Santarem), Algarve do Cabeço, Redondo, Serra de Montejunto (d. Lisboa).

8. *T. Ruffoi* Delamare (*in litteris*), Grottes des Pouilles et de Calabre, Italie du Sud.

L'existence d'une espèce de ce genre en Crête présente un grand intérêt biogéographique.

Les trois espèces ibériques sont très étroitement affines.

Il semble que la répartition de cette lignée est très étroitement inabrésienne au sens de JEANNEL.

Du point de vue de l'histoire de la lignée un certain nombre d'observations intéressantes peuvent être faites.

Les genres qui présentent des espèces oculées sont tous restés tropicaux. On distingue chez certaines espèces une nette tendance à la pholéophilie, mais dans l'ensemble les espèces habitent les horizons inférieurs du sol et y sont très étroitement localisées.

Le genre *Troglopedetina* est propre à l'Afrique et à l'Amérique du Sud.

Le genre *Cyphoderopsis* Carpenter se retrouvera probablement dans tout le sud de l'Asie et en Afrique, s'il faut en juger par ce que l'on connait actuellement de sa répartition. Le genre *Trogonella* nov. sera probablement africain au sens large.

Le genre *Trogolaphysa* Mills n'est actuellement connu que des grottes du Yucatan. Quant au genre *Troglopedetes* Absolon il est cantonné jusqu'à maintenant dans les grottes depuis l'Assam jusqu'au Portugal. BONET m'a signalé dans une lettre l'avoir retrouvé au Mexique.

De cet ensemble de répartition on ne peut encore rien déduire de définitif à l'échelle spécifique. Seul l'un des genres présente une répartition suffisamment connue et cohérente du point de vue écologique. C'est le genre *Troglopedetes*. Par contre, à l'échelle familiale un fait intéressant s'impose. La famille ne vit que sous les tropiques, selon une distribution Gondwanienne au sens large (Inabrésienne pour *Troglopedetina*). Elle a gagné les grottes des régions tempérées à une période difficile à préciser. La faible différenciation morphologique des espèces cavernicoles à l'exception de *T. Ruffoi* Del. pourrait laisser croire que l'arrivée dans les régions tempérées n'est pas très ancienne. Quant à moi, je ne le pense pas, car la distribution des *Troglopedetes* dans des systèmes de grottes très largement disjoints ne permet pas de songer à des reliques de la période xérothermique. A cette époque récente les continents étaient trop semblables à ce qu'ils sont aujourd'hui pour que l'on puisse expliquer la présence de *Troglopedetes* dans les grottes seulement, en Assam, en Crête (1), en Yougoslavie, en Italie, en Espagne et au Portugal. A mon sens, il faudrait penser plutôt à une distribution fort ancienne sur les terres riveraines de l'ancienne Mésogée. A ce moment les ancêtres des *Troglopedetes* devaient vivre dans le sol comme leurs congénères tropicaux actuels. Ce ne serait qu'ultérieurement, par suite du refroidissement général du climat, que les diverses espèces se seraient réfugiées dans les grottes. En ce cas, et je crois que cela correspond bien à la réalité, les *Troglopedetes* seraient confinés dans les grottes pour des raisons purement historiques. Rien ne les empêcherait d'en sortir de nouveau s'ils venaient à trouver à l'extérieur des conditions

---

(1) De l'étude des Coléoptères cavernicoles de Crête JEANNEL (1929) a conclu à une grande pauvreté de peuplement. Cette pauvreté serait due, selon lui, à l'existence d'un sillon transégéen qui, du début du Tertiaire au Tortonien, aurait coupé en deux la vieille Egéide. Ceci aurait privé l'Egéide méridionale dont faisait partie la Crête, de la riche faune d'origine nummulithique dont l'évolution s'est poursuivie par ailleurs dans toute l'Egéide septentrionale. Cet isolement aurait duré jusqu'au Néogène supérieur.

Etudiant les Araignées des grottes crétoises, FAGE (1945) constate qu'il ne semble pas y avoir parmi elles de formes troglobies anciennes. Il ajoute d'ailleurs la remarque suivante : « Cependant, les affinités sont si nettes entre ces espèces (qui peuplent l'Egéide septentrionale) qu'**on peut se demander si leur pénétration dans les grottes et leur confinement dans le milieu souterrain ne sont pas postérieurs à la disparition du sillon transégéen** ».

microclimatiques adéquates, c'est-à-dire des sols humides et chauds. Il n'y aurait rien d'étonnant à ce qu'on les trouve dans de telles conditions aux Indes ou au Mexique par exemple, voire même dans certains biotopes hygrophiles du Portugal ou du Sud de l'Europe.

Tels qu'ils se présentent dans la nature actuelle, les *Troglopedetiniens représentent typiquement une lignée strictement inféodée au sol,* modifiée depuis fort longtemps par la vie en profondeur, ayant pris naissance des Paronelliens. *Leur confinement dans les grottes des régions tempérées doit remonter à des transformations climatiques récentes agissant sur une distribution fort ancienne.*

PROBLEMES POSES PAR LA REPARTITION DE LA MICROFAUNE EN AFRIQUE

L'antinomie très nette qui existe entre la répartition de la microfaune de la litière, qui est africaine dans son ensemble, et celle du sol, qui est le plus souvent cosmotropicale et même quelquefois planétaire, pose un certain nombre de problèmes spéciaux. Il s'agit avant tout de tenter une explication de la présence de quelques lignées profondes aussi bien en Afrique qu'en Amérique et en Europe.

I. Ancienneté de la Forêt Africaine. — Chevalier (1948) insiste sur deux faits :

1° « La grande forêt dense est très ancienne sur son emplacement actuel. Des changements climatiques au tertiaire et au quaternaire l'ont fait reculer, mais sur son emplacement actuel elle existait déjà au tertiaire, sans quoi les carapaces fossiles qui s'observent dans la zone sahélienne se rencontreraient aussi en forêt. Quant à l'origine de la flore (et aussi vraisemblablement de la faune) une bonne part est vraiment africaine. »

2° « Quand il y a régression cette régression est sans doute assez récente car l'homme n'a pu défricher pleinement que quand il a eu des outils de fer. »

Il est évident dans ces conditions que la forêt du Banco, qui est incontestablement une forêt secondaire ancienne ayant repris un certain nombre de caractéristiques physionomiques d'une forêt primaire, a connu jadis une phase de régression.

FURON (1948) au contraire pense que la grande forêt tropicale n'a pas pu occuper ses emplacements actuels avant le quaternaire dont la base semble marquée par une carapace ferrugineuse. « Elle a dû se trouver réduite à des refuges favorisés, d'où elle a pu repartir à la conquête de l'Afrique Centrale. » Ce qui cadre parfaitement avec les conclusions des recherches de R. PAULIAN qui arrive à la conclusion que les lignées anciennes d'Insectes sont steppiques et que la faune de la grande forêt est récente.

Les opinions contradictoires de CHEVALIER et FURON tiennent à ce que le premier, en tant que botaniste, constate la nécessité de la permanence historique de la forêt pour l'évolution des endémiques, tandis que l'autre, en tant que géologue, considère des dépôts dont il ne peut pas affirmer la contemporanéité absolue (il ne le fait d'ailleurs pas). En fait la forêt dense ombrophile a parfaitement pu exister de façon permanence en tant qu'unité, sans être permanente sur ses emplacements (1).

2. LES OROPHILES. — SCHNELL (1948) constate que la flore de l'étage équatorial montagnard du massif de Man parait tirer ses origines des souches suivantes :

1° *Souche archaetropicale forestière, antérieure aux disjonctions* africano-malgache et africano-brésilienne et non exclusivement montagnarde ;

2° *Souche orophile tertiaire,* à affinités subtempérées (*Olea, Blaeria*) et ayant achevé au Quaternaire sa différenciation actuelle ;

3° *Souche équatoriale et tropicale récente ;*

4° *Souche équatoriale et tropicale actuelle* (espèces indifférentes à l'altitude).

---

(1) Pour JEANNEL (1949) l'étude des Psélaphides ne fait que confirmer les observations de PAULIAN (l. c. p. 123) sur l'origine de la grande forêt tropicale du massif éburneo-libérien, forêt certainement récente, ayant prolongé en Afrique la forêt de l'Insulinde à une époque qui ne peut qu'être postérieure au Miocène.

Les orophytes des massifs et les éléments orophiles de la faune démontrent qu'il y a eu, au début du Quaternaire ou à la fin du Tertiaire, une période pendant laquelle le climat n'était pas ce qu'il est actuellement. L'existence, par place, de carapaces latéritiques dans la profondeur du sol en forêt permet de supposer que cette phase antérieure a été une phase à climat sec.

L'existence de formes communes à endémisme faible sur les sommets des différents massifs africains indique que non seulement la migration a pu se faire, mais encore qu'elle s'est faite assez récemment. L'existence de formes animales montagnardes incapables de transport passif (le Batracien *Nectophrynoides occidentalis* signalé par LAMOTTE au Nimba, en particulier) interdit d'envisager le transport par les Oiseaux comme solution générale.

3. FACIÈS TEMPÉRÉ DES ELÉMENTS MONTAGNARDS ET PÉRIODES PLUVIALES. — FAGE (1935), en étudiant le peuplement en Arachnides des hauts massifs montagneux de l'Afrique Orientale, a trouvé de grandes affinités entre leur peuplement et la faune paléarctique. Mais il importe de noter que cet auteur tient grand compte de formes de petite taille qui appartiennent à la microfaune.

« C'est le plus souvent, en tamisant la terre à la base des plantes, en cherchant avec soin sous les grosses pierres enfoncées que des entomologistes rompus à tous les secrets du métier peuvent en récolter quelques exemplaires. »

Or notre connaissance de la faune du sol nous permet d'affirmer que les groupes terricoles ont une très vaste répartition. C'est donc précisément dans le biotope signalé par FAGE qu'il faut s'attendre à trouver le plus grand nombre de formes à vaste répartition. C'est un fait, nous l'avons vu, qu'en Côte d'Ivoire un grand nombre des espèces qui participent au peuplement de ce milieu ont de très nettes affinités paléarctiques. Ne pourrait-on pas aussi bien dire que la faune paléarctique a de très nettes affinités africaines orientales ? C'est bien ce que prétendent des biogéographes historiens que sont FAGE et JEANNEL. A l'échelle de l'Afrique, les peuplements endogés superficiels, et terricoles au sens strict, n'ont été prospectés qu'en Afrique Orientale. Nos recherches en Côte d'Ivoire tendent à

prouver que la répartition des éléments terricoles à faciès paléarctiques est encore beaucoup plus étendue qu'on ne le pensait jusqu'à ce jour.

Fage (1935), insistant sur ce fait qu'un endémisme propre aux divers massifs montagneux d'Afrique Orientale permet de constater des affinités étroites entre les formes qui peuplent ces divers massifs, est amené à faire la remarque suivante :

« Cette constatation est d'autant plus intéressante que ces massifs sont actuellement séparés par des régions steppiques équatoriales, où les conditions sont absolument défavorables à la vie de ces espèces qui ont avant tout besoin d'humidité, se tiennent dans les détritus végétaux, à la base des plantes, sous les pierres enfoncées. *Il faut donc admettre que le peuplement de ces différents sommets s'est fait à un moment où des conditions également favorables permettaient l'existence de ces espèces dans les régions qui les séparent. En tout cas, elles se trouvent aujourd'hui définitivement isolées et prisonnières, comme des animaux insulaires sur leur île.* »

Donc Fage (1938) a été frappé par la nécessité d'invoquer une période pluvieuse et de basse température pour expliquer la présence d'éléments à faciès paléarctique en Afrique Orientale, sur les hauts massifs montagneux et dans les grottes de la région côtière.

Pour Fage (1935), il y a eu en Afrique deux grandes périodes de précipitations atmosphériques concordant l'une avec les deux premières glaciations, l'autre avec le Riss et le Wurmien. Les espèces qui sont actuellement réfugiées sur les massifs montagneux d'Afrique Orientale seront donc de véritables « reliques pluviales » au sens d'Hutchinson (1933).

4. Les vicissitudes du Sahara au cours du Tertiaire et du Quaternaire. — La succession des faciès géologiques au Sahara a été bien schématisée par Furon (1941, la Paléogéographie). Les études biogéographiques ont été avancées par de Peyerimhoff en une série de travaux sur les Coléoptères désertiques.

Etudiant du point de vue biogéographique le peuplement en Coléoptères des montagnes sahariennes, ce dernier (1931) y distingue 2,35 % d'espèces ubiquistes, 29,50 % d'espèces méditerranéennes, 46 % d'espèces sahariennes, 21 % d'espèces tropicales et seulement 0,40 % d'endémiques. La très grande majorité des

espèces méditerranéennes est dérivée d'espèces européennes à affinités toujours nettement occidentales. Les éléments tropicaux, ainsi que les sahariens sont, par contre, nettement d'origine orientale. « Ces tropicaux ont souvent une vaste aire de répartition s'étendant de l'Atlantique à l'Océan Indien. Mais au moins une trentaine n'étaient signalés que de l'Afrique Orientale (Egypte, Nubie, Somalie) ». Par contre le peuplement du massif de l'Atakor, situé au sud du Hoggar montre une très nette accentuation de l'élément méditerranéen, au détriment des pénétrations tropicales qui sont ici minimes. « L'Atakor est donc une sorte d'enclave méditerranéenne, panachée d'éléments sahariens, mais à peine infiltrée d'éléments tropicaux. »

Pour expliquer ces particularité, DE PEYERIMHOFF en arrive à admettre qu'il existe au Sahara une faune désertique stabilisée depuis longtemps et que, sur ce fond de faune, sont venus s'ajouter les résultantes de deux courants successifs : un courant tropical au début du tertiaire qui a laissé des témoins *jusqu'au nord de la Méditerranée,* et un courant méditerranéen récent qui date des périodes glaciaires. Ce dernier « amenant des éléments froids... a refoulé le courant tropical et, à son tour, a laissé en plein Sahara montagneux des reliques nombreuses, nombreuses surtout sur les sommets puisqu'elles y gardent encore maintenant la majorité numérique. Actuellement, la chaleur et surtout la sécheresse progressive, après avoir coupé les contacts, tendent à détruire ces représentants d'un climat tempéré. Le Sahara, redevenu saharien en plaine, tend à le redevenir même en montagne et la sécheresse en élimine peu à peu, non seulement les éléments méditerranéens, mais aussi les éléments tropicaux qui exigent à la fois de l'humidité et de la chaleur. »

Il résume sa pensée de la façon suivante (1948). Au moment où commence à se faire sentir l'action glaciaire depuis la fin du Miocène et pendant le quaternaire le théâtre méditerranéo-saharien se rafraîchit et devient bien plus humide. Les éléments arcto-glaciaires remontent à ce moment jusqu'au Sahara qui est parcouru par de grands cours d'eau et est alors peuplé d'arcto-glaciaires et de méditerranéens avec massifs de refuges peuplés d'éléments proprement sahariens qui s'y conservent. Ces zones de refuges sont essentiellement constituées par les dunes. Avec le retrait des glaciers sur l'Europe les arcto-

glaciaires et méditerranéens quittent le Sahara pour la plus grande part et les érémiques recolonisent tout le Sahara. Il y a accentuation des différences entre les zones sahariennes et méditerranéennes.

Du point de vue biologique les recherches de KILIAN et FEHER montrent avec netteté que le sol saharien, même en faciès ultra désertique n'est pas dépourvu totalement de bactéries et de Champignons. Cela militerait également, à mon sens, en faveur de l'existence d'une époque récente où le Sahara n'était pas complètement dépeuplé, tout au moins dans les dépressions. Il pouvait y exister une forêt de type mesophile avec un sol riche en bactéries, champignons et microfaune. Malgré tout on a peine à concevoir qu'il ait pu exister une microfaune.

ESSAI D'UNE SYNTHESE

Il ne faut pas se dissimuler que tout essai de synthèse est très aventureux dans l'état actuel de nos connaissances. Tout au plus peut-on essayer de raccorder entre elles un certain nombre de données que nous possédons actuellement.

En ce qui concerne la microfaune il va falloir tenir compte des faits suivants :

1° La faune de la litière de type mésophile est individualisée biogéographiquement ;

2° La faune humicole profonde de type euédaphique est constituée par des lignées ayant une très vaste répartition dépassant largement les limites des continents actuels.

On y distinguera schématiquement trois éléments, liés à deux types de microclimats, tous deux constants et proches de la saturation en humidité.

a) Des hygrophiles tempérés appartenant à des groupes qui peuplent le sol en pays tempérés tout en s'aventurant aussi dans litière et dans les milieux muscicoles. Sous les climats tropicaux ils seront étroitement confinés dans les horizons inférieurs du sol où ils trouveront également un microclimat de type tempéré. A cette catégorie appartiennent, par exemple, les *Onychiurus* et les *Tullbergia ;*

b) Des hygrophiles tropicaux qui peuplent le sol et la litière en pays tropicaux. Dans les zones tempérées ils ne s'accomodent pas du microclimat du sol, même en profondeur, et ne peuvent vivre que dans des micromilieux à faible concurrence et très étroitement protégés (terriers, grottes, fourmilières, etc...), à condition que ces milieux n'aient pas été touchés par les glaciations. A cette catégorie appartiennent, par exemple, les Troglopedetiniens, les *Acherontiella,* les *Cyphoderus,* etc... ;

c) Des hygrophiles plastiques pouvant s'accomoder de microclimats relativement variés pour peu qu'ils soient très humides, et relativement stables du point de vue de la température. A cette catégorie appartiennent, par exemple, les *Megalothorax,* les *Heteromurus* et les *Isotomiella.* Les facteurs biotiques doivent jouer un rôle primordial dans les restrictions d'habitat.

Si les faunes de litière sont bien individualisées à l'échelle régionale, il faut admettre que le facies forestier existe depuis fort longtemps et qu'il a été constant au cours de l'histoire des continents, sans pour cela admettre que les formations forestières sont restées aux mêmes emplacements au cours des temps. Par contre, l'existence d'éléments euédaphiques tempérés dans le sol en forêt tropicale et celle d'euédaphiques tropicaux dans certains milieux des zones tempérées actuelles milite nettement en faveur de vastes changements de climats. Ces changements de climats sont obligatoirement anciens. Il y a, la plupart du temps, séparation spécifique et cela dans des groupes archaïques chez lesquels la différenciation spécifique ne porte que sur de petits caractères.

Un certain nombre de données géologiques et biogéographiques se trouvent condensées dans le tableau ci-joint. On peut constater qu'en ce qui concerne le Sahara les données géologiques et les hypothèses biogéographiques de DE PEYERIMHOFF sont compatibles. Sur les vicissitudes climatiques de l'Afrique tropicale on ne possède encore qu'un petit nombre de données certaines. Il y a eu au Tertiaire alternance entre des phases chaudes, des phases désertiques éoliennes et des phases à climat aride avec formation de carapaces ferrugineuses. Pour des raisons biogéographiques appuyées par la systématique, on est

obligé d'admettre (CHEVALIER *passim,* HUMBERT communication verbale, AUBRÉVILLE 1949) qu'il existait déjà pendant tout le Tertiaire, en Afrique, des forêts dont l'évolution ne s'est pas arrêtée. Ces forêts devaient se présenter sous formes d'îlots pendant les périodes sèches. Elles pouvaient se maintenir en altitude convenable.

L'extension tropicale dirigée vers le Nord au début du Tertiaire (courant dont attestent les études botaniques de MAIRE et les études entomologiques de DE PEYERIMHOFF), a été assez puissante pour amener des formes tropicales (Troglopedetiniens) dans la région méditerranéenne. La route suivie aurait été située sur les actuelles régions nilotiques et sur l'ancienne Egéide.

Au Quaternaire, les périodes glaciaires ont eu leur équivalent en périodes pluviales. Les glaciers sont descendus plus ou moins bas. Les zones à climat tempéré ont pu communiquer largement entre elles (FAGE, HUMBERT), de telle sorte que des formes tempérées ont pu remonter vers l'équateur en suivant les axes des massifs.

Pendant les périodes chaudes intermédiaires, les formes tempérées ainsi étendues se sont trouvées dispersées en îlots au milieu de régions tropicales et se sont parfois diversifiées spécifiquement.

