

LISTE DES ABBREVIATIONS

Cp : concentration des ions phosphates dans la solution du sol

H₂SO₄ : acide sulfurique

P : phosphore

Pr : phosphore diffusible

Pt : phosphore total

NaOH : soude

NaOH-Pt : phosphore total extractible à la soude

NaOH-Po : phosphore organique extractible à la soude

NaOH-Pi : phosphore inorganique extractible à la soude

p-NPP : para-nitrophényl phosphate

p-NP : para-nitrophénol

CEA : capacité d'échange anionique

LISTE DES FIGURES

Figure1: Formes de phosphore et processus impliqués dans la dynamique de phosphore dans le sol	6
Figure 2: Un modèle conceptuel simplifié du renouvellement d'apport de phosphore organique d'origine végétal et microbien dans le sol (Turner et Haygarht, 2005).....	9
Figure 3 : Effets des structures et des processus (interne et externe) de la drilosphère sur la matière organique du sol et l'activité microbienne à différentes échelles spatiales et temporelles (tiré de Brown et al., 2000)	14
Figure 4 : Schéma récapitulatif de l'expérimentation avec les vers de terre et échantillons obtenus.....	22
Figure 5 : Cinétique de diffusion d'ions phosphates dans les différents types d'échantillons de Lazaina	34
Figure 6: cinétique de diffusion des ions phosphates dans les différents échantillons d'Andranomanelatra	36
Figure 7: Comparaison de la cinétique de diffusions des ions phosphates entre les échantillons D0 des deux sites.....	36

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Teneurs moyennes en phosphore total ($\mu\text{g/g}$) des 5 types d'échantillons dans les deux types de sol.	27
Tableau 2 : Teneurs moyennes en NaOH-Pt ($\mu\text{g/g}$) et pourcentage de NaOH-Pt par rapport au phosphore total pour les échantillons de Lazaina.....	28
Tableau 3 : Teneurs moyennes en NaOH-Pt ($\mu\text{g/g}$) et pourcentage de NaOH-Pt par rapport au phosphore total pour les échantillons d'Andranomanelatra.....	29
Tableau 4 : Teneurs moyennes en NaOH-P organique et inorganique ($\mu\text{g/g}$) des 5 types d'échantillons de Lazaina	30
Tableau 5 : Teneurs moyennes en NaOH-P organique et inorganique ($\mu\text{g/g}$) des 5 types d'échantillons d'Andranomanelatra	31
Tableau 6: Teneurs moyennes d'activité phosphatasique exprimées en <i>p</i> -NP libéré durant l'incubation ($\mu\text{g/g/h}$).....	32
Tableau 7: Valeurs moyennes de Cp ou concentration des ions phosphates en solution ($\mu\text{g/ml}$) et Pr ou quantité des ions phosphates transférés entre la phase solide et la phase liquide ($\mu\text{g/g}$) en fonction du temps de dilution isotopique (4, 40 et 425 mn) des échantillons de Lazaina.	33
Tableau 8: Valeurs moyennes de Cp ou concentration des ions phosphates en solution ($\mu\text{g/ml}$) et Pr ou quantité des ions phosphates transférés entre la phase solide et la phase liquide ($\mu\text{g/g}$) en fonction du temps de dilution isotopique (4, 40 et 425 mn) des échantillons d'Andranomanelatra.	35

LISTE DES PHOTOS

- Photo 1 : *Pontoscolex corethrurus* (Crédit photo : E. Blanchart).....12
- Photo 2 : Formation de galerie en profondeur dans le sol. La galerie est partiellement remplie par des turricules et colonisée par des racines (Crédit photo P. Lavelle).....16
- Photo 3 : Agrégation du sol en surface par les turricules (Th. Decaëns).....18

LISTE DES ANNEXES

- Annexe 1 : Démarche expérimentale de l'élevage des vers de terre et mode de prélèvement des échantillons.....47

TABLE DES MATIERES

1 INTRODUCTION.....	1
1.1 Contexte général de l'étude et problématique	1
1.2 Objectif.....	3
1.3 Importance de l'étude et cadre institutionnel.....	3
2 BASES SCIENTIFIQUES.....	5
2.1 Caractéristiques générales des sols ferrallitiques	5
2.2 Le phosphore dans le système sol-plante	5
2.2.1 Rôles du phosphore pour les végétaux.....	5
2.2.2 Les formes de P dans le sol.....	6
2.3 La macrofaune du sol	10
2.3.1 Définition	10
2.3.2 Les lombriciens	10
2.3.2.1- Répartition écologique et zones d'influence.....	10
2.3.2.2 Rôles des vers de terre dans le fonctionnement du sol	16
3 MATERIELS ET METHODES	21
3.1 Présentation des échantillons	21
3.1.1 Localisation des sites de prélèvement.....	21
3.1.2 Caractéristiques des sols.....	21
3.1.3 Caractéristiques du ver de terre :	22
3.1.4 Types d'échantillon	22
3.2 Méthodes analytiques.....	23
3.2.1 Détermination du phosphore total	23
3.2.2 Détermination du phosphore extractible à la soude (NaOH-P).....	23
3.2.3 Détermination du potentiel d'activité des phosphatases.....	24