Dans le sol, les formes euédaphiques ont trouvé un microclimat suffisamment tempéré pour n'être pas astreintes, comme les formes épigées, à rester cantonnées dans les massifs. Elles ont réussi à coloniser peu à peu les horizons profonds du sol des forêts tropicales où elles trouvent des conditions compatibles avec leur existence. Il est important de souligner, à ce sujet, qu'elles se sont très peu diversifiées, qu'elles ont de très vastes extensions spécifiques. Les *Onychiurus,* connus en Afrique, sont très peu nombreux et très proches des espèces européennes, sinon identiques. Il en est de même des *Isotomiella* et des *Heteromurus.* Ce sont là des groupes qui ont probablement fait leur évolution sous les climats tempérés.

Dans le cas de la microfaune du sol, l'extension géographique est liée à une seule condition, nécessaire et suffisante, la stabilité microclimatique. Du fait que celle-ci existe partout où existe la forêt dense ombrophile, certaines lignées privilégiées ont pu s'installer et se maintenir sur de vastes espaces.

TABLEAU DES CORRELATIONS CHRONOLOGIQUES ENTRE L'EUROPE, LE SAHARA ET L'AFRIQUE TROPICALE

Les indications portées dans la dernière colonne ne prétendent pas indiquer des corrélations exactes avec les données des colonnes précédentes mais seulement un ordre probable de successions.

EPOQUES Faunes européennes TERTIAIRE	SAHARA Géologie FURON	SAHARA Biogéographie PEYERIMHOFF	AFRIQUE TROPICALE FURON, DE LAPPARENT, etc...	AFRIQUE TROPICALE Echanges microfaunistiques et périodes de végétation hypothétiques
Eocène	Dépôts phosphatés.	I. Faune désertique stabilisée depuis longtemps.	Golfes nummul. Couches à Nautiles en Côte d'Ivoire.	Elément archaeotropical ancien. La faune de la litière en provient.
	Surrection de l'Atlas.			
Oligocène ...	Connexions méditerranéo-guinéennes.	II. Courant tropical, laissant des témoins au nord de la Méditerranée.	Sables et argiles continentales.	La microfaune euédaphique fournit quelques lignées aux régions tempérées.
Miocène	Faune chaude.		Faune chaude.	Arrivée des Orophiles tertiaires (SCHNELL).
			Carapace ferrugineuse en Afr. Or.	A chaque période sèche des forêts persistent en massifs disjoints. Pérennité de la microfaune de la litière. Diversification en nombreuses espèces.
			Phase désertique.	
			Faune chaude en partie d'origine eurasiatique.	
			Carapace ferrugineuse.	
Pliocène	Fin de la surrection.		Climat aride désertique.	
QUATERNAIRE	Climat humide (paléolithique).	Eléments arctoglaciaires remontent au Sahara.	Amélioration du climat.	Avancée des formes tempérées principalement suivant les axes des massifs. Arrivée de quelques lignées euédaphiques tempérées qui s'étendent en profondeur dans le sol.
			Pour FURON ce n'est qu'à partir de ce moment que la forêt a pu s'établir.	
Gunz-Mindel : climat froid. faune chaude.	Forêt de montagne.	I. Sur les dunes refuges.		
Riss : faune froide.		III. Courant méditerranéen récent amenant des formes froides (reliques montagnardes).	Pluviale.	Les formes tempérées épigées se cantonnent sur les montagnes.
faune chaude.	Climat sec. Végétation disparaît. Désert.			Elément équatorial récent. (SCHNELL).
Wurm : faune froide.		Dessèchement.	Pluviale.	Elément équatorial récent. (SCHNELL).
Actuel :	Climat humide.	I. Reprend de l'extension. II. Faiblit.		
néolithique.	Climat humide puis assèchement progressif.	III. Donne des reliques montagnardes.		Elément tropical actuel (SCHNELL) qui ne tarde pas à entrer en régression par suite de l'assèchement général.

CHAPITRE XXII

L'évolution des Peuplements naturels

Le sol, milieu stable, conservateur ..... p. 306
Le sol comme milieu clos ..... p. 307
Milieux clos dirigés ..... p. 308
Rôle des places vides ..... p. 309

Au cours de ce travail nous n'avons jamais considéré les espèces comme des entités disjointes, mais les groupements associés dans les biotopes naturels.

En cela nous suivions LOTKA (1934) qui a bien montré « qu'on ne saurait trop insister sur le fait que l'évolution d'un système comprenant un certain nombre d'espèces biologiques doit être conçue comme un tout. Ce n'est point cette espèce-ci ou celle-là qui évolue, mais le système en tant que système entier. »

Ce n'est qu'en fonction du milieu biologique que l'évolution peut être envisagée.

Le sol, milieu stable physiquement et historiquement, caractérisé par la permanence et l'ancienneté de ses lignées sera un exemple particulièrement commode pour appuyer l'hypothèse que ce sont les changements de milieux qui, dans bien des cas, ont suscité l'évolution.

LE SOL, MILIEU STABLE, CONSERVATEUR

Nous avons déjà insisté sur la stabilité physique et historique du sol. Nous rappelons ici les caractéristiques des lignées qui le peuplent :

1° La plupart appartiennent à des groupes morphologiquement archaïques, situés à la base des grands rameaux systématiques ;

2° Il existe dans le sol un grand nombre d'espèces à grande répartition géographique, se recrutant toutes parmi les euédaphiques, on peut donc dire que l'adaptation au sol est liée à une longue histoire ;

3° Les espèces euédaphiques d'une même lignée ne se distinguent entre elles que par de petits caractères. La notion de genre elle-même devient assez imprécise. RÉMY, qui a créé la majorité des espèces de Pauropodes, a toujours hésité à créer des genres. Chez les Collemboles bien des genres correspondent à de légères convergences morphologiques et non pas à une parenté réelle (*Schaefferia*) ;

4° Le nombre des espèces euédaphiques est incomparablement moins grand que celui des espèces moins strictement liées au sol. Pendant mon séjour au Banco, je n'ai trouvé au cours de mes chasses que 40 espèces euédaphiques contre 170 espèces hémiédaphiques ou de l'atmobies.

Tous ces caractères du peuplement concourent à démontrer qu'il y a liaison étroite entre la stabilité d'un milieu et la constance des espèces. Ce qu'on pourrait expliquer par l'homogénéité du milieu, la bonne répartition des fonctions écologiques, entraînant un affaiblissement de la concurrence tant interspécifique qu'intraspécifique. Dans de telles conditions la mort n'est pas différenciatrice et la sélection se contente « d'éliminer le pire » et de conserver le type moyen de l'espèce.

Le fait que les espèces de la litière sont plus diversifiées incline à penser que la différenciation des espèces a été solidaire de l'isolement kaleidoscopique d'un grand nombre de « micromilieux » superficiels s'opposant à l'uniformité du milieu profond.

La spécification a été très longue à se faire en profondeur, ainsi que l'attestent les faibles différences qui isolent des espèces appartenant à des régions très éloignées.

LE SOL COMME MILIEU CLOS

Un milieu sera dit « milieu clos » quand son indépendance vis-à-vis des milieux voisins sera grande tant du point de vue microclimatique que du point de vue biocénotique.

Un milieu clos sera caractérisé par un peuplement original comprenant un certain nombre d'espèces fidèles. Son homogénéité sera grande à l'échelle de l'association et il sera fermé aux colonisations extérieures. L'évolution du peuplement d'un milieu clos se régit d'elle-même, l'équilibre étant assuré uniquement par les producteurs, les prédateurs et les réducteurs appartenant à cette communauté. Le peuplement est toujours saturé.

En raison de la grande répartition géographique du sol et de l'assemblage kaléidoscopique de zones où les conditions d'existence ne sont pas identiques mais analogues, il n'y aura le plus souvent pas d'isolement absolu, les espèces pouvant passer d'une zone à l'autre, au moins sur les frontières.

Aussi le sol, milieu bien protégé, ne sera pas en général un milieu parfaitement clos. Il sera caractérisé par un assemblage de synusies relativement indépendantes.

Cependant il pourra exister des enclaves, biocénotiquement fermées, lorsque le climat, le couvert végétal et le peuplement seront en équilibre harmonique. A ce type correspondent certaines forêts tropicales, les oasis, les peuplements arctiques, etc., tous sans échanges réciproques avec des milieux avoisinants.

Etant caractérisé par la stabilité de facteurs nombreux, le sol qui a fonctionné comme réservoir évolutif pour les milieux voisins (Interdépendances, chap. XX et sols suspendus, chap. XV) a été plus conservateur que créateur.

MILIEUX CLOS DIRIGÉS

Il n'en est plus de même dans certaines dépendances du sol, terriers, termitières, etc..., milieux clos étroitement régis par la présence de l'hôte qui leur imprime une direction autocratique.

Ces milieux sont caractérisés par la présence d'un peuplement d'une grande homogénéité, d'une grande autonomie et d'une grande richesse en espèces attachées aux conditions écologiques que leur offre la présence de l'hôte (DELAMARE et PAULIAN 1947).

Dans les terriers, les associations sont, naturellement, purement temporaires, tandis que dans le milieu beaucoup mieux

retranché éthologiquement, de la termitière l'association est définitive. L'origine du peuplement termitophile est certainement analogue à celle du peuplement pholéophile ainsi que l'atteste l'identité de son équilibre biocénotique avec prédominance des mêmes groupes : Collemboles, Staphylins, Acariens et Diptères Phorides.

Si l'on songe à l'infinie diversité des Staphylins qui vivent dans les milieux voisins, et qui pénètrent accidentellement dans les termitières (voir p. 250) on est frappé par le petit nombre de ceux qu'y ont pu s'y établir et faire souche de termitophiles. Ceci tient au caractère très original du milieu, puissamment sélectif. La plasticité des quelques lignées du sol qui ont pu y pénétrer (*Gamasiformes* et *Collemboles,* Staphylins) est également remarquable.

Pour mieux comprendre la puissance créatrice d'un tel milieu il faut considérer le peuplement du milieu évolutif limite : la place vide.

ROLE DES PLACES VIDES

Quand une place vide est créée dans la nature il peut se présenter deux éventualités : ou le nouveau milieu est purement temporaire, ou bien il est durable.

On constate qu'il est envahi par quelques espèces disponibles des milieux voisins qui se multiplient sur place et forment un peuplement qui s'éteint quand le milieu se trouve détruit. C'est ce que nous avons constaté en étudiant le peuplement des termitières mortes (chap. XVII).

Dans certains cas, il semble que les espèces peuvent acquérir en changeant d'habitat, des caractères qu'elles n'ont jamais, ou pratiquement jamais, dans leur habitat naturel. C'est ainsi que des *Isotomurus palustris* ont été récoltés par Angelier à deux reprises au-dessus de la nappe phréatique du cours souterrain des rivières. Tous les individus capturés dans ces conditions présentent des caractères anormaux, soit que leur pigmentation ait entièrement disparu, soit que le nombre des yeux ait subi une réduction (jusqu'à 1 ou 2). On ne connaît pas ces caractères chez les individus épigés de l'espèce. La structure et le nombre des yeux est un caractère conditionné dans l'œuf

et complètement développé au moment de la naissance des jeunes dans le genre *Isotomurus;* il ne peut donc s'agir d'accomodats individuels.

Mais il est un fait plus troublant. La plupart de ces exemplaires ont des caractères nettement tératologiques. En particulier le nombre d'yeux n'est presque jamais le même des deux côtés de la tête. Les quelques individus trouvés étaient anormaux et appartenaient à des générations différentes. Les immigrants ont-ils eu leur métabolisme troublé par le nouveau milieu, trouble dont se serait ressenti leur ponte ? Ou bien le milieu lui-même a-t-il agi par ses caractères physico-chimiques sur l'œuf en voie de développement ? L'absence d'adultes normaux inclinerait à choisir la seconde hypothèse. Les œufs seraient entraînés en profondeur par lessivage.

Le milieu nouveau ne conviendra, en général, qu'à un tout petit nombre d'espèces disponibles alentour (cas des Collemboles cavernicoles) et n'étant pas encore trop spécialisées écologiquement ou biologiquement. Dès lors, il y aura pour elles un adoucissement de la lutte pour la vie. La phase d'expansion correspondra à la conservation, inaccoutumée dans les conditions normales, d'un très grand nombre d'individus. A ce moment toutes les potentialités génétiques de l'espèce pourront réapparaître dans la mesure où elles seront compatibles avec les opportunités du milieu. C'est ce que l'on constate dans bien des grottes, italiennes en particulier. Tandis que les systématiciens tendent de plus en plus à considérer, avec juste raison, que les *Hypogastrura* épigés, sont beaucoup moins variables qu'on ne le pensait jusqu'à ce jour (Gisin, Denis, Bagnall), l'étude d'*Hypogastrura* pénétrant dans les grottes (en Calabre et en Sicile, par exemple) m'a montré que les populations sont caractérisées par une variabilité inaccoutumée. J'ai observé des faits analogues pour les populations d'*Isotomurus* des grottes du Doubs. Si cette variabilité n'est pas un phénomène constant chez tous les cavernicoles, cela peut tenir à la variété des lignées. Il importe de constater qu'une variabilité extrême se constate également chez des formes très franchement troglobies, très modifiées par le milieu cavernicole. On se trouve alors en présence d'une variabilité désordonnée, chaque caractère variant pour son propre compte. Je citerai le cas du *Typhlogastrura balazuci* Delamare, des grottes de l'Ardèche, chez lequel le nombre des tubercules de l'organe postantennaire et le nombre des yeux varient grandement :

Bosses postantennaires	Nombre des yeux	Nombre de cas
4	0	1
4	1	10
4	2	2
5	0	0
5	1	2
5	2	3

Chez *Acherontiella variabilis* Delamare, des grottes de l'Ardèche et du Gard, les caractères sensoriels antennaires sont également fort variables. Chez *Mesogastrura Boneti* Tarsia in Curia, des grottes italiennes, j'ai constaté une extrême variabilité portant sur le pigment, sur les yeux et sur l'organe postantennaire. ANDERSON (1948) a montré que les hybrides se rencontrent essentiellement, dans la nature, dans les habitats qui ont été largement modifiés. Pour lui, la principale raison en est la relative fréquence des croisements de la première génération avec l'un ou l'autre des parents.

Dans les lieux où l'homme a changé les conditions naturelles de façon à créer des milieux nouveaux, et moins « compétitifs », une plus grande variété d'hybrides ségrégés peut être capable de survivre.

Pour HOVASSE (1943) indépendamment des accomodats et des *Dauermodifikationen* il peut se produire des mutations coïncidant avec un changement de milieu. C'est ainsi qu'il explique l'adaptation. Pour lui, l'accomodat place l'organisme en *position d'attente,* jusqu'à ce que se produise une mutation analogue qui, peu à peu, remplacera l'accomodat. Il faut sûrement penser à un tel mécanisme pour expliquer la formation convergente des Collemboles euédaphiques dans des lignées variées. Mais, si l'on connaît des mutations dirigées par le milieu, on ne peut pas affirmer que le changement de milieu corresponde toujours à un bouleversement génétique.

L'installation d'une espèce dans une place vide correspond à un réveil de ses possibilités latentes. Puis le nouveau milieu évolue à son tour, en grande partie du fait de l'activité des espèces qui le peuplent, de nouvelles émigrations d'espèces plus spécialisées deviennent possibles. Si les espèces pionnières subsistent à côté des nouvelles arrivantes, les opportunités ne seront plus, pour elles, les mêmes que pendant la phase de conquête.

La dynamique du nouveau milieu entraînera la sélection de génotypes et de phénotypes adaptés aux fonctions écologiques à assurer. Les espèces ne seront souvent pas identiques à ce qu'elles étaient avant leur immigration car les opportunités du nouveau milieu ne seront pas les mêmes que dans le milieu originel.

Les mutations, qui auront pu apparaître et n'auront pas été éliminées, seront venues enrichir le patrimoine héréditaire. Il semble que les espèces sont normalement « bridées » dans la nature, que dans un habitat donné elles ne peuvent pas expliciter normalement toutes leurs potentialités.

Si les Collemboles euédaphiques sont restés dans la majorité des cas peu différenciés ce n'est pas qu'ils manquent de plasticité, c'est parce qu'ils n'ont pas eu l'opportunité de sortir du sol, milieu homogène et inerte. Quand, au cours de l'histoire, ils ont eu la possibilité de s'installer dans des habitats nouveaux et bien isolés, ils se sont pulvérisés en nombreuses espèces bien tranchées ; c'est le cas des *Onychiurus* qui ont donné dans les grottes de nombreuses espèces.

Les espèces à vaste répartition, largement eurytopes, ont plus de chances de pouvoir s'isoler dans des habitats restreints et de se fractionner en entités disjointes : c'est ainsi qu'*Hypogastrura armata* et *Hypogastrura manubrialis* ont été à la souche des *Hypogastruriens* cavernicoles (Bonet 1930).

Mais tout changement d'habitat, s'il correspond à un réveil provisoire des potentialités, orientant ensuite une nouvelle phase de sélection écologique, correspond également à une spécialisation de plus en plus grande. Les recherches de Vavilov militent en faveur de cette hypothèse. Elles ont montré qu'en culture (c'est-à-dire par l'isolement dans un milieu très protégé) les plantes possèdent leur variabilité la plus grande dans leurs centres d'origine.

***

La stabilité des milieux entraîne une grande inertie évolutive tandis que l'instabilité et le fractionnement des groupements favorisent l'isolement des lignées, la diminution de la concurrence et le réveil des potentialités des espèces.

Les changements de milieu et des groupements biotiques ont suscité l'évolution et les variations ainsi acquises ne se sont maintenues que dans la mesure où elles ont été sanctionnées par un isolement réel.

Dès lors, si l'on admet cette étroite corrélation entre l'appel de peuplements sélectionnés par des milieux neufs et une certaine impulsion donnée à l'évolution des lignées qui y participent, on rejoint les observations géologiques à savoir que l'évolution s'est faite principalement aux périodes géocratiques pour les faunes terrestres et aux périodes de transgression pour les faunes marines.

Ce serait la nouveauté du milieu, elle-même, qui aurait entraîné l'évolution par un bouleversement des relations biotiques appelant un nouvel équilibre, atteint par de nouveaux moyens.

Ce seraient, *ipso facto,* les lignées juvéniles encore peu spécialisées écologiquement, encore aptes à varier, qui auraient été avantagées ainsi qu'on le constate en fait.

CHAPITRE XXIII

Conclusions

Le sol est un milieu caractérisé tant par une grande stabilité microclimatique que par une grande constance historique et une vaste répartition spatiale. L'étude de son peuplement est, de ce fait, particulièrement intéressante.

L'étude de la microfaune du sol est centrée sur les Collemboles qui sont d'excellents indicateurs écologiques en raison de leur sensibilité aux variations microclimatiques, de leurs géné rations rapprochées et de leur importance numérique.

Les Collemboles vivant en profondeur présentent tous un ensemble de caractères qui concourrent à leur donner un aspect très particulier : petite taille, dépigmentation, allongement, segments et musculature homonomes rendant possible des mouvements latéraux, dépigmentation, cécité, simplification de la chétotaxie, faible développement des appendices, développement des sensilles olfactifs, ralentissement des mouvements.

Tous les individus trouvés en profondeur présentaient ces caractères. L'adaptation statistique existe donc dans 100 % des cas pour la presque totalité de tous ces caractères réunis. Mais il importe de constater que cette uniformité physionomique est subordonnée à l'histoire des lignées. Chaque lignée s'est orientée d'autant plus parfaitement vers le facies morphologique de la vie en profondeur (forme biologique euédaphique) qu'elle s'était moins spécialisée antérieurement. La conjonction d'aussi nombreux caractères correspondant à une indéniable adaptation au milieu, ne se rencontre, semble-t-il, dans aucun autre milieu naturel, sinon le milieu psammique, avec la même constance.

Des données quantitatives et qualitatives ont été obtenues pour un certain nombre de formations végétales et de types de sols en pays tempérés (France) et dans les régions tropicales

(Côte d'Ivoire). La microfaune est nettement plus abondante en forêt que dans les terrains découverts (landes, savanes) cela tant en régions tempérées qu'en régions tropicales, la richesse en humus étant plus grande et la litière offrant un asile à la microfaune.

Les sols tropicaux forestiers ou de savanes sont toujours moins richement peuplés que ceux des formations correspondantes en climat tempéré. Cela tient à l'intense lessivage qui s'exerce en surface et à la rapidité des décompositions organiques dues à la chaleur et à l'humidité permanentes de la forêt.

Sous tous les climats la microfaune du sol diminue très rapidement en profondeur et n'est plus guère abondante à 30 cm.

Les variations saisonnières sont sous la dépendance exclusive des facteurs écologiques, chaque espèce régressant chaque fois que le microclimat ne correspond plus à son preferendum global. Les peuplements varient d'autant moins que le microclimat est plus protégé.

***

La microfaune édaphique, cantonnée normalement dans le sol, n'a cependant pas perdu toute plasticité écologique. C'est ainsi que, lorsque les conditions ambiantes le permettent, elle envahit un certain nombre de milieux, qui peuvent être considérés comme ses dépendances biocénotiques. C'est le cas du bois décomposé, des cavités d'arbres, des termitières abandonnées, etc...

Il peut même exister des migrations de plus grande amplitude. Le peuplement des « sols suspendus » (à 50 m. de hauteur) sur les plus grosses branches, caractéristiques de la forêt tropicale, contient un grand nombre d'espèces du sol, parmi lesquelles des espèces euédaphiques aveugles et dépigmentées, puissamment lucifuges, qui étaient considérées jusqu'à ce jour comme typiquement endogées. Elles atteignent ces régions élevées en utilisant comme « relais » les touffes d'épiphytes. Ceci est confirmé par le fait que le peuplement des épiphytes se présente, biocénotiquement, comme le fractionnement qualitatif du peuplement de ces sols suspendus. Ces migrations sont rendues possibles par les caractéristiques du couvert forestier dont le microclimat est analogue à celui du sol.

Le sol au cours de l'histoire a également fonctionné comme un réservoir de lignées qui sont progressivement parties à la conquête des milieux épigés.

Cependant le fond de son peuplement est constitué, en profondeur, par un grand nombre de groupes et de lignées archaïques qui n'ont jamais pu s'en évader. Ces lignées ont une vaste répartition et sont fractionnées en espèces qui ne se distinguent que par des caractères subtils et ont conservé leur variabilité.

L'instauration d'un sol ayant toujours été la phase primordiale de la conquête des milieux terrestres nouveaux, les peuplements du sol, quand ils seront mieux connus, auront une grande valeur biogéographique.

Cette grande stabilité du sol, jointe à l'archaïsme des groupes que le peuplent, la pauvreté en espèces des milieux euédaphiques sur de grands espaces, suggèrent que l'évolution a toujours été en liaison avec le morcellement des habitats entraînant une plus grande spécialisation écologique.

APPENDICE I

TRAVAUX DE LA MISSION PAULIAN-DELAMARE 1945

INSTITUT FRANÇAIS D'AFRIQUE NOIRE

Il me semble utile de donner ici l'énumération des travaux publiés sur le matériel de la Mission PAULIAN-DELAMARE 1945 en Côte d'Ivoire (Institut Français d'Afrique Noire) car ils contiennent d'étude systématique d'une partie du matériel primaire de ce travail.

1947. — ANDRÉ (M.). — Une nouvelle espèce soudanaise de *Camerothrombidium* (Acarien). *C. sudanense* n.sp. *Bull. Mus.* XIX, 1, pp. 74-75, 7 figs.

— Observations sur le *Camerothrombidium bipectinatum* Trägardh. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LII, 8, pp. 113-116, figs 1-10.

— Une nouvelle espèce d'*Opilioacarus* (Acarien : *Notostigmata*). *Bull. Mus.*, XIX, 4, pp. 322-326, figs 1-9.

— Sur la présence du *Camerothrombidium distinctum* (Canestrini) en Afrique Occidentale. *Bull. Mus.*, XIX, 5, pp. 390-391.

— Une nouvelle espèce Africaine de *Microthrombidium* (Acarien). *Bull. Mus.*, XIX, 5, pp. 392-394, 1 fig.

1948. — Une nouvelle espèce d'*Holcothrombidium* (Acarien Thromb.). *Bull. Mus.*, XX, 2, pp. 159-161.

1949. — BADONNEL (A.). — Psocoptères de la Côte d'Ivoire. Mission PAULIAN-DELAMARE (1945). *Rev. Fr. Ent.*, XVI, 1, pp. 20-46.

1946. — Burgeon (L.). — Description d'un nouveau Valgide de la Côte d'Ivoire. *Ann. Soc. ent. Belg.*, LXXXII, pp. 225-226.

1947. — Cameron (M.). — New Staphylinidae from the Ivory Coast. *Mem. Mus.*, XX, 5, pp. 223-246.

1946. — Chopard (L.). — Description d'un Gryllide (Orth.) termitophile de l'Afrique Occidentale. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LI, 8, pp. 114-116.

1946. — Condé (B.). — Protoures de Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LI, 6, pp. 84-86, fig. 1, A-H.

1947. — Premières récoltes de Campodeidae en Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LII, 7, pp. 101-103, 2 figs.

1947. — Cohic (F.). — Observations morphologiques et écologiques sur *Dorylus* (*Anomma*) *nigricans* Illiger (Hymenoptera Dorylidae). *Rev. Fr. ent.*, XIV, 3, pp. 229-276, 56 figs.

Morphologie larvaire et des adultes. Analyse biométrique du polymorphisme et étude de l'allométrie. Nature et structure de la colonne de razzia. Histoire de la colonne, départ et retour. Le nid temporaire. Les Dorylophiles commensaux et prédateurs. Il existe une classe d'ouvrières et trois classes de soldats ayant une importance numérique très faible. Les déplacements en razzia sont nettement coordonnés et orientés dans l'espace ce qui suppose une coordination générale de l'activité de la colonne. L'enfouissement de la colonne et sa reconstitution sont commandés par des réflexes simples. Les hypothèses de Schneirla pour les *Eciton* semblent cadrer avec les phénomènes observés chez *Anomma*.

1947. — Delamare Deboutteville (C.). — Les Parajapyginae d'Afrique (Thysanoures) Morphologie, écologie, et systématique. *Bull. Mus. nat. hist. nat.*, XIX, 3, pp. 275-281, 18 figs.

— Collemboles nouveaux du Sénégal. Contribution à la connaissance des *Bourletiellini* C.B. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LII, 7, pp. 103-107, 2 figs.

— Description d'un nouveau Projapygidae (Thysanoure) d'Afrique Occidentale. *Projapyx Jeanneli* n.sp. *Bull. Mus.* XIX, 4, pp. 346-348, 10 figs.

— Facteurs écologiques et éthologiques dans l'étude des Collemboles termitophiles et myrmécophiles. (Note préliminaire). *Bull. Mus.*, XIX, 6, pp. 456-458.

— Sur la morphologie des adultes aptères et ailés de Zoraptères. *Ann. Sci. nat.*, 11e série, IX, 10, pp. 145-154, 4 figs.

1946-1947. — Sur le régime alimentaire des Zoraptères et leur prédateur *Hoplitocoris camerunensis* Jeannel. *Bull. Sci. Bourgogne*, XI, pp. 97-98.

1948. — Sur la morphologie thoracique des Insectes Zoraptères. *C.R. Acad. Sci.*, 226 p.

— Etude quantitative du peuplement des sols suspendus et des épiphytes en forêt tropicale. *C.R. Acad. Sci.*, 226, pp. 1544-1546.

— Remarques éthologiques sur les Collemboles termitophiles. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LIII, 5, pp. 90-91.

— Observations sur l'écologie et l'éthologie des Zoraptères. La question de leur vie sociale et de leurs prétendus rapports avec les Termites. *Rev. Entomologia*, 19, 1-2, pp. 347-352. Rio de Janeiro.

— Recherches sur les Collemboles termitophiles et myrmécophiles (Ecologie, Ethologie, Systématique). *Arch. Zool. exp.*, LXXXV, pp. 261-425, 214 figs.

1951. — Les dépendances du sol et les sols suspendus. Considérations sur les facteurs historiques en biocénotique. *Ann. biol.*, 27, 4, p. 267-279.

— Nouveaux Collemboles de la Côte d'Ivoire. *Bull. Mus.*, XXIII, 3, p. 280-286.

1947. — Delamare Deboutteville (C.) et R. Paulian. — Cycle évolutif d'un peuplement nidicole en Basse Côte d'Ivoire. (Note préliminaire). *Bull. Mus.*, 6, pp. 453-455.

1946. — Descarpentries (A.). — Note sur quelques Buprestides (Col.) de la Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LI, 7, pp. 100-102, fig. 1-3.

1947. — Fraser (Lt.-Col. F.-C.). — The Odonata of the Ivory Coast based on the mission of Dr. R. Paulian and C. Delamare. *Trans. Roy. ent. Soc. London* (1947), LXXXXVIII, 2, 1939, 8 figs.

1950. — Grjebine (A.). — Un nouveau Moustique forestier de la Basse Côte d'Ivoire : *Eretmapodites Pauliani* n.sp. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XLIII, p. 45-50.

1947. — Hincks (W.-D.). — Dermaptera collected in the Ivory Coast by MM. Paulian and Delamare. *Rev. fr. ent.*, 4, XIV, pp. 318-321, 6 figs.

1949. — Jeannel (R.). — Psélaphides de la Côte d'Ivoire recueillis par MM. R. Paulian et Cl. Delamare Deboutteville (1945). *Rev. fr. ent.*, XVI, 3, pp. 99-127, 35 figs.

1947. — Lawrence (Ph.-D.). — Opiliones from the Ivory Coast of West Africa collected by R. Paulian and C. Delamare Deboutteville. *Rev. Fr. Ent.*, XIV, 1, pp. 34-46, 7 figs.

1946. — Legros (C.). — Un nouvel *Hydrochus* africain (Coleop. Hydrophilidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, LI, 2, pp. 31-32.

1950. — Lepesme (P.). — Cerambyciaires nouveaux de Côte d'Ivoire (Col. Cerambycidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, IV, 4, p. 62-64.

1950. — Lepesme (P.) et St. Breuning. — Cerambycides nouveaux récoltés par R. Paulian et Cl. Delamare dans la réserve forestière du Banco (Côte d'Ivoire). *Rev. Fr. ent.*, XVIII, 1, p. 36-38.

1947. — Marlier (G.). — Trichoptères de la Côte d'Ivoire. *Rev. Fr. ent.*, XIV, 1, pp. 31-33, 2 figs.

1950. — Marquet (M.-L.) et B. Condé. — Contribution à la connaissance des Diplopodes pénicillates d'Afrique et de la région madecasse. *Mem. Inst. Sci. Madagascar*, A, IV, Inp. 113-134.

1946. — Millot (J.). — Les *Scytodes* d'Afrique Noire française (Arach.). *Rev. Fr. ent.*, XIII, 4, pp. 156-168, 7 figs.

1945. — Paulian (R.). — Rapport sur une mission en Basse Côte d'Ivoire. *Bull. Mus.*, XVII, 5, pp. 1-417.

— La voûte de la forêt tropicale, milieu biologique. *Rev. Scient.* 3245-3251, Juin-Décembre, pp. 281-286, 8 figs.

1946. — Une remarquable larve de Pséphénide Xylophage de Côte d'Ivoire (Col.). *Bull. Soc. Ent. Fr.*, LI, 6, pp. 87-90, figs 1-9

— Les Acanthocérides (Col. Scarabaeidae) du Congo et de l'Afrique Occidentale Française. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, XXXIX, 2, pp. 197-202, 10 figs.

— Preliminary report on a Survey of the west african forest canopy. *Nature*, 157, 29 June.

— Les Ascalaphides de Côte d'Ivoire. *Notes africaines*, 32, pp. 26-27, 2 figs.

1947. — Un nouvel Elatéride de Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LII, 1, p. 7, 1 fig.

— Ophidiens du Banco (Côte d'Ivoire). *Notes africaines*, XXXIII, p. 1.

— Eléments d'un vocabulaire zoologique des dialectes forestiers de Basse Côte d'Ivoire. *Journ. Soc. afric.*, XVI, pp. 23-28.

— Observations sur les Coléoptères commensaux d'*Anomma nigricans* en Côte d'Ivoire. *Ann. Sci. nat.* 11e série, IX, 10, pp. 79-102, 21 figs.

— Deux larves inédites d'Odonates de la Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LII, 4, pp. 50-52, 15 figs.

— Sur la position systématique des Rhyzopaussides. *Rev. Fr. ent.*, XIV, 1 pp. 13-15, 8 figs.

— Observations écologiques en forêt de Basse Côte d'Ivoire. *Encyclopédie, biogéogr. et écol.*, 11, pp. 1-148, 2 pls, Lechevalier, éditeur.

Milieu physique, variations saisonnières de la faune, la clairière, la forêt, les milieux aquatiques. L'arbre milieu écologique particulier. Les groupements ; origines de la faune africaine.

— Un *Termitotrox* (Col. Scarabaeidae) de la Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LII, 8 pp. 134-136, 5 figs.

— La larve de *Pseudozaena* (*Afrozaena*) *luteus* Hope (Col. Carab. Ozaenidae), *Bull. Mus.* XIX, 4, pp. 335-339, 5 figs.

1948. — Un nouveau genre de Clavigeridae (Col.) de Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LIII, 9-10, pp. 143-144, 1 fig.

1949. — Un nouvel *Alloscelus* myrmécophile (Col. Scarabaeidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, LIV, 5, pp. 80.

— Les Scarabaeides africains du genre *Paraphytus* Harold (Col.). *Bull. Soc. ent. Fr.*, LIV, 5, pp. 117-119.

— Un naturaliste en Côte d'Ivoire. *Les livres de la Nature*, Editions Stock. 216 pp.

1947. — Paulian et Cohic (F.). — Les Staphylins commensaux des Mañans. *La Nature*, 129, 3, 1er Février, pp. 53-54, 5 figs.

1945. — Paulian et Delamare. — Les insectes de *Pistia stratiotes* en Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. ent. Fr.*, L, 10, pp. 135-139, 2 figs.

1948. — Sur quelques Insectes guanobies de Côte d'Ivoire. *Notes Biospéologiques*, 11, pp. 63-68.

1951. — Caractères des sols suspendus des forêts tropicales. *Ann. biol.*, XXVII, p. 279-280.

1946. — Paulian et Vilardebo. — Observations sur le régime alimentaire des Batraciens en Basse Côte d'Ivoire.*Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXI, 3, pp. 129-132.

1946. — Pic (M.). — Nouveaux Coléoptères de la Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LI, 4, p. 64.

— Coléoptères nouveaux de la Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LI, 7, pp. 107-108.

— Nouveaux Coléoptères de la Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LI, 8, 121-124.

— Nouveaux Coléoptères de Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LI, 10, pp. 150-151.

1948. — Nouveaux Scaphidiides d'Afrique. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LIII, 5, pp. 71-72.

1947. — Poisson (R.). — Deux nouvelles espèces africaines d'Hydrocorises (Hem.). *Bull. Soc. ent. Fr.*, III, I, pp. 9-12, 2 figs.

1948. — Rémy (P.). — Pauropodes de la Côte d'Ivoire, Afrique Occidentale Française (récoltes de M. Cl. Delamare Deboutteville). *Mém. Mus. Nat. H.N.*, XXVII, 5, pp. 115-152, 26 figs.

1948. — Rivalier (E.). — Sur quelques *Hipparridium* de l'Afrique Occidentale Française (Coleoptera Cicindelidae). *Rev. fr. ent.*, XV, 4, pp. 220-230, 1 pl.

1948. — Ruter (G.). — Listes des Coléoptères Cétonides et Trichiides (Scarab.) récoltés dans la réserve du Banco (Côte d'Ivoire) par la Mission Paulian-Delamare. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LIII, 4, pp. 54-55.

1950. — Schedl (E.). — *Fauna aethiopica*, V. — 113, Contribution to the morphology and Taxonomy of the *Scolytoidea*. *Rev. Fr. ent.*, XVIII, 1, p. 38-39.

1946. — Seguy (E.). — Un nouveau Conopide (Dipt.) du genre *Stylogaster* Macquart. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LI, 7, pp. 99-100.

1947. — Un nouveau Chloropide (Dipt.) parasite des oothèques de Mantes. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LII, 6, p. 96.

1951. — Verrier (M.-L.). — Ephéméroptères de Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LVI, 3, p. 45-47, 1 fig.

1948. — Villiers (A.). — Note sur divers Hémiptères Hénicocéphalides de l'Ouest Africain. *Bull. Mus.*, XX, 4, pp. 349-351.

1947. — Wygodzinsky (P.). — Sur le *Trichotonannus setulosus* Reuter avec une théorie sur l'origine des harpagones des Hétéroptères mâles. (Hémiptères, Hétéroptères, Cryptostemmatidae). *Rev. Fr. ent.*, XIV, 2, pp. 118-125, 23 figs.

APPENDICE II

BIBLIOGRAPHIE

Cette bibliographie a pour but de compléter celle qui fut donnée par FENTON en 1947. Je l'ai faite aussi complète que possible, tant en ce qui concerne la microfaune du sol elle-même, qu'en ce qui concerne les problèmes biocénotiques posés par elle.

1913. — ADAMS (C.C.). — Guide to the study of animal ecology. New-York, 183 pages, 7 figs.

1915. — ADAMS (C.C.). — An ecological study of prairie and forest Invertebrates. *Bull. Ill. State Lab. Nat. Hist.*, XI, 2, 280 pp.

1934. — AGRELL (I.). — Studien über die verteilung der coll. auf Triebsandboden. *Ent. Tidskr.*, LV, p. 181-248.

1941. — AGRELL (I.). — Zur ökologie der coll. Untersuchungen im Schwedischen Lappland. *Opusc. Ent.*, suppl. III, 8, 236 p.

1944. — AGRELL (I.). — An objective method for characterization of animal and plant communities. *Kungl. Fysiografiska Sallskapets I Lund Forhandlingar*. XV, 9, p. 1-15.

1945. — AGRELL (I.). — The Collemboles in nests of warm-blooded animals with a method for sociological analysis. *Kungl. Fysiografiska Sallskapets Handlingar*. LVI, 10, p. 1-19.

1936. — AGAFONOFF (V.). — Les sols de France au point de vue pédologique, Dunod. Paris.

1938. — ALIHAN (M.-A.). — Social Ecology, a critical analysis. Columbia University Press. New-York. XIII 267 p.

1913. — ALLEE (W.-C.). — The effect of molting on rheotaxis in Isopods. *Science*. XXXVII, p. 882-883.

1914. — ALLEE (W.-C.). — The ecological importance of the rheotactic reaction of Stream Isopods. *Biol. Bull. Woods Hole*. XXVII, p. 52-66.

1917. — ALLEE (W.-C.). — The salt content of natural waters in relation to rheotaxis in *Asellus*. *Biol. Bull. Woods Hole*. XXXII, p. 93-97.

1923. — ALLEE (W.-C.) — The effect of KCN on metabolism in two freshwater arthropods. *Amer. J. Physiol. Baltimore*. LXIII, p. 499-502.

1926. — ALLEE (W.-C.). — Measurement of environmental factors in the tropical rain forest of Panama. *Ecol.*, VII, p. 273-302.

1925. — ALLEE (W.-C.). — Distribution of animals in a tropical rain forest, with relation to environmental factors. *Ecology*, VII, 1926, p. 445-468.

1930. — ALLEE (W.-C.). — Influence of soil reaction on earthworm. *Physiol. Zool.* III, p. 164-200. (Avec M.-M. TOTVIK, J.-B. LAHR, P.-H. HOLLISTER).

1947. — ALLORGE (P.). — Essai de Bryogéographie de la péninsule ibérique. *Encyclopédie biogéographique et écologique*, I, p. 1-105, Lechevalier, Paris.

1924. — ALPATOV. — Eine fur den Baikalsee neue wasserassel species. *Russ. Hydrobiol. Zeits. Saratov*, 2, 1923, p. 64-66.

1937. — ANDERSON (E.). — Cytology in its Relation to Taxonomy. *Botanical Review*, III, p. 335-350.

1937. — ANDERSON (E.). — Supra Specific variation in Nature and in Classification.*The American Naturalist*, LXXI, p. 223-235.

1939. — ANDERSON (E.). — The Hindrance to gene recombination imposed by linkage : An estimate of its total magnitude. *The American Naturalist*, LXXIII, p. 185-188.

1940. — ANDERSON (E.) et L. HUBRICHT. — A method for describing and comparing blooming-seasons. *Bull. of the Torrey Botanical club*. LXVII, 8, p. 639-648.

1944. — ANDERSON (E.). — The bio-systematic no man's land. *Journal of heredity*, Washington, XXXV, 11, p. 349-351.

1948. — ANDERSON (E.). — Hybridization of the habitat. *Evolution, New-York*, II, I, p. 1-9.

1947. — ANGELIER (E.). — Note sur deux Hydrachnelles (Acariens) hypogés des sables littoraux. *Bull. Mus.*, XIX, 6, p. 446-452.

1948. — ARAGON et Collaborateurs. — Une discussion scientifique en U.R.S.S., Revue : *Europe*, octobre 1948.

1921. — ARRHENIUS (O.). — Influence of soil reaction on earthworm. *Ecology*, 2, p. 255-257.

1941. — AUBERT (G.). — Les sols de la France d'Outre-Mer. *Ministère de l'Agriculture. Collections de Monographies et Mises au Point.*

1946. — Aubert (G.) et A. Monjauze. — Observations sur quelques sols de l'Oranie Nord Occidentale. Influence du déboisement et de l'érosion sur leur évolution. *C.R. Soc. Biogéographie*, XXIII, 199, p. 44-51.

1943. — Aubertot (M.). — Procédés de capture de la microfaune terricole. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne*, IX, 1, 2, 3, 4, pp. 5-10.

1943. — Aubertot (M.). — Un élément peu connu de la faune d'Auvergne, les Protoures. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne*, IX, 1, 2, 3, 4, p. 11-27.

1932. — Aubréville (A.). — La forêt de la Côte-d'Ivoire. *Bull. Com. et Histo. et Sc. de l'A.O.F.*, XV, 2-3, p. 206-249.

1934. — Aubréville (A.). — Observations sur la Forêt équatoriale de la Côte-d'Ivoire. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 91, p. 31-34.

1905. — Axelson (W.-M.). — Zur Kenntnis der Apterygotenfauna von Twärminne. *Festsch. Palmen*, N° 15, p. 1-16.

1910. — Babler (E.). — Die Wirbellose, terrestrische Fauna der Nivalen Region. *Rev. Suisse Zool.*, 18.

1899. — Bachmetjew (P.). — Uber die temperature der Insekten nach Beobachtungen in Bulgarien. *Zeit. f. wiss. Zool.*, 66, N° 4.

1945. — Bachracht (E.). — Hypothèse sur le mécanisme de l'évolution des espèces animales. *Arch. S.C. Phys. nat. Genève*. 27, suppl.

1945. — Backlund (H.-O.). — Wrackfauna of Sweden and Finland. Ecology and Chorology. *Opuscula Entomologica*, suppl. V, 236 p.

1939. — Bagnall (R.-S.). — Notes on British Collembola. *Ent. Month. Mag.*, 75, 21-28, 56-59.

1936. — Baker (J.) et R. Baker. — The seasons in a tropical rain forest (New Hebrids), Part 3, Fruits Bats (Pteropidae). *Journ. Linn. Soc London Zool.*, XL, p. 132-141.

1936. — Baker (J.) et R. Baker. — The seasons in a tropical rain forest (New Hebrids), Part 2, Botany, *Journal Linn. Soc. London Zool.*, XXXIX, p. 507-519.

1936. — Baker (J.) et T.-H. Harrisson. — The seasons in a tropical rain forest, part 1, Meteorology. *Journ. Linn. Soc. London, Zool.*, XXXIX, 7, 443-463, 8 figs.

1940. — Baker, Marshall (A.-J.) et Harrisson. — The seasons in a tropical rain forest (New Hebrids), Part V, Birds (Pschycephala). *Journ. Linn. Soc. London Zool.*, XLI, p. 50-70, 3 figs.

1947. — Baker (J. R.). — The seasons in a tropical rain forest, Part 7 (final part). Summary and general conclusions. *J. Linn. Soc. London*, XLI, 279, p. 248-258.

1938. — Balogh (J.). — Vorarbeiten zu einer quantitativen Auslesemethode für die Bodenbewohnendengliedertiere. *Zool. Anz.*, 123, 60 pp.

1907. — Banks (W.). — A census of four square feet. *Science*, VIII, 26, p. 637.

1928. — Baskina (V.) et G. Friedmann. — A statistical Investigation of the animal components of two associations in the Kama Food-plain. *Trav. Inst. Recherches Univ. Perm. Stat. biol.*, 1, p. 183-295 (en russe avec résumé anglais).

1944. — Bates (M.). — Observations on the distribution of diurnal Mosquitoes in a tropical forest. *Ecology*, XXV, p. 159-170.

1944. — Bayer (E.) et K. Absolon. — Morphologia et anatomia dipteri subterranei brachypteri *Speomya* ex cavernis regionis Illyricae. *Zvlastni otisk casopisu « Priroda »*, XXXVI, 6, p. 177-194.

1937. — Baweja (K.-D.). — The calculation of soil population figures, *J. anim. écol.*, VI, 2, p. 366-367.

1939. — Baweja (K.-D.). — Studies of the soil fauna, with special reference to the recolonisation of sterilised soil. *Journ. anim. Ecol.*, VIII, p. 120.

1932. — Beadle (L.-C.). — The bionomics of some East african Swamps. *Journ. Linn. soc. Zool.*, XXXVIII, 258, p. 135.

1933. — Beadle (L.-C.). — Adaptation to aerial respiration in *Alma emini* Mich., an Oligochaet from East African Swamps. *Journ. Linn. soc.*, XXXVIII, p. 347-350, 3 figs.

1944. — Beard (J.-J.). — Climax vegetation in tropical America. *Ecol.*, XXV, p. 127-158, 23 figs.

1925. — Beebe (W.). — One quarter of a square mile of jungle at Kartabo, British Guiana. *Zoologica*, VI, p. 1-193.

1928. — Beklemischew (W.). — Der organismes und die biocoenose *Trav. Inst. Rech. Biol. U. Perm.*, 1, 2-3, p. 127-149.

1928. — Beklemischew (W.). — Structure and oecology of terrestrial communities. *Proc. III. Congress Russian Zool. Leningrad*, 1927, p. 26.

1934. — Beklemischew (W.). — Die Taglichen Migrationen der Wirbellosen in einem *Komplex* von Festland biocoenosen. *Trav. Inst. rech. Biol. Perm.* VI, 3-4, p. 119-208.

1928. — Beklemischew et K. Igoshina. — Untersuchungen über die Verteilung von individuen verschiedener Ordnung in der Associationsflecken « *Filipenduletum* » und « *Deschampsietum* ». *Trav. Inst. Rech. Biol. U. Perm.*, 1, 2-3, p. 171-183.

1934. — Berland (L.). — Etude en avion de la faune entomologique aérienne. *C.R. Acad. Sc.*, Séance du 18 Juin, p. 2201-2203.

1935. — Berland (L.). — Exploration entomologique de l'atmosphère en avion. *VIe Congresse Internacional de Entomologia.*

1935. — Berland (L.). — Premiers résultats de mes recherches en avion sur la faune et la flore atmosphériques. *Ann. Soc. Ent. France*, CIV, p. 73-96.

1936. — Berland (E.). — L'Exploration biologique de l'Atmosphère en avion et l'emploi possible de cette méthode en Météorologie. *La Météorologie*, 1, p. 28-35.

1905. — Berlese (A.). — Apparecchio per raccogliere presto e in gran numero piccolo Artropodi. *Redia* II, Firenze, p. 85-89.

1945. — Bernard (E.). — Le climat écologique de la cuvette centrale congolaise. *Publicat. INEAC.*, Bruxelles.

1946. — Bertrand (H.). — Notes écologiques sur la distribution des Coléoptères aquatiques et orophiles. *L'Entomologiste*, II, 4, p. 143-154.

1932. — Beyer (H.). — Die Tierwelt der Quellen und Bächeder Baum-Bergegebietes. *Abh. Westfäl. Provinz. Mus. Natk.*, 3 (Coll. p. 58).

1931. — Bird (H.). — Soil acidity in relation to insects and plants. *Ecology*, 2, 193.

1926. — Blake (I.-H.). — A comparison of the animal communities of coniferous and deciduous forest. *Illinois Biol. Monograph*, 10, p. 347-520.

1931. — Blake (I.-H.). — Further studies on deciduous forest animals communities. *Ecology*, 12, p. 508-527.

1931. — Boizowa (M.). — Die Tierbevölkerung der unteren Schichten des *Pinetum cladinosum. Wiss. Mitt. Univ. Perm.*, 4, N° 1, p. 97-52.

1947. — Bonadona. — Observations sur le mouvement des fouets de Carabiques. *L'Entomologiste*, III, 2, p. 62-64.

1929. — Bonet (F.). — Un nuevo aparato para la recoleccion de Microartropodos. *Conf. y Res. Soc. Esp. hist. Nat.*, 4, p. 91.

1931. — Bonet (F.). — Estudios sobre Collembolos cavernicolas con especial referencia a los de la fauna espanola. *Mem. Soc. Esp. Hist. Nat. 14*, 4, p. 231-403.

1932. — Bonet (F.). — Introducion al estudio de los Colembolos. *Rev. Soc. Ent. Argentina*, p. 36.

1945. — Bonet (F.). — Nuevos generos y especies de Hipogastruridos de Mexico (Collembola). *Rev. Soc. Mexicana Hist. Nat.*, VI, 1-2, p. 13-45.

1946. — Bonet (F.). — Rapport du Laboratoire de Zoologie. *Bol. Inf. Esc. Nac. Cienc. Biol.*, VI, p. 105-117. Mexico.

1947. — Bonet (F.). — Monographia de la Familia Neelidae. Collembola. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, VIII, 1-4, p. 131-203.

1930. — Bornebusch (C.-H.). — The fauna of forest soil. *Verhandl. Internat. Kongr. Forest. Versuchsanst. Stokholm*, 1919, p. 541-545.

1930. — Bornebusch (C.-H.). — The fauna of forest soil. *Forstl. Forsograv. Danmark*, XI, p. 1-224.

1932. — Bornebusch (C.-H.). — Das Tierleben der Waldböden. *Fortwissenschaftl. Central.*, 1932, 253-266.

1935. — Bornebusch (C.-H.) et S.-O. Heiberg. — Proposal for the nomenclature of forest humus layers. *Trans. III. Internat. Congr. Soil Sci.*, III, p. 259-260.

1940. — Bornebusch (C.-H. — Skovbundens dyreliv. *Tidsskr. Skogbruk*, XLVIII, 2, p. 293-309.

1921. — Borner (C.) et A. Dampf. — Beiträge zur kenntnis vom Massenwechsel (Gradation) schädlicher Insekten. *Arbeit. a.d. Biolog. Reichsandst. f. Land. u. Forstwirtschaft.*, X, Berlin.

1932. — Borutzkii (E.-V.). — Zur frage über die Technik der Bodenfauna untersuchungen. *Arb. limnol. Stat. Kossino*, XV, pp. 5-42.

1934. — Borutzkii (E.-V.) — Zur frage über die Technik der quantitativen Untersuchungen der Bodenfauna. III/Zur Methodik der Bearbeitung des Seebenthos. Ein vergleich des Frisch-Rot (Formelen) gewichts. *Arb. Limnol. Stat. Kossino*, XVIII, pp. 109-132.

1935. — Borutzkii (E.-V.). — Zur frage der Technik der quantitativen Untersuchungen der Bodenfauna. *Arbeit. Limnol. Stat. Kossino*, XIX. pp. 5-19 et 105-125.

1938. — Bouffil. — Contribution à l'étude des sols de la Côte-d'Ivoire. *Bull. Com. hist. et Sci. A.O.F.*, KXI, 4, pp, 544-579.

1942. — Bourcart (J.). — La vase, milieu biologique. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 158, pp. 1-4.

1926. — Bouyoucos (G.-J.). — Rapid determination of the moisture content of soils. *Science*, LXIV, pp. 651-652.

1927. — Bouyoucos (G.-J.). — Directions for determining the colloidal material of soils by the hydrometer method. *Science*, LXVI, pp. 16-17.

1927. — Bouyoucos (G.-J.). — Defining soil Colloids. *Science*, LXVI, N° 1.711, pp. 353-354.

1912. — Branner (J.-C.). — Geologic work of ants in Tropical America. *Smithsonian Rept.*, 1911, pp. 303-333.

1921. — Braun-Blanquet (S.). — Prinzipen einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. *Jahrb. St. Gall. Naturw., ges.*, LVII, N° 11.

1937. — Brazier (C.-E.) et Éblé (L.). — Amplitude de la variation de température près du sol. *C.R. Congrès Soc. Sav.*, 1937, XV, pp. 89-92.

1938. — Brazier (C.-E.) et Éblé (L.). — Sur la distribution verticale de la température dans les couches superficielles du sol. *C.R. Congrès Soc. Sav.*, 1938, LXXI, pp. 73-74.

1846. — Bremi. — Beitrag zur Kunde der Dipteren. *Iris*, 1846, Dresden.

1938. — British Guiana Papers. — Scientific results of the Oxford University Expedition to British Guiana in 1929. *Oxford U. Press. London*, Humphrey Milford, 1938.

1928. — Brodskii (A.-L.). — Contributions to the Knowledge of the Turkestan soil Fauna. *Proc. Russ. Congr. Zool.*, III, pp. 67-68.

1928. — Brodsky (A.-L.). — Contributions to the knowledge of the Fauna of soil Protozoa of Central Asia. *Proc. Russ. Congr. Zool.*, III, pp. 135-136.

1927. — Brodsky (A.) et R. Brodsky. — Untersuchungen über die Bodenfauna Mittel-Asien. I/die Bodenfauna in Tale des Flusses Murgab. *Bull. Inst. Pedol. et Geobot. Univ. Asie Centr., Taschkent*, III, pp. 165-166.

1929. — Brodskii (A.-L.) et A.-I. Yankovskaya .— Materials on the knowledge of the soil fauna of Middle Asia. II/the soil Protofauna in the Kara Korum desert. *Acta Univ. Asiae Med., Ser.* 12 A, V, pp, 1-38.

1936. — Bro Larsen (E.). — Biologisches Studien über die Tunnelgrabenden Käfer auf Skallingen. *Copenhague.*

1918. —Brolemann (H.-W.). — Quelques indices d'évolution ches les Myriapodes. *Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, XXVIII, pp. 1-33.

1937. — Brown (A.-W.-A.). — The forest Insect survey. *Rept. entomol. Soc. Ontario*, LXVIII, pp. 13-18.

1934. — Brundin (L.). — Die Coleopteren der Torneträksgebietes. *Lund.*

1931. — Bryson (H.-R.). — The interchange of soil and subsoil by Burrowing Insects. *Journ. Kansas State Entomol. Soc.*, IV, pp. 17-24.

1933. — Bryson (H.-R.). — The amount of soil brought by Insects to the surface of a Watered and an Unwatered Plot. *Journ. Kansas State Entomol. Soc.*, VI, pp. 81-90.

1921. — Buckle (P.). — A preliminary survey of the soil fauna of agricultural land. *Ann. Appl. Biol.*, VIII, pp. 135-145.

1923. — Buckle (P.). — On the ecology of soil Insects on agricultural Land. *Journ. Ecol.*, XI, pp. 93-102.

1939. — Burges (A.). — Soil Fungi and Root Infection. *Rev. Broteria Cienc. Natur.*, VIII, 2, pp. 64-81.

1929. — Burollet (P.-A.). — De la généralisation du concept de biocoenose. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 51, pp. 94-96.

1922. — Burkill (I.-H.). — *Rep. Bot. Surv. India*, X, 1.

1937. — Busnel (R.-G.). — Notes biologiques sur le Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Say.). *C.R. Congr. Soc. Sav.*, XLII, pp. 205-209.

1932. — Buxton (P.-A.). — Terrestrial Insects and the humidity of their environment. *Biol. Rev.*, VII, pp. 257-320.

1913. — Cameron (A.-E.). — A general survey of the Insect fauna of the soil. *J. Econ. Biol.*, VIII, pp. 159-204.

1917. — Cameron (A.-E.). — The relation of soil Insects to climatic conditions. *Agric. Gaz. Canada*, IV, N° 8.

1917. — Cameron (A.-E.). — The Insect association of a local environmental complex in the district of Holmes Chapel, Cheshire. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, LII, pp. 37.

1925. — Cameron (A.-E.). — Soil Insects. *Science Progress*, XX, pp. 92-108.

1937. — Campbell (R.-E.). — Temperature and Moisture preferences of wireworms. *Ecology*, XVIII, 4, pp. 479-489.

1938. — Carpenter (J.-R.). — An Ecological glossary. *London, Kegan and C°*.

1930. — Carter (G.-S.) et Beadle (L.-C.). — The fauna of the Swamps of the Paraguayan Chaco in relation to its environment. I/the physico-chemical nature of the environment. *Journ. Linn. Soc. London*, XXXVII, 251, pp. 197.

1931. — Carter (G.-S.) et Beadle (L.-C.). — III/Respiratory adaptation in the Oligochaeta. *Journ. Linn. Soc. London*, XXXVII, 258, pp. 135.

1934. — Carter. (G.-S.). — Reports of the Cambridge Expedition to British Guiana, 1933. Illumination in the rain forest at ground level. *Journ. Linn. Soc. London*, Zool., XXXVIII, pp. 579-589.

1946. — Castro (G.-M. de Oliveira). — Filogênese e sucessao. *Ann. Acad. Brasil. Cienc.*, 2, pp. 121-125.

1946. — Cei (G.). — Corologia e segregazione evolutiva. *Historia Naturalis.*, I, pp. 4-9.

1932. — Chapin (J.-P.). — The birds of the Belgian Congo, Part 1. *Bull. Amer. Mus. Nat. His.*, LXV, 1.

1931. — Chapman. — Animal Ecology. *Mac Graw Hill édit.*

1946. — Chappuis (P.-A.). — Un nouveau biotope de la faune souterraine aquatique. *Acad. Roumaine. Bull. Sect. Sc.*, XXIX, 1, pp. 21-28.

1940. — Chaptal (L.). — Contribution à l'étude du phytoclimat. *Ann. Epiphyties et Phytogénét.*, VI, pp. 133-144.

1948. — Chevalier (A.). — L'apparition dans la nature de mutations végétales, leur persistance ou leur extinction. *C.R. Acad. Sc.*, CCXXVII, p. 1.126-1.128.

1948. — Chevalier (A.). — L'origine de la forêt de la Côte-d'Ivoire. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 264, pp. 39-40.

1949. — Chevalier (A.). — La polémique des biologistes mitchouriniens et mendelo-morganiens en U.R.S.S. Le concept russe sur la science biologique et les théories de l'évolution. *Rev. Internat. Botan. appl.*, CCCXV-CCCXVI, pp. 1-17.

1928. — Chetuirkina (I.). — Distribution of the Lumbricidae in the soils of the Troitsk District, Ural Region. *Trav. Inst. Rech. Biol. Perm*, II, pp. 433-469.

1914. — Cobb (N.-A.). — The North American Free-Living Nematods. *Trans. Am. Micr. Soc.*, XXXIII, pp. 69.

1915. — Cobb (N.-A.). — Nematodes and their relationships. *Yearbook U.S. Rept. Agric.*, 1914, pp. 456-490.

1946. — Cole (L.-C.). — A study of the Cryptozoa of an Illinois Woodland. *Ecol. Monographs*, XVI, pp. 51-86.

1946. — Cole (L.-C. — A theory for analysing contagiously distributed populations. *Ecology*. XXVII, 4, pp. 329-341.

1948. — Cole (L.-C.). — Population phenomena and common knowledge. *The Scientific Monthly*, LXVII, 5, pp. 338-345.

1947. — Colloque N° 3. — Qu'est-ce que l'Ecologie. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 207, pp. 35-36.

1927. — Colosi (G.). — Il populamento delle terre emerse e i fattori delle Grandi trasmigrazioni. *L'Universo*, VIII, 4, pp. 1-15.

1929. — Corson (C.-W.), J.-H. Allisson et E.-G. Chetney. — Factors controlling forest types on the Cloquet forest, Minnesota. *Ecology*, X, pp. 112-126.

1947. — Crombie (A.-C.). — Interspecific competition. *Journ. Anim. Ecol.*, XVI, 1, pp. 44-73.

1908. — Dahl (F.). —Gründsätze und Grundebegriffe der biocönotischen Forschung. *Zool. Anz.*, XXXIII.

1937. — Dammerman (K.-W.). — Second contribution to a study of the tropical soil and surface fauna. *Treubia*, XVI, 1, pp. 121-147.

1945. — Dammermann (K.-W.). — Insecten op bergtoppen en in hoogere luchtlagen. *Tijds. v. Ent.*, Feestbundel, 1945, pp. 127-131.

1881. — Darwin (C.). — The formation of vegetable Mould through the action of worms. *London. John Murray édit.*, 326 p.

1946. — Dauguet (P.). — La faune du grand canal de Versailles. *L'Entomologiste*, II, 6, pp. 236-245.

1903. — Davenport (C.-B.). — The Collembola of Cold Spring Beach with special reference to the movements of the *Poduridae*. *Cold Spring Harbour Monogr., II*, Brooklyn.

1903. — Davenport (C.-B.). — The animal ecology of the Cold Spring sand spit with remarks on the Theory of Adaptation. *Univ. Chicago Decennial Publ.*, X, pp. 157-176.

1935. — Davidson (J.). — Climate in relation to insect ecology in Australia. Mean monthly temperature and precipitation evaporation ratio. *Transact. Roy. Soc. South Australia*, LIX, pp. 107-124.

1935. — Davidson (J.). — Some aspects of climate and Insect ecology. *Journ. Australian Inst. Agric. Sc.*, I, 3, pp. 105-108.

1937. — Davidson (J.). — The temperature development curve of *Lyperosia exigua* de Meijere (Diptera, Muscidae) in relation to the probable distribution of this insect in Australia. *Australian Journ. Experim. Biol. and Medic. Sc.*, XV, pp. 114-120.

1938. — Davidson (J.). — On the growth of the sheep population in Tasmania. *Transact. Roy. Soc. South Australia*, LXII, 2, pp. 342-346.

1942. — Davidson (J.). — On the speed of development of insect eggs at constant temperatures. *Australian Journ. Experim. Biol. and Medic. sc.*, XX, pp. 223-239.

1944. — Davidson (J.). — On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *Journ. Anim. Ecology*, XIII, 1, pp. 26-38.

1944. — Davidson (J.). — On the growth of insect populations with successive generations. *Austral. Journ. Exper. Biol. and Medic. Sc.*, XXII, 2, pp. 95-103.

1932. — Davidson (V.-M.). — The effect of seasonal variability upon animal species in total populations in a deciduous forest succession. *Ecological Monogr.*, II, 3, pp. 305-334.

1928. — Davies (M.-W.) — The effect of variation in the relative humidity on certain species of Collembola. *Brit. Journ. Exper. Biol.*, VI, 1, pp. 79.

1945. — Davis (D.-E.). — The animal cycle of plantes, mosquitoes, birds and mammals in two Brazilian forests. *Ecol. Monogr.*, XV, 3, pp. 243-296.

1933. — Davis (F.-A.-W.) et P.-W. Richards. — Part I, *Journ. Ecol.*, XXI, p. 350.

1928. — Davis (J.-G.) et W.-K. Slater. — The anaerobic metabolism of the earthworms. *Biochem. Journ.* XXII, pp. 338-343.

1940. — Debraisieux (P.). — Ecologie, biocoenoses et biosphère. *Rev. Quest. Sci.*, CVII, pp. 5-32.

1938. — De Chetelat (E.). — Le modelé latéritique de l'ouest de la Guinée française. *Rev. Geogr. Phys. et Géol. Dyn.*, 125 pp.

1937. — Deflandre (G.). — Adaptation stationnelle et notion de l'espèce chez les Thecamoebiens. *C.R. Congr. Soc. Sav.*, 1937, XLV, pp. 223-225.

1943. — Delamare Deboutteville (Cl.). — Notes faunistiques sur les Collemboles de France. (I). *Bull. Soc. Ent. Fr.*, XLVIII, 10, pp. 149-152.

1945. — Delamare Deboutteville (Cl.). — Notes faunistiques sur les Collemboles de France. (II). Contribution à l'étude des *Anurophorini*. *Rev. Fr. Entomol.*, XII, 1/2, pp. 22-31.

1945. — Delamare Deboutteville (Cl.). — Mission Scientifique de l'Omo, VI, 57. Faune des terriers des Rats-taupes. III. Collemboles. *Mém. Mus. Nat. H.N.*, nelle. série, XIX, 1, pp. 31-50.

1947. — Delamare Deboutteville (Cl.). — Notes de faunistique sur les Collemboles de France. (IV). *Rev. Fr. Entomol.*, XIV, 2, pp. 125-138.

1947. — Delamare Deboutteville (Cl.). — Description de *Mesachorutes Marlieri*, n. sp.. Remarques sur les genres *Mesachorutes* Abs. et *Mesogastrura* Bon. *Bull. Mus. Nat. H.N.*, 2e série, XIX, 5, pp. 403-408.

1948. — Delamare Deboutteville (Cl.). — Etude quantitative du peuplement animal des *sols suspendus* et des Epiphytes en forêt tropicale. *C.R. Acad. Soc.*, CCXXVI, pp. 1544-1546.

1948. — Delamare Deboutteville (Cl.). — Recherches sur les Collemboles termitophiles et myrmécophiles (Ecologie, Ethologie, Systématique). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, LXXXV, 5, pp. 261-425.

1917. — Delphy (J.). — Influence des agents climatériques sur les variations de faune. *Bull. Mus. Nat. H.N.*, 1917. N° 2, pp. 78-82.

1917. — Delphy (J.). — Nouvelles observations sur les variations de faune.*Bul. Mus. Nat. H.N.*, 1917, N° 7, pp. 461-465.

1946. — Demolon (A.). — L'évolution scientifique et l'agriculture française. *Biblioth. Philos. Sci., Flamarion, Paris*, 325 pp.

1944. — Demolon (A.) et E.-M. Bastisse. — *Ann. Agron.*, 1944, 3, p. 265.

1933. — Demolon (A.) et D. Leroux. — Guide pour l'étude expérimentale du sol. *Gauthier-Villars, édit.*, 214 pp.

1895. — Dendy (A.). — The cryptozoic fauna of Australasia. *Rept. Sixth. Meeting Aust. Assn. Adv. Sci.*, VI, pp. 99-119.

1938. — Dendy (A.). — Outlines of evolutionary biology with a glossary of technical terms. *London, Constable*, 1938, in-16, XIII, 481 pp.

1941. — Derksen (W.). — Die succession der Pterygoten Insekten im abgestarbenen Buchenholtz. *Zeits. Morph. Oekol. Tiere*, XXXVII, pp. 683-731.

1943. — Dexter (R.-W.). — Field Study. The Backbone of Biology and conservation education. *School Sci. and Math.*, juin, pp. 509-516.

1944. — Dexter (R.-W.). — Ecological significance of the disappearance of eelgrass at Cape Ann, Massachusetts. *Journ. Wildlife Manag.*, VIII, 3, pp. 173-176.

1944. — Dexter (R.-W.). — The bottom community of Ipswich Bay, Massachusetts. *Ecology*. XXV, 3, pp. 352-359.

1945. — Dexter (R.-W.). — Ecology-hup of the pure and applied natural sciences. *Americ. Biol. Teacher*, VIII, 3, pp. 56-58.

1946. — Dexter (R.-W.). — Facets of Ecology. *Americ. Biol. Teacher*, IX, 3, pp. 80-84.

1947. — Dexter (R.-W.). — The marine communities of a Tidal Inlet at Cape Ann, Massachusetts. A study in Bio-ecology. *Ecological Monogr.*, 17, pp. 261-294.

1945. — Dice (L.-R.). — Measures of the amount of ecological association between species. *Ecology*, XXVI, pp. 227-303.

1903. — Diem (K.). — Untersuchungen über die Bodenfauna in den Alpen. *Inaugural dissertation, Univ. Zurich.*

1926. — Dieuzeide (R.). — Le *Beauveria effusa* Vuillemin, parasite du Doryphore de la pomme de terre. *Rev. Zool. Agric.*, XXV, 9-10.

1947. — Dobchansky (T.). — Genetics and the origin of species. *Columbia Univ. Press*, 446 pp.

1924. — Dogiel (V.). — Quantitative studies on terrestrial fauna. An attempt at quantitative analysis of the fauna of meadows. *Rev. Zool. Russe*, IV, 1, pp. 117-154.

1925. — Dogiel (V.) et G. Efremoff. — Versuch einer quantitativen Untersuchung der Bodenbevölkerung im Fichtenwalde. *Trav. Soc. Nat. Leningrad*, LV, livre 2, sect. Zool. Physiol., p. 108.

1926. — Dogiel (V.) et G.-V. Efremov. — Quantitative studies on terrestrial fauna. II/Quantitative investigations of the ground of fir-tree forest. *Trav. Soc. Nat. Leningrad*, LV, pp. 97-110.

1944. — Dowdy (W.-W.). — A community study of a disturbed deciduous forest area near Cleveland, Ohio, with special reference to Invetebrates. *Ecol. monogr.*, XIV, 2, p. 193-222.

1944. — Dowdy (W.-W). — The influence of temperature on vertical migration of Invertebrates inhabiting different soil types. *Ecology*, XXV, 4, pp. 449-460.

1948. — Drach (P.). — Premières recherches en scaphandre autonome sur le peuplement des faciès rocheux de la zone littorale profonde. *C.R. Acad. Sci.*, CCXXVII, 22 pp. 1.176-1.178.

1947. — Duché (J.). — Les associations de microorganismes dans les sols. *C.R. Acad. Sc.*, CCXXV, pp. 891-893.

1926. — Eaton (T.-A. Jr.) et R.-F. Chandler Jr. — The fauna of forest-humus layers in New-York. *Cornell Univ. Agric. Exp. Sta. Mem.*, 247, pp. 1-26.

1948. — Ecologie. — A propos des définitions de quelques termes couramment utilisés en Biogéographie. Ecologie, éthologie, chorologie et géonemie. *C.R. Soc. Biogéogr.*, N° 218, pp. 91-100.

1929. — Edwards (E.-E.) — A survey of the insect and other invertebrate fauna of permanent pasture and arable land of certain soil types at Aberytwyth. *J. appl. biol.*, XVI, pp. 299-323.

1929. — Edwards (E.-E.). — On the fauna of the soil. *Ann. Appl. Biol.*, XVI, pp. 299.

1942. — Eidmann (H.) — Der tropische Regenwald als Lebensraum. *Kolonial-forstl. Mitt.*, V., pp. 91-147.

1931. — Elton (Ch.). — Animal Ecology. *New-York.*

1933. — Elton (Ch.). — The ecology of animals. *London*, 97 p.

1936. — Elton (Ch.) et Gl. Keay. — The seasonal occurence of Harvest mites (Trombicula autumnalis Shaw) on voles and mice near Oxford. *Parasitology*, XXVIII, 1, pp. 110-114.

1943. — Emerson (A.-E.). — Ecology, Evolution and Society. *Amer. Nat.*, LXXVII, 769, pp. 97-118.

1925. — Emerson (P.). — Soil characteristics, a field and Laboratory guide. *New-York*, X + 222 p.

1908. — Enderlein (G.). — Biologische faunistiche Moor-und Dünenstudien. *30 Ber. Westpreuss Zool. Bot. V. Danzig*, p. 54.

1935. — Erhart. — Traité de pédologie. *Strasbourg.*

1922. — Escherich (K.). — Die Streufauna, *Forstwissenchaftl. Centrabl.*, 1922, pp. 23-29.

1948. — Europe. — Une discussion scientifique en U.R.S.S. *Europe*, 33-34, pp. 1-196.

1947. — Evans (A.-C.) et W.-J. Mac L. Guild. — Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. I/Biological study in the field. *J. appl. biol.*, XXXIV, 3, pp. 307.

1948. — Evans (A.-C.). — Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. II/Some effects of earthworms on soil structure. *J. appl. biol.*, XXXV, 1, pp. 1-13.

1915. — Faber (F.-C. von). — Physiologische fragmente aus einem tropischer Urwald. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, (Pfeffer-Festband), 56, p. 197.

1940 — Fage (L.). — Le peuplement en Arachnides des hauts massifs montagneux de l'Afrique Orientale. *VIe Congr. Internat. Entom. Madrid 1935*, II, pp. 487-491.

1941. — Fage (L.). — Variations des climats et des faunes. *Sciences*, XXXVIII, pp. 161-177.

1945. — Fage (L.). — A propos de quelques Araignées cavernicoles de Crète. *Bull. Mus. Nat. H.N.*, 2e série, XVII, 2, pp. 109-114.

1932. — Feher (D.). — Experimentelle Untersuchungen über die mikrobiologischen grundlagen der Swankunger der Bodenacidität. *Arch. Microbiol.*, III, pp. 609-633.

1947. — Fenton (G.-R.). — Essay review : the soil fauna : with special reference to the ecosystem of forest soil. *Journ. animal Ecol.*, XVI, 1, pp. 76-93.

1941. — Fichter (E.). — Apparatus for the comparaison of soil surface Arthropod populations. *Ecology*, XXII, 3, pp. 338-339.

1927. — Firbas (F.). — Uber die Bedeutung des thermischen verhalten der Laubarten für die Frühjahrsvegetation des sommergrünen Laubwaldes. *Beih. Bot. Zentralbl. Abt.*, 2, H. 2.

1926. — Fisher (R.-A.). — On the capillary forces in an ideal soil ; correction of formulae given by W.B. Hames. *Journ. Agric. Sci.*, XXVI, pp. 492-505.

1928. — Fisher (R.-A.). — Further note on the capillary forces in an ideal soil. *Journ. Agric. Sci.*, XVIII, pp. 406-410.

1947. — Fisher (R.A.). — Les méthodes statistiques adaptées à la recherche scientifique. *Presses Univ. Fr.*, 325 p.

1927. — Fisher (R.A.) et H.-G. Thornton. — On the existence of daily changes in the bacterial numbers in American soil. *Soil science*, XXIII, pp. 252-257.

1943. — Fisher (R.-A.), A.-S. Corbet et C.-B. Williams. — The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. animal ecol.*, XII, pp. 42-58.

1929. — Flachs (K.). — Experimentelle biologische studien an Dahtwürmern. *Z. angew. Ent.*, XIV, pp. 514-528.

1922. — Folsom (J.-V.). — Collembola of the grave. *Psyche*, IX, p. 363.

1935. — Ford (J.). — The animal population of a meadow near Oxford. *J. anim. Ecol.*, IV, pp. 195.

1936. — Ford (J.). — A method of counting large samples of small arthropods. *J. anim. Ecol.*, V., 2, pp. 396-397.

1937. — Ford (J.). — Research on populations of *Tribolium confusum* and its beasing on ecological theory ; a summary. *J. animal. Ecol.*, VI, pp. 1.

1937. — Ford (J.). — Fluctuations in natural populations of Collembola. *J. anim. Ecol.*, VI, pp. 98-111.

1938. — Ford (J.). — Fluctuations in natural populations of Collembole and Acarina. Part. 2. *J. anim. Ecol.* VII, p. 35o.

1938. — Forsslund (K.-H.).— Beiträge zur kenntnis der Bodenbewohnenden Tiere auf die zersetzung des Boden. I/ Uber die nahrung einiger Hornmilben (Oribatidae). *Meddeland. Fran Statens Skogsförsöksanst.*, XXXI, 3.

1944. — Forsslund (K.-H.). — Studien över det Lägre djurlivet i Nordsvensk Skogsmark. *Medd. f. stat. Skogsförsöks.*, XXXIV, 1, pp. 1-283.

1944-45. — Forsslund (K.H.). — Sammanfattande Oversikt över rid Markfauna under sö kninger. I/ Västerbotten Patraffade Djurformer. (A summary of the fauna found in the soil fauna studies in Västerbotten). *Medd. f. Stat. Skogsförsöks.*, XXXIV, pp. 341-364.

1945. — Forsslund (K.-H.)— Zusammenfassende übersicht über bei waldbodenfauna untersuchungen in Västerbotten (Nordschweden) angetroffene Tiere. *Medd. f. Stat. Skogsförsöks.*, XXXIV, 5, pp. 341-364.

1938. — Fourman (K.-L.). — Untersuchungen über die Bedeutung der Bodenfauna bei der biologischen Umwandlung des Bestandesabfalles forstlicher Standorte. *Mitteil. Forstwirtsch. v. Fortswiss.*, IX, pp. 144-169.

1921. — Francé (R.-H.). — Das Edaphon. *Stuttgart.*

1940. — Francey (P.). — La valeur écologique du coefficient générique de P. Jaccard. *Bull. Soc. Vaudoise Sc. Nat.*, LXI, pp. 17-36.

1943. — Franz (H.).— Bildung von humus aus pflanzlichem bestandsabfall und wirtschaftsdünger durch kleintiere. *Bodenkunde u. Planzenernährung*, XXXII, (LXXVII), 6, pp. 336-351.

1944. — Franz (H.). — Bodenzoologie als Forschungszweig der Bodenkunde. *Bodenkundlische Forschungen*, VIII, 2-4, pp. 129-145.

1945. — Franz (H.). — Die Tiergesellschaften hochalpiner Lagen. *Biologia Generalis*, XVIII, 1-2, pp. 1-29.

1945. — Franz (H.). — Untersuchungen über die Kleintierwelt ostalpiner Böden. *Zool. Jahrb.* (*Systematic*), LXXVII, 2, pp. 81-161.

1945. — Franz (H.) — Uber die Bedeutung von Kleintieren für die Rotte von Stallmist und Kompost. *Pflanzenbau*, IV, 20, pp. 145-170.

1948. — Franz (H.). — Zur kenntnis der Bodenfauna im pannonischen Klimagebiet Osterreichs. II/ Die Arthropoden. *Ann. Naturhistor. Mus. Wien*, LVI, pp. 440-549.

1941. — Frei (M.). — Erste Ergebnisse einer biocoenotischen Untersuchungen schweizerisches Buchenwälder. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, LI, pp. 479-530.

1936. — Frenzel (G.). — Analyse par Ford dans... *J. Animal Ecol.*, 1937, VI, p. 197.

1936. — Frenzel (G.). — Untersuchungen über die Tierwelt des Wiesenbodens. *Iena, Gustav Fischer*, 130 pp.

1937. — Frenzel (G.). — Die Apterygoten der glatzer Schneeberges. Teil. II. *Beitr. Biol. Glatzer Schneeberges*, H. 3, pp. 294-321.

1930. — Friederichs (K.). — Die Grundfragen und gesetzmässigkeiten der Land und forstwirtschaftlichen, *Zool.*, Bd. I, *Oekologischer Teil Berlin.*

1942. — Frison (Ed.). — *Bull. Agr. Congo Belge*, XXXIII, 1, pp. 91.

1948. — Furon (R.). — Notes de paléoclimatologie africaine. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 214, pp. 41-45.

1918. — Gams (H.). — Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. *Vierteljahrsschr. Natf. ges. Zürich.*, LXII, 205 pp.

1938. — Garrett (S.-D.). — Soil conditions and the root-infecting fungi. *Biol. rev.*, XIII, pp. 159-185.

1946. — Garrett (S.-D.).—Soil as a medium for transfer and multiplication of disease organisms. *Soil Science*, LXI, 1, pp. 3-8.

1935. — Gause (G.-F.). — Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie. *Actual. Sci. et Industr.*, n° 277, 63 pp.

1936. — Gause (G.-F.). — Principles of biocenology. *Quart. Rev. Biol.*, XI, pp. 320-338.

1929 — Gauthier (H.). — Contribution à l'étude des populations animales : la notion de biocoenose en limnologie. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 49, pp. 65-72.

1937. — Gebhardt (A.-V.). — Die Tierwelt der Manfaer Höhle. *Festschr. Embrik Strand*, III, pp. 217-240.

1927. — Geiger (R.). — Das klima der bodennahen Luftschicht. *Vieweg. Brunswig*, 1927.

1930. — Geiger (R.). — Mikroklima und Pflanzenklima. *Gebr. Borntträger, Berlin.*

1944. — Ghilarov (M.-S.). — Correlation between size and number of soils animals. *C.R. (Doklady) Acad. Sc. U.R.S.S.*, XLIII, 6, pp. 267-269.

1944. — Ghilarov (M.-S.). — The soil as the environment of Invertebrates migrations from aquatic to terrestrial habitats in the course of evolution. *Zoologicheskü Zhurnal*, XXIII, 4, pp. 135-138.

1930. — Giesecke (F.). — Das verhalten des Bodens gegen Luft. *E. Blank. Handb. d. Bodenlehre.* VI, pp. 253-342.

1942. — Gisin (H.). — Die Bedeutung der Collembolen in der Erforschung terrestrischer Lebensgemeinschaften. *Schw. Nat. Gesell.*, pp. 139-140.

1943. — Gisin (H.). — Okologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Excursions-gebiet Basels. *Rev. Suisse Zool.*, L, 4, pp. 131-224.

1944. — Gisin (H.). — Minimalraum und Homogenität edaphischer Lebensgemeinschaften von Apterygoten. *Verhandl. Schw. Nat. Gesell.*, pp. 140-141.

1946. — Gisin (H.). — L'objet de la biocénotique du point de vue de la zoologie. *C.R. Soc. Phys. H.N. Genève.* LXIII, 1, pp. 29-31.

1946. — Gisin (H.). — Les groupements animaux dans leurs rapports avec le milieu. *C.R. Soc. Phys. H.N. Genève*, LXIII, 1, pp. 45-46.

1947. — Gisin (H.). — Le groupe *Entomobrya nivalis* (Collemb.) avec quelques remarques sur la systématique, la biocénotique et l'évolution des espèces jointives. *Mitt. Schw. Ent. Gesell.*, XX, 6, pp. 541-550.

1947. — Gisin (H.). — Le montage à l'acide lactique d'Arthropodes microscopiques à téguments mous. *Mitt. Sch. Entom. Gesell.*, XX, VI, pp. 581-586.

1947. — Gisin (H.). — Sur les Insectes Aptérygotes du Parc National Suisse. *Résult Rech. Sci. entreprises au Parc Nat. Suisse.*, II, pp. 77-90.

1947. — Gisin (H.). — Analyses et synthèses biocénotiques. *Archives de Sci. Phys. et Nat.*, V, 29, pp. 42-75.

1948. — Gisin (H.). — Collemboles endogés du Tessin méridional. *Bollet. d. Soc. Ticinese d. Sci. Nat.*, XLIII, pp. 79-90.

1948. — Gisin (H.). — Etudes écologiques sur les Collemboles épigés. *Mitt. schweiz. ent. gesell.*, XXI, 4, pp. 485-515.

1948. — Gisin (H.). — Divergences à propos de la méthode biocénotique. *Opuscula Entomologica.*

1949. — Gisin (H.). — L'Ecologie. *Acta Biotheoretica*, IX, 1-2, pp. 89-100.

1940. — Gislen (T.). — The number of animal species in Sweden with remarks on some rules of distribution especially of the microfauna. *Kungl. Fysiograph. Sällskapets Handlinger*, LI, 2, pp. 1-23.

1943. — Gislen (T.). — Physiographical and écological investigations concerning the littoral of the northern Pacific. *Kungl. Fysiograf. Sallsk. Handl.*, LIV, pp. 1-63.

1939. — Glascow (J.-P.). — A population study of subterranean soil Collembola. *J. Anim. Ecology.*, VIII, pp. 323-353.

1924. — Graham (S.-A.). — Temperature as a limiting factor in the life of subcortical insects. *Journ. Econom. Entom.*, XVII, pp. 377-383.

1925. — Graham (S.-A.). — The falled tree-trunk as an ecological unit. *Ecology*, VI.

1947. — Grandjean (F.). — Sur la distinction de deux sortes de temps en biologie évolutive et sur l'attribution d'une phylogenèse à chaque état statique de l'ontogenèse. *C.R. Acad. Sc.*, CCXXV, pp. 612-615.

1929. — Grassé (P.-P.). — Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux. *C.R. Soc. Biogéogr.*, pp. 57-61.

1936. — Grassé (P.-P.). — Les Termites en A.O.F., leur importance économique, les moyens de lutte. *Rev. Pathol. végét. et Entomol. agric. de Fr.*, XXIII, 4.

1937. — Grassé (P.-P.). — Ecologie animale et microclimat. *Sciences*, 16, pp. 383-390.

1941. — Grassé (P.-P.) et P. Joly. — La teneur en matières organiques de quelques terres de termitières. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXVI, 1, pp. 57-62.

1932. — Greene (R.-A.) et G.-W. Murphy. — The influence of two burrowing rodents, *Dipodomys sp. spectabilis* (kangaroo rat) and *Neotoma albigula* (pack rat), on desert soils in Arizona. II/ Physical effects. *Ecology*, XIII, pp. 359-363.

1932. — Greene (R.-A.) et C. Reynard. — The influence of two burrowing rodents, *Dipodomys sp. spectabilis* and *Neotoma albigula*, on desert soils in Arizona. *Ecology*, XIII, pp. 73-80.

1938. — Griffith (G.). — Termite hills. *E. African Agr. J. Kenya, Tanganyika, Uganda, Zanzibar*, IV, pp. 70-71.

1938. — Grigoreva (T.-G.). — On methods of estimating the soil fauna. *Plant Protection Leningr.*, XVII, pp. 97-110.

1926. — Grimmet (R.-E.-R.). — Forest-floor covering and its life. *Trans. and Proc. N. Z. Inst.*, LVI, pp. 423-440.

1925. — Grinnell (J.). — The burrowing rodents of California as agents in soil formation. *Smithsonian Rept.*, 1923, pp. 339-350.

1948. — Guild (W.-J. McL.). — Studies on the relationship between earthworms and soil fertility. IV/ the effect of soil type on the structure of earthworms population. *J. appl. biol.*, XXXV, 2, pp. 181-192.

1942. — Guillaume. — A propos de l'*Inula montana*. Espèces fréquentes presque sur leurs limites. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 58-60, pp. 164-165.

1920. — Guyot. — Le Valsorey, esquisse de botanique géographique et écologique. *Matériaux pour le levé géobotan. de la Suisse*, 8, 1920.

1942. — Haarlov (N.). — A morphologic-systematic ecological investigations of *Acarina* and other representatives of the microfauna of the soil around Morkefjord Northeast Greenland. *Meddelelser om Gronland*, CXXVIII, 1, pp. 1171.

1947. — Haarlov (N.). — A new modification of the Tullgren apparatus. *Journ. Anim. Ecol.*, XVI, 2, pp. 115-121.

1946. — Hambleton (E.-J.). — Studies of hypogoeic mealybugs. *Rev. Ent.*, 17, pp. 1-77.

1917. — Hamilton (C.-C.). — The behaviour of some soil insects in gradients of evaporating power of air, carbon dioxyd and ammonia. *Biol. Bull.*, XXXII, pp. 159-182.

1937. — Hammer (M.). — A quantitative and qualitative investigation of the microfauna communities of the soil at Angmagssalik and Mikisfjord. *Meddelelser om Gronland*, CVIII, 2, pp. 1-53.

1936. — Hammer (M.). — Collemboles. *Meddelelser om Gronland*, CXXI, 2, pp. 1-42.

1944. — Hammer (M.). — Studies on the Oribatids and Collemboles of Grenland. *Meddelelser om Gronland*, CXLI, 3, pp. 1-120.

1946. — Hammer (M.). — Oribatids. *Meddelelser om Gronland*, CXXII, 1, pp. 1-39.

1925. — Handschin (E.). — Subterrane Collembolengesellschaften. *Ark. f. Naturg.*, XCI, pp. 128-132.

1929. — Handschin (E.). — Die temperatur als Faktor lokaler Tierwanderung im Boden. *Verh. Naturf. ges. Basel*, XL, pp. 486-504.

1936. — Hansson (A.). — Micro-fauna ; the cause of damping off. *Rept. For. Off. New Zealand Railways.*

1925. — Harnisch (O.). — Studien zur Okologie und Tiergeographie der Moore. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geogr. Biol. Tiere*, XLI, p. 1.

1942. — Harnish (O.). — Untersuchungen über Gas und stoffwechsel von *Enchytraeus albidus*. *Biol. Zentralbl.*, LXII, pp. 231-252.

Harroy (J.-P.). — Afrique, terre qui meurt.

1911. — Harshberger (J.-W.). — The soil, aliving thing. *Science*, 33. pp. 741-744.

1941. — Heiderg (S.-O.) et R.-F. Chandler Jr. — A revised nomenclature of forest humus layers for the Northeastern United States. *Soil Sci.*, 32, pp. 87-99.

1924. — Hesse (R.). — Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. *Iéna.*

1937. — Hesse (R.), N.-C. Allee et K.-P. Schmidt. — Ecological Animal Geography. *John Wiley and Sons. London*, pp. 1-597.

1932. — Holzapfel (M.). — Die Gewächshausfauna des Berner Botanischen Gartens. *Rev. Suisse. Zool.*, XXXIX, pp. 325.

1943. — Hope (J.-G.). — An Investigation of the litter fauna of two types of forest soils. *Bull. Wagner free Inst. Sci.*, XVIII, pp. 1-7.

1927. — Hubault (E.). — Contribution à l'étude des Invertébrés torrenticoles. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, Suppl. IX.

1934. — Hubert (H.). — Etude comparative des climats des colonies françaises. *Ann. phys. globe, France Outre-Mer*, 1, n° 2-3.

1941. — Hubricht (L.) et E. Anderson. — Vicinism in *Tradescantia. American Journal of Botany.*, Vol. 28, n° 10, pp. 957, Décembre.

1919. — Hunziker. — Befunden bei Leichenausgrabungen auf den Friedhöfen-Basels. *Frankfurter Ztschr. f. Pathologie*, XXII, pp. 148.

1936. — Husson (R.). — Contribution à l'étude de la faune des cavités souterraines artificielles. *Annales des Sciences Naturelles Zoologie*, XIX, pp. 1-30.

1939. — Huxley (J.-S.). — Clines : an auxiliary method in taxonomy. *Bijdr tot de Dierkunde*, XXVII, pp. 491-520.

1940. — Huxley (J.-S.). — The new systematics. *Oxford.*

1942. — Huxley (J.-S.). — Evolution : the Modern Synthesis. *London.*

1941. — Iablokoff (A.-Kh.). — Sur les moeurs du *Megapenthes lugens* Redt. (Col. Elateridae). *Rev. fr. ent.*, VII, 4, pp. 168-172, pl. VI.

1943. — Iablokoff (A.-Kh.). — Ethologie de quelques Elaterides du Massif de Fontainebleau. *Mem. Mus.*, XVIII, 3, pp. 81-160, 9 pl.

1947. — Iablokoff (A.-Kh.).— Rôle du facteur hygrométrique dans l'écologie et la biologie des Insectes Xylophages. *C.R. Acad. Sci.*, pp. 756-757.

1947. — Iablokoff (A.-Kh.). — Contribution à l'étude du rôle du facteur hygrométrique dans l'écologie et la biologie des Insectes Xylophages. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LII, 6, pp. 88-95, 3 figs.

1947. — Iablokoff (E.). — Notes éthologiques. *L'Entomologiste*, III, pp. 9-16.

1947. — Iablokoff (A.-Kh.). — Contribution à l'étude du rôle du facteur hygrométrique dans l'écologie et la biologie des Insectes Xilophages. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LII, 6, pp. 88-95.

1948. — Iablokoff (A.-K.). — Notes sur quelques xylophages de la Sainte-Baume. *Bull. Soc. ent. Fr.*, LIII, 1, pp. 6-16.

1928. — Igoschina (K.-N.). — On the ecology and vegetation of two communities of the Kama-flood-plain. *Trav. Inst. Rech. biol. Perm.*, 1, 2-3, pp. 150-164 (en russe avec résumé anglais).

1932. — Ionescu (M.-A.). — Teza. Contributiuni a studiul faunei frunzarului (Pàtura de frunze moarte) de fag. *Institutul de Arte Grafice.*

1901. — Jaccard (P.). — Etude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, XXXVII, 573.

1939. — Jaccard (P.). — Cas particulier concernant le coefficient générique. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, 248-249.

1932. — Jacot (A.-P.).— Evaluation of the Forest Floor population. *Canadian Entomologist*, décembre, pp. 265-266.

1934. — Jacot (A.-P.). — Some Hawaiian Oribatoidea (Acarina). *Bernice P. Bishop Mus. Bull.*, 121.

1936. — Jacot (A.-P.). — Why Study the fauna of the litter ? *Journal of Forestry*, XXXIV, 6, Juin.

1936. — Jacot (A.-P.). —Soil structure and soil biology. *Ecology*, 17, 3, pp. 359-379.

1939. — Jacot (A.-P.). — Reduction of spruce and fir litter by minute animals. *J. For.*, XXXVII, pp. 858-860.

1940. — Jacot (A.-P.). — The fauna of the soil. *Quart. Rev. Biol.*, pp. 28-58.

1898. — Janet (Ch.). — Réaction alcaline des chambres et galeries des nids de fourmis. *C.R. Acad. Sc.*, 127, pp. 130-133.

1941. — Jenny (H.). — Factors of soil formation, a system of quantitative pedology. *New-York*, XII 281 pp.

1939. — Joleaud (L.). — Atlas de Paléobiogéographie. *Lechevalier*, 1939, Paris, pp. 1-22 et pls. I-XCIX avec commentaires.

1934. — Jorgensen (M.). — Ein revidiertes Verzeichnis über grönländische Milben. *Zoologischer Anzeiger*, CVII, 1-2, pp. 40-47.

1934. — Jorgensen (M.). — A quantitative investigation of the microfauna communities of the soil in East Greenland (Prelim. Report). *Medd. Gronland. Kobenhavn.*, 100, 1934, n° 9, pp. 1-39.

1928. — Kaschkarov (D.-N.). — A method of quantitative investigation of the fauna of Vertebrates and of the analysis of the data obtained. *Proc. Russ. Congr. Zool.*, 3, pp. 70-71.

1932. — KENDEIGH (S.-C.). — A study of Merriam's temperature laws. *Wilson. Bull.*, 44, 129.

1927. — KENNEDY (C.-H.). — Some non nervous factors that condition the sensitivy of insects to moisture, temperature, light, and odors. *Annals of the Entom. Soc. of America.*, XX, 1, pp. 87-106.

1928. — KENNEDY (C.-H.). — Evolutionary Level in Relation to geographic, seasonal and diurnal distribution of Insects.*Ecology*, IX, pp. 367-379.

1929. — KENOYER (L.-A.). — General and successive ecology of the lewer tropical rain-forest, Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, X, pp. 201-222.

1920. — KERANEN (J.).— Uber die Temperatur des Bodens und der Schneedecke in Sodankylä. *Ann. Acad. Sci. Fennicae*, 13.

1947. — KIESLING (H.). — Untersuchungen über die Abhängigkeit der Atmung von des Temperatur. *Dissertation Wien.*

1942. — KILLIAN (Ch.). — Sols de Forêt et sols de Savane en Côte-d'Ivoire. *Annales Agronomiques*, 4e *trimest.*, pp. 1-33.

1945. — KILLIAN (Ch.). — Un cas très particulier d'humification au désert due à l'activité des micro-organismes dans le sol des Nebka. *Revue Canadienne de Biologie.*, IV, 1, pp. 3-36.

1947. — KILLIAN (Ch.). — Pédobiologie des Terres Astiennes aux environs d'Alger et des sols rouges qui en dérivent. *Rev. Canad. Biol.*, VI, 1, pp. 94-154.

1947. — KILLIAN (Ch.) et R. SCHNELL. — Contribution à l'étude des formations végétales et des sols humifères correspondants des massifs du Benna et du Fouta-Djallon (Guinée française). *Rev. Canad. Biol.*, VI, 3, pp. 379-435.

1929. — KINNEY (M.). — Effect of forest litter on soil temperature and soil freezing in autumn and winter. *Ecology.*, 10, pp. 312-321.

1936. — KIRSHENBLAT (Ya.-D.) (Leningrad U.) — Fauna of the nests and mammals and Birds (with German Summary). *Voprosy Ekologii i Biotsenologii (Probl. Ecol. and Biol.)*, Leningrad, 3, pp. 47-60.

1939. — KONAKOV (N.-P.) (V. Voronezh). — Methods and techniques for the quantitative determination of the fauna of terrestrial invertebrates of the grass cover. *Voprosy Ekologii, Biotsnologii (Probl. Ecol. and Biol.)*, Leningrad, 4, pp. 5-25.

1948. — KONTKANEN (P.). — On the Restriction of Dominance Groups in Synecological Research on Insects. *Suomen Hyoüteistieteellinen Aikakauskiva*, XIV, 2, pp. 33-56.

1937. — KOSSWIG (C.). — Uber die variabilität bei Hohlentiere (Untersuchungen am *Hypogastrura armata*). *Mt. höhlen Karstforsch.*, 2, pp. 83-87, 1937.

1928. — Krausse (A.). — Collembolen des Waldbodens. *Int. Ent. Ztschr.*, 22, pp. 110-111.

1932. — Krogerus (R.). — Uber die Okologie und Verbreitung der Arthropoden der Triebsandgebiete an den Küsten Finnlande. *Acta Zool. Fennica*, 12, pp. 1-308,, 39 figs., 28 cartes, 31 tableaux et 12 diagram.

1937. — Krogerus (R.). — Mikroklima und Artverteilung. *Acta Soc. pro Fauna et Flora Fenn.*, 60.

1932. — Kseneman (M.). — Collemboles dans les environs des étangs de Lednice. *Travaux scientifiques de la Station biologique des Hautes écoles tchèques de Brno à Lednice.*, XV, pp. 1-34.

1934. — Kseneman (M.). — Sur les espèces du genre *Pseudanurophorus* Stach 1922 et la description d'une espèce nouvelle du même genre de l'Europe Centrale. *Acta Societatis Scien. Natur. Moravicae*, IX, 8, pp. 1-12.

1935. — Kseneman (M.). — Apterygotes dans les environs des étangs de Lednice II. *Zvlàstni otisck z càsopisu Nàrodniho Musea recnik*, CIX, pp. 1-27.

1936. — Kseneman (M.). — Schlüssel zur Bestimmung aller bischer bekannten Arten der gattung *Folsomia* Willem 1902. Annales de l'Acamie *Tchécoslovaque d'Agriculture.*, XI, 2, pp. 210-219.

1936. — Kseneman (M.). — Kukei Beskrilci i Njihovo Znacenje u Kucanstu Prirode. *Prestampano iz « Prirode »*., XXVI, 5, pp. 132-137.

1938. — Kseneman (M.). — Beitrag zur kenntnis der beziehungen der Apterygoten zu den eigenschaften ihrer standorte mit besonderer berüchsichtigung der waldhöden. *Bull. de l'Inst. Nat. Agron. de Brno.*, XXVI, pp. 1-56.

1938. — Kseneman (M.). — Apterygoten aus der Reservation « Pop Ivan » in Karpathenrussland. *Recueil de travaux des Instituts des recherches agronomiques de la République Tchécoslovaque.*, CLII, pp. 449-526.

1938. — Kubiena (W.). — Micropedology. *Collegiate press. Ames Iowa.*

1945. — Kuenen (Dr. D.-J.). — On the ecological significance of two predators of *Metatetranychus ulmi* Koch. *Tijds v. Ent., Feestbundel*, pp. 303-312.

1940. — Kuhnelt (W.). — Aufgaben und Arbetsweise der Okologie der Landtiere. *Der Biologe.*, 9, pp. 108-117.

1943. — Kuhnelt (W.). — Uber die Beziehungen zwischen Tier-und Pflanzengesellschaften. *Biol. Gen. (Vienne).*, 17, (3/4), pp. 566-593.

1944. — Kuhnelt (W.) — Die Litorale Landtierwelt ostalpiner Gewässer. *Intern. Rev. Hydrobiol.*, 43, pp. 430-457.

1945. — Kuhnelt (W.). — Die Leitformenmethode in der Okologie der Landitere. *Biologia generalis.*, XVII, 1/2, pp. 106-146.

1948. — KUHNELT (W.). — Moderne Gesichtspunkte in der Okologie der Tiere Wissenschaft und Weltbild. I. pp. 189-194.

1948. — KUHNELT (W.). — Mikroscopie der Bodentiere. *Zeits. Mikroskopie.*, III., pp. 120-128.

1923. — KUHNHOLTZ-LORDAT (G.). — Les dunes du Golfe du Lion (essai de géographie botanique).

1947. — KUPKA (E.) et B. SCHAERFFENBERG. — Unterchungen über die Köhlensäureresistenz und den Sauerstoffverbrauch bei einiger Boden tieren. *Osterreich. Zool. Zeitsch.*, I (3/4), pp. 345-363.

1933. — LACK (D.). — Habitat selection in Birds. *J. anim. Ecol.*, II, pp. 239.

1936. — LADELL (W.R.S.). — A new apparatus for separating insects and other arthropods from the soil. *Ann. Appl. Biol.*, XXIII, pp. 862-879.

1943. — LAMOTTE (M.). — Premier aperçu sur la faune du Nimba. *Mem. Fac. Sc. Paris. Diplôme d'Et. Supér.*, 845, pp. 1-35.

1946. — LAMOTTE (M.). — Un essai de bionomie quantitative. *Ann. Sc.. Nat. Zool.*, VIII, pp. 195-211.

1947 a. — LAMOTTE (M.). — Recherches écologiques sur le cycle saisonnier d'une savane guinéenne. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, pp. 87-90.

1947 b. — LAMOTTE (M.). — Comparaison bionomique de quelques milieux herbacés guinéens. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, pp. 91-94.

1928. — LANE (M.-C.) et SHIRK (F.-W.). — A soil sifter for subterranean Insect investigations. *J. Ecol. Ent.*, 21, pp. 934.

1940. — LEFEVRE (M.). — Signification et valeur du facteur pH en hydrobiologie. *Bull. Soc. Centr. d'Agricult. et de Pêche.*, 7-12, pp. 50-55.

1942. — LENGENDORF (F.). — Interressante Bodenfunde von Lycoriiden (Sciariden). *Zool. Anz.*, 137, pp. 177-180, 2 figs.

1931. — LEININGEN-WESTERBURG (W.-G.). — Forstwirtschafliche Bodenbearbeitung. Düngung und Einwirkung der Waldvegetation auf den Boden. *Handbuch der Bodenlehre.*, LX.

1947. — LELEUP (N.). — Contribution à l'étude des Arthropodes nidicoles et microcavernicoles. *Bull. Ann. Soc. ent. Belgique*, LXXXIII. pp. 304-343, 3 pl.

1929. — LENGERKEN (H.). — Die Salzkäfer der Nord und Ostseeküste mit Berücksichtigung der angrenzenden Meere sowi des Mittelmeeres des Schwarzen und Kaspischen Meeres. *Z. Wiss. Zool.*, 135, pp. 1-162.

1937. — LEVER (R.J.A.). — A contribution to the ecology of a grassland community on Guadalcanal Island, British Solomon Islands protectorate. *Journ. animal ecology.*, VI, 2, pp. 291-297, 4 figs, 1 pl.

1928. — Lignau (N.-G.). — Contribution to the methods of a quantitative exploration of the terrestrial fauna. *Proc.Russ. Congr. Zool.*, 3, pp. 77-78.

1933. — Lindquist (A.-W.).— Amounts of Dung Buried and Soil Excavated by certain Coprini (Scarabeidae). *Journ. Kansas Ent. Soc.*, 6, pp. 109-123.

1925. — Lipin (A.-N.). — Uber die quantitative Methodik bei der Berechmung von Bodenorganismen. *Russ. Hydrobiol. Zh.*, 4, pp. 50-53.

1934. — Lotka (A.-J.). — Théorie Analytique des Associations Biologiques. *Actualités scientifiques et industrielles*, N° 187, pp. 1-45.

1937. — Luedicke (M.) et W. Madel.— Biozönotische Studien in der Griechischen immergrünen Region. *Zool. Jahrb. System*, Vol. 69, p. 277.

1943. — Lyford (W.-H. Jr.). — The Palatability of freshly fallen forest tree leaves to millipeds. *Ecology*, 24, (2), pp. 252-261, 1 fig.

1907. — Mac Atee (W.-L.). — Census of four square feet. *Science, N. S.*, XXVI, 666, pp. 447-449.

1907. — Mac Atee (W.-L.). — The « Census of four square feet » concerning Nathan Banks's recent notice. *Science, N.S.*, XXVI, pp. 833-834.

1926. — Mac Colloch (I.-W.). —The role of insects in soil deterioration. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, 18, pp. 143-150.

1935. — Machura (L.). — Okologische Studien im Salzlackengebiet des Neusiedlersees, mit besonderer Berücksichtigung der Halophilen Coleopteren und Rhynchotenarten. *Z. Wiss. Zool.*, 146, pp. 555-590.

1932. — Mac Lagan (D.-S.). — An ecological study of the lucerne flea (*Sminthurus viridis* Linn.). *Bull. Ent. Res.*, 23, 101 et 151.

1933. — Mac Lagen (S.). — The ecological significance of soil reaction (pH value) in relation to terrestrial animals. *Proc. R. Phys. Soc. Edinburgh.*, XXII, pp. 107-122.

1924. — Mac Namara (Ch.). — The food of Collembola. *Canad. Ent.*, 66.

1930. — Mail (A.-G.). — Winter soil temperatures and their relation to subterranean insect survival. *Journ. Agric. research.*, 41, pp. 571-592.

1928. — Maillefer. — Les courbes de Willis : Répartition des espèces dans les genres de différente étendue. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, 56, pp. 617.

1929. — Maillefer. — Le coefficient générique de P. Jaccard et sa signication. *Mém. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, 19, 111, 4, pp. 113-181.

1884. — Man (J.-C. de). — Die frei in der reinen Ere und im süssen Wasser lebenden Nematoden der niederländischen fauna. *Leyden.*

1948. — MANGENOT (G.), J. MIEGE, G. AUBERT. — Les éléments floristiques de la Basse Côte-d'Ivoire et leur répartition. *C.R. Somm. Soc. Biogeog.*, 214, pp. 30-34.

1934. — MARCHANT (E.-H.-J.). — The estimated number of nems in the soils of Manitoba. *Canadian J. Res.*, 11, pp. 594-601.

1915. — MATTHEW (W.-D.). — Climate and Evolution. *New-York Acad. Sc., V.*, pp. 171-318, figs,*Ann. N.-Y. Acad. Sc.*, XXIV, pp. 198-896.

1944. — MAYR (E.). — Systematic and the origin of species from the view point of a Zoologist. *Columbia biological serie.*, XIII, *Col. Univ. Press. N.-Y.*, 2e edition.

1930. — MELIN (E.). — Biological decomposition of some types of litter from North American forests. *Ecology*, 11, pp. 72-101.

1939. — MELLANBY (K.). — Low temperature and Insect activity. *P.R. Soc. London* (B) 127 (849), pp. 473-487.

1935. — MELNICHENKO (A.-N.) — (Periodic appearance of Collembola on the snow). *Voprosy Ekologii, Biotsenologii*, 2, pp. 210-220.

1921. — MICOLETZKY (H.). — Die Freilebenden Erd-Nematoden. *Arch. f. Naturges.*, 87.

1927. — MILLARD (W.-A.) et C.B. TAYLOR. — Antagonism of microorganisms as the controlling factor in the inhibition of scab by green manuring. *Ann. Appl. Biol.*, 14, pp. 202-215.

1939. — MILLER (M.-A.). — Comparative Ecological studies on the terrestrial isopod crustacea of the San-Francisco Bay region. *Univer. of California, Publ. in Zool.*, XLIII, 7, pp. 113-142.

1938. — MILNE (G.). — *Annual Report East African agric. Res. Station, Amani*, 1937, 17.

1883. — MÖBIUS (K.). — The Oyster and Oyster-culture. *U.S. Comm. Fish and fisheries.*, VIII, (1880), pp. 683-747.

1919. — MONARD (A.). — La faune profonde du lac de Neuchâtel. *Bull. Soc. Neuchâtel Sc. Nat.*, 44, pp. 65-236.

1920. — MORRIS (H.-M.). — Observations on insect fauna of permanent pasture in Cheshire. *Ann. Appl. Biol.*, 7, pp. 141-155.

1922. — MORRIS (H.-M.). — The insect and other invertebrate fauna of arable land at Rothamstedt. I. *Ann. Appl. Biol. Cambridge.*, 9, 282, p. 197.

1922. — MORRIS (H.-M.). — On a method of separating Insects and other Arthropods from Soil. *Bull. Ent. Research*, 13, 197.

1947. — MORZER BRUIJNS (M.-F.). — On biotie communities. *Station internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine, Montpellier*, 96, pp. 1-59.

1898. — Motter (M.-G.). — A contribution to the study of the fauna of the grave. A study of one hundred and fifty desinterments with some additional experimental observation. *Journ. N.-Y. Ent. Soc.*, VI, pp. 201-231.

1946. — Noirot (Ch.) et H. Alliot. — La lutte contre les Termites. *Masson et Cie*, pp. 1-96, 37 figs.

1922. — Noordam (J.) et S.-H. Vaart de Vlieger. — Het Onderzoek naar de Bodem fauna. *Inst. voor toegepast biol. onderzoek in de Nat.*, 11, pp. 1-24.

1937. — Obaton (F.). — Variation de la teneur en eau de la couche arable au cours de l'année. *C.R. Congrès Soc. Sav.*, Sec. Science, XXXVIII, pp. 189-191.

1933. — Ortenburger (A.-J.) et Bird (R.-D.). — The ecology of the western Oklahoma sat plains. *Publ. Univers. Oklahoma*, 5.

1948. — Overgaard (Chr.). — An apparatus for quantitative collecting of Nematodes and Rotatorians from soil and moss. *Natura Jutlandica.*

1946. — Paesler (Fr.). — Beitrag zur Kenntnis der im Dunger lebendem Nematoden. *Osterreichische Zool. Zeitschrift.*, 1, 1-2, pp. 87-128.

1940. — Paulian (R.) et A. Villiers. — Observations écologiques et biogéographiques sur la haute montagne marocaine. *Ann. Soc. Ent. France*, CIX, pp. 89-105.

1943. — Paulian (R.). — Les Coléoptères, formes, moeurs, rôles. *Payot, Bibliothèque Sc. Paris*, pp. 1-396, 164 figs., 14 pl.

1946. — Paulian (R.). — Un nouveau principe d'ordre en systématique. *L'Entomologiste*, II, 3, pp. 102-103.

1947. — Paulian (R.). — Notes éthologiques. *L'Entomologiste*, III, 1, pp. 16-18.

1948. — Paulian (R.). — Notion, limites et importance des niches écologiques. *Rev. fr. ent.*, XV, 3, pp. 161-165.

1930. — Park (O.). — Studies in the ecology of forest Coleoptera. Seral and seasonal succession of Coleoptera in the Chicago area, with observations on certain phases of hibernation and aggregation. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 23, pp. 57-80.

1931. — Park (O.). — Studies in the ecology of forest Coleoptera. II. The relation of certain Coleoptera to plants for food and shelter especially those species associated with fungi in the Chicago area. *Ecology*, 12, pp. 188-207.

1931. — Park (O.), J.S. Lockett et D.J. Myers. — Studies on nocturnal ecology with special reference to climax forest. *Ecology*, 12, pp. 709-727.

1939. — Park (O.). — A laboratory introduction to animal ecology and taxonomy. *Chicago, Univ. Chicago. Press.*, 8, VIII, 382 p. figs.

1939. — Park (Thomas). — Ecology books homeward. Being a review of plant and Animal communities. *Univers. Press., Notre Dame, Indiana*, 255 p.

1935. — Pavillard (J.). — Eléments de Sociologie végétale (Phytosociologie). *Actualités scient. et industr.*, CCLI, pp. 1-96.

1927. — Pearse (A.-S.).— The migration of animals from the Ocean into freshwater and land habitats. *The American Natur.*, LXI, pp. 466-476.

1936. — Pearse (A.-S.) —The migrations of animals from sea to land. *Duke Univers. Press., Durham. N.C.*, 176 p.

1943. — Pearse (A.-S.). — Effects of burning over and raking-off litter on certain soil animals in the Duke forest. *Americ. Midland Nat.*, 29, (2), p. 406-424.

1946. — Pearse (A.-S.). —Observation of the microfauna of the Duke forest. *Ecological Monographs*, XVI, pp. 127-150.

1939. — Pearse (A.-S.). — Animal ecology. *Mac Graw Hill.*, 642 p.

1941. — Pendleton (R.-L.). — Some results of Termite activity in Thailand Soils. *Thai Sc. Bull.*, III, 2, pp. 29-53, 13 pl.

1942. — Pendleton (R.-L.). — Importance of Termites in modifying certain Thailand Soils. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, XXXIV, 4, pp. 340-344.

1932. — Peus (F.). — Tierwelt der Moore in *Handbuch der Moorkunde*, 3.

1931. — Peyerimhoff (P. de). — Mission scientifique du Hoggar. Coléoptères. *Mem. Soc. Hist. Nat. Af. du N.*, 2, pp. 1-172.

1948. — Peyerimhoff (P. de). — Mission scientifique du Fezzan (1944-1945). V. Insectes Coléoptères. *Inst. de Recherches Sahariennes de l'Univers. d'Alger.*, pp. 1-84.

1931. — Phillips (J.-F.-V.). — The biotic community. *J. Ecol.*, 19, 1.

1919. — Picard (F.). — Contribution à l'étude du peuplement d'un végétal. La faune entomologique du figuier. *Thèse, série A : 828, n° 1624. Ann. du service des Epiphyties.*

1932. — Picard (F.). — Quelques exemples d'associations animales et remarques sur les fausses biocoenoses. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 71, pp. 6-9.

1933. — Picard (F.). — Les associations ou biocoenoses. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 83, pp. 45-47.

1933. — Picard (F.). — Les phénomènes sociaux chez les animaux. Coll. A. Colin (section de Biologie) n° 158, pp. 1-200.

1940 a. — Pickles (W.). — The effect of ants on the acidity of soils. *Ent. Month. Mag.*, LXXVI, pp. 49-52.

1940 b. — Pickles (W.). — Observations on the soil of the mounds of the mining bee *Andrena armata* Gmel. (*fulva* Shrank). *Ent. Month. Mag.*, LXXVI, pp. 230-231.

1934. — Portères (R.). — Sur un indice de sécheresse dans les régions tropicales forestières. *Bull. Com. et hist. Sc. A.O.F.*, XVII, pp. 653-665.

1928. — Prenant (M.). — Remarques sur les Associations. *C.R. Soc. Biog.*, 36, pp. 22-25.

1933. — Prenant (M.). — Ecologie et physiologie écologique. *C.R. Soc. Biogr.*, 83, pp. 47-48.

1934. — Prenant (M.). — Adaptation, écologie et biocoenotique. *Act. scient. et industr.*, 103, Hermann, 1-59.

1948. — Preston (F.-W.) — The commonness, and rarity of species. *Ecology*, XXIX, 3, pp. 254-283.

1945. — Prevot (A.-R.). — Etude d'une bactérie anaérobie chromogène nouvelle : *Clostridium saturni-rubrum*. *C.R. Séanc. Acad. Sc.*, CCXXIII, pp. 1035-1037.

1947. — Prevot (A.-R.) et J. Zimmes-Chaverou. — Etude d'une nouvelle espèce anaérobie de Côte-d'Ivoire : *Inflabilis Mangenoti* n. sp., *Ann. de l'Inst. Bast.*, LXXIII, pp. 602-603.

1947. — Prevot (A.-R.) et J. Laplanche. — Etude d'une bactérie anaérobie nouvelle de Guinée Française : *Cillobacterium Combesi* n. sp., *Ann. Inst. Pasteur*, LXXIII, pp. 687-688.

1947. — Prevot (A.-R.) et Sansonnens (R.). — Présence de *Clostridium Corallinium* P. et R. au Sénégal. *Ann. Inst. Pasteur*, LXXIII, pp. 1044-5.

1947. — Prevot (A.-R.) et R. Saissac. — Recherches sur la production des phénols par les bactéries anaérobies. *Ann. Inst. Pasteur*, LXXIII, pp. 1125-1130.

1948. — Prevot (A.-R.). — Etude des bactéries anaérobies d'Afrique Occidentale Française (Sénégal, Guinée, Côte-d'Ivoire). *Ann. Inst. Pasteur*, LXXIV, pp. 157-171.

1912. — Racovitza (E.-G.). — Cirolanides (première série). *Biospeologica* XXVII, *Arch. Zool. Exp.*, L, pp. 203-329, pls. XV-XXVIII.

1926. — Rahm (G.). — Die Trockenstarre (Anabiose) der Moostierwelt. *Biol. Zentrabl.*, 46, pp. 475.

1928. — Rahm (G.). — Wie überwintern die in Moos-und Flechtenrasen der Alpinen Region eingefrorenen bryophilen Tiere. *Rev. Suisse, Zool.*, 35, p. 271.

1911. — Ramann (E.).— Regenwürmer und Kleintiere im Deutschen Waldboden. *Internat. Mitt. f. Bodenkundo*, I, pp. 138-164.

1926. — Remy (P.). — Sur la faune aquatique des fissures du sol. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, V, p. 70.

1931. — Remy (P.). — Sur la faune des feuilles mortes et de l'humus. *Congr. Assoc. Franç. Av. Sc. Nancy*, p. 484.

1931. — Remy (P.). — Sur la faune détriticole des forêts. *C.R. Acad. Sc.*, 194, pp. 127-129.

1935. — Remy (P.). — Titres et travaux scientifiques. *Nancy*.

1936. — Reynaud-Beauverie (M.-A.). — Le milieu et la vie en commun des plantes. Notions pratiques de Phytosociologie. *Encycl. Biol.* XIV, pp. 1-237.

Ribbe (C.). — Anleitung zum Sammeln in tropischen Länden. *Stuttgart*, 214 p., 19 figs.

1922. — Romell (L.-G.). — Soil aeration as an ecological factor. *Medd. Statens Skogsförs.*, 19, pp. 125-360.

1931. — Romell (L.-G.) et S. Heiberg. — Types of Humus Layer in the Forests of Northeastern United States. *Ecology*, XII, 3, pp. 567-608.

1932. — Rommel (L.-G.). — Mull and duff as biotic equilibria. *Soil Sc.*, 34, pp. 161-188.

1935 a. — Romell (L.-G.). — An example of Myriapods as Mull Formers. *Ecology*, 16, pp. 67-71.

1935 b. — Rommel (L.-G.). — Ecological Probleme of the Humus Layer in the Forest. *Cornell. Univers. Agric. Exp. Sta. Mem.*, 170, 28 p.

1939. — Romell (L.-G.). — The ecological problem of mycotrophy. *Ecology*, 16, pp. 67-71.

1945. — Ross (D.-M.), J.-H. Stapley et G.-F. Cockbill. — Wireworms population in relation to crop production. I/ A large scale flotation method for extracting wireworms from soil sample and results from a survey of 600 fields. *J. appl. biol.*, XXXII, 2, pp. 148-163.

1947. — Ross (D.-M.-, J.-H. Stapley et G.-F. Cockbill. — Wireworms populations in relation to crop production. II/ Population changes in grassland. *J. appl. biol.*, XXXIV, 1, p. 66.

1947. — Ross (D.-M.), J.-H. Stapley et G.-F. Cockbill. — Wireworms populations in relation to crop production. III/ Populations changes after summer ploughing. *J. appl. biol.*, XXXIV, 1, p. 83.

1947. — Ross (D.-M.), J.-H. Stapley *et* G.-F. Cockbill. — Wireworms populations in relation to crop production. IV/ Population changes during a bare fallow. *J. appl. biol.*. XXXIV, 1, pp. 95-103.

1948. — Ross (D.-M.), J.-H.) Stapley et G.-F. Cockbill. — Wireworms populations in relation to crop production. V/ Compansions between failing and successful flots. *J. appl. biol.*, 2, pp. 193-206.

1916. — Russel (A.-S.- et Appleyard (A.).— The atmosphaere of the soil, its composition and the causes of variation.*J. Agric. Sc.*, 7, pp. 1-49.

1916. — Salisbury (E.-J.). — *Journ. Ecol.*, IV, 83.

1946. — Salmon (J.-T.) — A portable apparatus for the extraction from Leaf mould of Collembola and other Minute Organisms. *Dom. Mus. Rec. in Ent.* Wellington, 1, 2, pp. 13-18, 6 figs.

1927. — Sandon (H.). — The composition and distribution of the Protozoan fauna of the soil. *Edinburgh*, XIII, 237.

1930. — Sawa (R.).— A Preliminary Survey of the Arthropodan fauna of the University farm at Komaba. *Journ. of the Coll. Agric.*, Imper., University Tokio, X, 5, pp. 330-388.

1935. — Scaetta (H.). — Terminologie climatique, bioclimatique et microclimatique. *La Meteorologie*, 11, pp. 342-347.

1937. — Scaetta (H.). — Sur l'évolution et la notion d'âge des sols tropicaux. *A.F.A.S., Sciences*, 15, p. 3-7.

1938. — Scaetta (H.). — Recherches préliminaires de pedo-écologie en A.O.F., I. Sur la genèse et l'évolution des cuirasses latéritiques. *C.R. Soc. Biogr.*, 125, pp. 14-18.

1938. — Scaetta (H.). — Recherches préliminaires de pedo-écologie en A.O.F. II. Rôle des cuirasses latériques dans l'évolution ultérieure des sols sous-jacents. *C.R. Soc. Biogéog.*, 126, pp. 26-29.

1946. — Schaerffenberg (B.). — Poikilosmotische Landtiere. *Osterreich. Zool. Zeitsch.*, 1, (1/2), pp. 176-178.

1926. — Scheerpeltz (O.). — Die verdichtung des Vorkommers subterran lebender Insekten in Quellniveau. *Koleopt. Rundschau, Wien*, 12, pp. 55-63.

1931. — Shelford (V.-E.). — Some concepts of Bioecology. *Ecology*, XII, 3, pp. 455-467.

1935. — Schimper-v. Faber. — Pflanzen-Geographie. *G. Fisher, Iena*, pp. 1-588.

1937. — Schimitschek (E.). — Einfluss der Umwelt auf die Wohndichte der Milben und Collembolen im Boden. *Z. Angew. Ent.*, 24, pp. 216-247.

1939. — Schmidt (G.-A.). — Dégénérescence phylogénétique des modes de développement des organes. *Arch. Zool. Exp.*, LXXXI, pp. 317-370.

1948. — Schnell (R.). — Quelques faits pour une esquisse biogéographique de la forêt dense Ouest-africaine. *C.R. Somm. Soc. Biogéogr.*, 214, pp. 34-38.

1948. — Schnell (R.).) — Note sur la flore montagnarde de l'Ouest-africain. *C.R. Acad. Sc.*, 227, 11, pp. 566-568.

1930. — Schubert (J.). — Das verhalten des Bodens gegen Wärme. *E. Blank. Handl. Bodenlehre*, 6, pp. 342-375.

1933. — Schubert (K.). — Ökologische Studien an Schlesischen Aptezygoten. *Deutsch. Ent. Zeitsch.* Berlin.

1934. — Schubert (K.). — Zur fauna des Wiegschützer Flachmoores bei Kosel in Oberschlesien. *Arch. Hydrobiol.*, 27, p. 524.

1937. — Scott (D.-B.). — Collembola found under the bark of dead trees in California, with descriptions of two new species. *Pan. Pacific. Ent., San Francisco*, 13, pp. 131-135.

1938. — Sekera (F.). — Die Strukturanalyse des Bodens. *Bodenkunde Pflanzenernährung*, 6, pp. 259-288.

1935. — Seltzer (P.). — Etudes Micrométéorologiques en Alsace. *Thèse Strasbourg*, E. 49, pp. 1-57.

1935. — Sgonina (K.). — Eine neue sammelmethode für Collembolen. *Anz. Schädlingskde*, 11.

1937. — Sgonina (K.). — Zum Sammeln von kleinen Bodentieren. *Zool. Anz.*, CXX, 319.

1891. — Shaler. — The origin and Nature of Soils. *Twelfth Ann. Report. U.S. Geol. Survey*, pp. 213-345.

1929. — Shelford (V.-E.). — Laboratory and Field Ecology. *Baltimore*, XII, 608 p.

1927. — Sherbakov (A.-P.) et S.-I. Kuznetzov. — Distribution of the microfauna and microflora in swamps and its dependence on the physico-chemical factors. *Proc. Russ. Congr. Zool.*, 2, pp. 303-304.

1933. — Shibata (K.). — Ecology of subterranean insects ; studies on the physical factors affecting the pupation place of subterranean insects. *Trans. nat. hist. soc. Formosa*, 23, pp. 127-129.

1929. — Shindo (B.). — On seasonal depth distribution of some worms in soil. *J. Col. Agric. Imp. Univers. Tokyo*, 10, pp. 159-171.

1937. — Shiperovich (V.-Ya.). — Soil fauna in different types of forest. *Zool. Zh.*, 16, pp. 301-310.

1930. — Sig Thor. — Beïtrage zur kenntnis der Invertebraten fauna von Svalbard. *Kong. Dept. f. Handel, Sjof. indust.* n° 27, pp. 156, 26 pls.

1937. — Skinner (C.-E.) et Faith Dravis. — A quantitative determination of Chitin Destroying Microorganisms in Soil. *Ecology*, 18, pp. 391-397.

1947. — Sorre (M.). — Le climat écologique de la cuvette congolaise d'après E. Bernard. *C.R. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 214, pp. 28-30.

1928. — Soudek (St.). — Fauna lesni hrabanki (Fauna of the forest soil). *Bull. Ecole sup. d'agr. Brno*, R.C.S. Fac., 8.

1947. — Sperber (I.). — On the mutual influence of closely related species living in the same area. *Zool. Bidrag. Uppsala*, 25, pp. 234-327.

1930. — Stark (V.-N.). — Methods of investigation of the insect fauna of forest soils. I. The importance of the soil strata. *Plant Protection, Leningr.*, 6, pp. 763-772.

1935. — Stehlé (H.). — Essai d'Ecologie et de Géographie botanique. *Flore de la Guadeloupe et dépendances*. I. Basse Terre, pp. 1-281.

1943. — Stehlé (H.). — La végétation muscinale des Antilles françaises et son intérêt dans la valorisation silvicole. *Caribbean Forester*, IV, pp. 164-182.

1945. — Stehlé (H.). — Les conditions écologiques, la végétation et les Ressources agricoles de l'Archipel des Petites Antilles. *Plants and Plant Sc. in Latin Amer.*, Waltam, Mass. U.S.A. Juin, pp. 87-100.

1938. — Strebel (O.). — Wiesen Collembolen ans den Randowbruch (Pommern). *Sonder. aus Dohrniana*, XVII, pp. 113-133.

1948. — Strenzke (K.). — Okologische Studien über die Collembolen gesellschaften feuchter Böden Ost-Holsteins. *Arch. Hydrobiol.*, XLII, pp. 201-203.

1949. — Strenzke (K.). — Die biozonotischen Grundlagen der Bodenzoologie. *Zeit. Pflanz. Düngung, Bodenkunde*, 45, (90), 1-2, pp. 245-262.

1944. — Strickland (A.-H.). — The Arthropod fauna of some tropical soils. *Trop. Agric. (Trinidad)*, 21 (6), pp. 107-114.

1945. — Strickland (A.-H.). — A survey of the Arthropod soil and litter fauna of some forest reserves and cacao states in Trinidad, British West Indies. *J. Anim. Ecol.*, 14, (1), 1-11, 1 fig.

1947. — Strickland (A.-H.). — The soil fauna of two contrasted plots of and in Trinidad, British West Indies. *Journ. Animal. Ecol.*, XVI, 1, pp. 1-10.

1941. — Szent-Ivany (J. von). — Neue Angaben zur kenntnis der Springschwänze (Collembolen) Ungarns. *Folia Ent. Hung.*, 6, pp. 20-27.

1940. — Szent-Ivany (J. von). — Beitrag zur kenntnis de Collembolenfauna der Umgebung von Köszeg. *Dunantuli Szemle*, 7, pp. 424-439.

1931. — Tallon (G.). — La forêt de Genevriers de Phénicie. *Congr. inter. Protection de la Nature*, Paris, pp. 259-265.

1931. — Tallon (G.). — Etude de la forêt de Genevriers de Phénicie, dite Bois des Rièges. *Actes de la Réserve Zool. et Bot. de Camargue, Annexe du Bull. Soc. nat. Acclim.*, 7, pp. 58-64.

1912. — Taylor (W.-P.). — Significance of the biotic community in ecological studies. *Quart. Rev. of Biol.*, 10, pp. 291-307.

1927. — Taylor (W.-P.). — The emergence of the biology of forest and range. *Science*, 66, pp. 184-186.

1930. — Taylor (W.-P.). — Animals, a potent factor in soil formation. *Ecolog.*, 11, pp. 787.

1932. — Taylor (W.-P.) et D.-M. Gorsuch. — A test of some Rodent and Bird influences on western yellow pine reproduction at Fort Valley, Flagstaff, Arizona. *J. Mammal.*, 13, pp. 177-182.

1935. — Taylor (W.-P.). — Some animal relations to soils. *Ecology*, 16, pp. 127-136.

1935. — Taylor (W.-P.). — Significance of the biotic community in ecological studies. *Quart. Rev. Biol.*, 10, pp. 291-307.

1928. — Tchetyrkina (J.-A.). — The distribution of Lumbricidae in the soil of Troitzkaia steppe. *Proc. Russ. Congr. Zool.*, 3, pp. 93-94.

1920. — Thienemann (A.). — Die Grundlagen der Bioconotik und Monards faunistische Principien. *Festschrift. Zschokke*, Basel, 4.

1939. — Thomas (C.-A.). — The animal associated with edible Fungi. *J. N. York. Ent. Soc.*, 47, (1), pp. 11-37.

1924. — Thompson. — The soil population. An investigation of the biology of the soil in certain districts of Aberystwyth. *Ann. appl. Biol.*, 11, 349-394.

1945. — Thorpe (W.-H.). — The Evolutionary significance of habitat selection. *J. anim. Ecol.*, 14, pp. 67-70.

1946. — Thorson (G.). — Technique and future work in arctic animal ecology .*Meddelelser om Gronland*, 144, 4, pp. 1-40.

1949. — Tischler (W.). — Grundzüge der terrestrichen Tierökologie. *Friedr. Vieweg et Sohn, Braunschweig*, pp. 1-220, 65 figs.

1941. — Toth (L.). — Der darmkanal der Collembolen. *Math. Natur. Anz.*, 60, pp. 663-672.

1933. — Tragardh (I.). — Methods of automatic collecting for studying the fauna of soil. *Bull. Ent. Res.*, 24, pp. 203-214, n° 2.

1934. — Tragardh (I.). — Studies on collection technique in investigations on soil fauna. *Medd. Skogsförsöksanst. Stockh.*, 27, p. 21.

1938. — Tragardh (I.) et V. Butovitsch. — Some forest entomological methods and conceptions. *Bull. ent. res.*, 29, pp. 191-210.

1945. — Trehan (K.-N.). — Some observations on the soil fauna of coton fields at Lyallpur. *Proc. Indian. Acad. Sc.*, Sect. B., 21 (4), pp. 191-201, 3 figs.

1917. — Tullgren (A.). — En enkel apparat för automatiskt vittjande av Sallgods. *Ent. Tidskr.*, XXXVIII, pp. 97-100.

1918. — Tullgren (A.). — Eine sehr einfacher Ausleseapparat für tericole Tierformen. *Zeit. angew. Ent.*, 4, p. 149.

1949. — Turc (L.). — Sur la matière organique du sol fractionnée par densité. *C.R. Acad. Sc.*, CCXXIX, 6, pp. 427-428.

1943. — Tuxen (S.-L.) — Die Zeitliche und räumliche Verteilung der Oribatiden-Fauna (Acar.) bei Maelifell, Nord-Island. *Ent. Medd.*, XXIII, pp. 321-336, 2 pls., 5 tables.

1944. — Tuxen (S.-L.). — The Hot Springs, their Animal Communities and their Zoogeographical significance. *The Zool. of. Iceland*, 1, part. 2, pp. 1-206.

1931. — Van Zwaluwenburg (R.-H.). — The soil fauna of sugar cane fields in : Williams F.X. *Handbook of the insects and other invertebrates of Havaiian sugar cane fields. Honolulu*, pp. 339-359.

1913. — Vestal (A.-G.) — An associational study of Illinois sand prairie. *Illin. State Lab. Nat. Hist. Bull.*, 10 pp. 1-96.

1945. — Villiers (A.). — Observations complémentaires sur la biocoenose de la Bourdaine. *L'Entomologiste*, 1, 12, pp. 188-189.

1935. — Volterra (V.) et M. Umberto d'Ancona. — Les associations biologiques au point de vue mathématique. *Act. Sc. et Industr.*, CCXLIII, pp. 1-96.

1934. — Volz (P.). — Untersuchungen über Mikroschichtung der fauna von Walböden. *Zool. Jb. Iena. Syst.*, 66, pp. 153-210, 8 figs.

1917. — Waksman (S.-A.). — Is there any fungus flora of the soil. *Soil Sc.*, 3, pp. 565-589.

1931. — Waksman (S.-A.). — Principles of soil microbiology. II. *Baillière, Tindall et Cox*, Londres.

1932. — Waksman (S.-A.). — Principles of soil microbiology. *Baltimore*, XIX, pp. 894.

1938. — Waksman (S.-A.). — Humus, origin. chemical composition and importance in Nature. *Baltimore.*

1938. — Waksman (S.-A.). — Soil microbiology, Approaches and accomplishments. *Ann. Inst. Cercetari Agron. Roman*, 10, pp. 3-14.

1948. — Wautier (J.). — Le filtre lent à sable, milieu biologique. *Zeitsch Hydrologie.*, X, 4, pp. 1-16.

1949. — Vautier (J.). — Biocoenotiqre. *Bull. Soc. Linn. Lyon.*, XVIII, 4-5, pp. 76-80, 90-95.

1924. — Weese (A.-O.). — Animal ecology of an Illinois Elm-maple forest. *Ill. Biol. Monogr.*, 9, Urbana. Ill., 9, (4), 93 p.

1946. — Weindling (R.). — Microbial antagonism and disease control. *Soil. Science*, 61, 1, pp. 23-30.

1932. — White (W.). — A method of estimating groundwater supplies based on discharge by plants and evaporation from soil Results of Investigations in Escalante Valley, Utah. *U.S. Geol. Surv. Water Supply.*, paper 659 (A), pp. 1-105.

1946. — Wilde (S.-A.). — Forest soils and forest growth. *A new serie of plants Sc. books, Chron. Botanica*, XVIII, pp. 1-241.

1911. — Willey (A.). — Convergence in evolution. London.

1943. — Williams (C.-B.). — Area and Number of Species. *Nature*, Vol. 152, p. 264.

1944. — Williams (C.-B.). — The Numbers of publications written by Biologists. *Ann. Eugenics.*, Vol. 12, 2, pp. 143-146.

1944. — Williams (C.-B.). — Some applications of the logarithmie series and the Index of Diversity to ecological problems. *J. ecol.* XXXII, pp. 1-44.

1947. — Williams (C.-B.). — The generic relation of species in small ecological communities. *Jour. anim. ecol.*, XVI, 1, pp. 11-18.

1947. — Williams (C.-B.). — The logarithmic series and the comparison of Island floras. *Proceed. Linn. Soc. London*, Session 158, pp. 104-110.

1947. — Williams (C.-B.). — The logarithmic series and its application to biological problems. *J. ecol.*, 34, pp. 253-272.

1949. — Williams (C.-B.). — Jaccard's Generic Coefficient and Coefficient of Floral Community in relation to the logarithmic series and the index of Diversity. *Ann. Botany.* N.S., XIII, 49, pp. 53-58.

1942. — Williams (Eliot C. Jr.). — An ecological study of the floor fauna of the Panama Rain-forest. *Bull. Chicago Acad. Sc.*, VI, (4), pp. 63-124.

1922. — Willis (J.-C.). — Age and area, a study in geographical distribution and origin of species. *Cambridge.*

1924. — Winogradsky (S.-N.). — Sur la microflore autochtone de la terre arable. *C.R. Acad. Sc.* 178, pp. 1236-1239.

1924. — Winogradsky (S.-N.). — Sur l'étude de l'anaerobiose dans la terre arable. *C.R. Acad. Sc.*, 179, pp. 861-863.

1925. — Winogradsky (S.-N.). — Etude sur la microbiologie du sol. I, Sur la méthode. *Ann. Inst. Pasteur*, 39, pp. 299-354.

1926. — Winogradsky (S.-N.). — Sur la décomposition de la cellulose dans le sol. *C.R. Acad. Sc.*, 183, pp. 691-694.

1927. — Winogradsky (S.-N.). — Recherches sur la dégradation de la cellulose dans le sol. *C.R. Acad. Sc.*, 184, pp. 493-496.

1927. — Winogradsky (S.-N.). — Principes de microbiologie du sol. *Ann. Inst. Pasteur*, 41, pp. 1126-1138.

1928. — Winogradsky (S.-N.). — Sur l'oxydation de la cellulose dans le sol. *C.R. Acad. Sc.*, 187, pp. 326-329.

1929. — Winogradsky (S.-N.). — Etudes sur la microbiologie du sol. IV. Sur la dégradation de la cellulose dans le sol. *Ann. Inst. Pasteur*, 43, pp. 549-633.

1932. — Winogradsky (S.-N.). — Etude sur la microbiologie du sol. VI. Sur la synthèse de l'Ammoniaque par les azotobacter du sol. *Ann. Inst. Pasteur*, 48, pp. 269-309.

1938. — Winogradsky (N.-S.). — La microbiologie oecologique. *Cong. Microbiol. Langue franç.*, 1, pp. 1-25.

1941. — Winogradsky (S.-N.). — Etude sur la microbiologie du sol. X. Sur la synthèse enzymatique de l'ammoniaque dans le sol et les eaux. *Ann. Inst. Pasteur*, 66, pp. 97-128.

1934. — Wisniewsky (J.). — Recherches écologiques sur le Psammon, *Arch. Hydrobiol. Rybact*, VIII.

1934. — Wisniewsky (J.). — Les Rotifères psammiques. *Ann. Mus. Zool. polon.*, X.

1935 et 1936. — Wisniewsky (J.). — Notes sur le psammon II, III, IV, V. *Arch. Hydrobiol. Rybact.*, IX, 1935 et X, 1936.

1937. — Wisniewsky (J.). — Différenciation écologique des Rotifères dans le psammon d'eau douce. *Ann. Mus. Zool. pol.*, XIII.

1947. — Wittasek (S.). — Okologische Untersuchungen an kleinarthropoden von Verlandungsböden. *Dissertation Wien.*

1925. — Wladimirsky (A.-P.). — Ergebnisse quantitativer Zählungen der Fauna an einzelnen Pflanzen. I. Quantitativen Zählungen der auf den Biättern der Baüme lebenden Tierwelt. *Trav. Soc. Nat. Leningrad*, LV, 2, pp. 111-130, texte allemand pp. 131-136, 4 figs.

1928. — Wladimirsky (A.-P.). — Versuch einer quantitativen Zählung der Beerenfauna (Materialen zu einer quantitativen Zählung der Fruchtfauna). *Zeitschr. Morph. Okol. Tiere*, 11, p. 235.

1904. — Woeikof (A.). — Probleme der Bodentemperatur. Typen ihrer vertikalen Verbreitung Verhältnis zur Luftemperatur. *Met. Ztschr.*

1933. — Woodbury (A.-M.).— Biotic relationships of Zion Canyon, Utah, with special reference to succession. A survey of the Ecological, Botanical and Zoological Interrelationships within a part of Zion National Park, Utah. *Ecological Monographs.*, III, 2, pp. 149-245.

1927. — Znamenskii (A.-V.). — Instructions for carrying out observations on the entomofauna of the soil. *Trans. Poltava Agric. Expt. Sta.*, 51, (14), pp. 1-58.

1930. — Zunker (F.). — Das Verhalten der Bodenszum Wasser. *F. Blank Handb. d. Bodenlehre*, 6, pp. 66-220.

Imprimerie DELAVAUD, Saintes (Charente-Maritime)
Dépôt légal : 4me Trimestre 1951 — N° d'édition : 364 — N° d'impression : 107