3.2.4 Détermination du phosphore diffusible (échangeable)	24
3.2.5 Analyses statistiques	26
4 RESULTATS	27
4.1 Le phosphore total et le phosphore potentiellement biodisponible	27
4.1.1 Le Phosphore total (Pt).....	27
4.1.2 Phosphore extractible par la soude (NaOH-P).....	28
4.1.2.1 Phosphore total extractible par la soude (NaOH-Pt)	28
4.1.2.2 Le phosphore inorganique et organique extractible par la soude (NaOH-Pi & NaOH-Po).....	30
4.2 Détermination de l'activité phosphatasique.....	31
4.3 Le Phosphore diffusible	32
5 DISCUSSION.....	37
5.1 Discussion des résultats.....	37
5.1.1 Etat de la fertilité phosphatée des sols ferrallitiques des « Tanety » malgaches.....	37
5.1.2 Effet des vers de terre sur la biodisponibilité du phosphore dans le sol	38
5.2 Limites du travail.....	40
5.3 Intérêt agronomique de l'étude	41
6 CONCLUSION	42
7 BIBLIOGRAPHIE	43
8 ANNEXES.....	47

1 INTRODUCTION

1.1 Contexte général de l'étude et problématique

Selon Minten et Razafindraibe (2003), environ 40% des terres d'une exploitation agricole malgache constituent les bas-fonds. Le reste est formé par des Tanety (collines). La forte pression sur les terres cultivables des bas fonds ainsi que la grande nécessité d'augmenter la production obligent les paysans malgaches à exploiter de plus en plus les sols ferrallitiques des « tanety ». Les sols ferrallitiques représentent environ 30 % des sols cultivables à Madagascar et supportent presque la moitié des surfaces actuellement cultivées.

Selon Rabeharisoa et Rasoamampionona (2001), le phosphore, bien que présent en quantité suffisamment élevée, est considéré comme étant l'un des principaux facteurs limitant la production agricole sur ces sols. Les formes de phosphore directement assimilables par les plantes sont présentes à de très faibles concentrations dans la solution du sol. La plus grande majorité du phosphore prélevée par les plantes est sous forme d'ions orthophosphates. En ce qui concerne les sols ferrallitiques malgaches, la concentration de ces ions dans la solution du sol se trouvent parmi les plus faibles au monde : de 0,005 à 0,05 mg /l (Rabeharisoa, 2004). Ces ions sont pour la plupart localisés sur la phase solide, où ils sont associés à des cations, à des oxydes et hydroxydes métalliques, aux argiles. En effet, les sols ferrallitiques malgaches se caractérisent surtout par une importante capacité de rétention en ions orthophosphates. Cela est dû à la forte capacité de fixation par les oxydes et hydroxydes de fer et d'aluminium, soit par adsorption soit par précipitation. Les ions orthophosphates ne sont par conséquent mis à la portée des végétaux qu'après leur libération dans la solution du sol au contact de la rhizosphère (Hocking et al, 1999). D'autre part, le phosphore peut se localiser à l'intérieur des organismes vivants ou morts. Pour être libéré et prélevé par les plantes, ce phosphore organique doit d'abord être hydrolysé par des enzymes de la famille des phosphatases, produites par les racines et les microorganismes du sol (Richardson et al, 2001). L'une des stratégies pour augmenter la productivité des sols ferrallitiques malgaches est alors d'accroître la biodisponibilité du phosphore pour les plantes. Cette biodisponibilité du phosphore est principalement contrôlée par les

équilibres entre les réactions de précipitation-dissolution, adsorption-désorption, et par la minéralisation.

Le sol constitue un milieu particulièrement favorable à la vie ; permettant le développement d'une grande diversité d'organismes (Diehl, 1975). Dans les écosystèmes cultivés, ces organismes, notamment les vers de terre contribuent largement à l'amélioration et au maintien de la fertilité des sols. Non seulement ces vers sont reconnus pour améliorer les caractéristiques physiques du sol, mais ils ont également des impacts sur leurs caractéristiques chimiques (Barois *et al*, 1999). En ingérant le sol et/ou les matières organiques, les vers de terre permettent la restructuration du sol. Cette restructuration se réalise durant et après le passage du sol et/ou des matières organiques par le transit intestinal. Barois *et al* (1993) qualifie cette restructuration de « régénération », laquelle semble avoir des influences sur la biodisponibilité du phosphore dans le sol. En 1993, en étudiant l'effet de la digestion d'un vertisol par des vers de terre endogés dans le Sud-est de l'île de la Martinique, Brossard *et al* ont montré que les teneurs en phosphates extractibles étaient plus élevées de 43% dans les turricules (déjections des vers) que dans les sols malgré l'absence de différence des teneurs en phosphore total. En 1998, les travaux de Chapuis-Lardy *et al* sur l'influence du ver de terre *Pontoscolex corethrurus* sur la biodisponibilité du phosphore dans les sols ferrallitiques d'Amazonie péruvienne ont abouti à des résultats similaires. Ces auteurs ont constaté que les turricules de ce ver contiennent plus de phosphore inorganique que de phosphore organique après passage dans l'intestin et que là aussi par rapport aux sols non ingérés, les teneurs en phosphore total restent inchangées. Contrairement à ces observations, Kuczak *et al* (2006), en travaillant sur les sols ferrallitiques du Brésil, ont montré que les turricules contenaient plus de P total, notamment sous forme labile, que le sol environnant.

Aucune étude sur l'impact des vers de terre sur la fertilité phosphatée n'a encore été effectuée sur les sols ferrallitiques de Madagascar.

La présente étude ambitionne de combler ce manque. L'espèce de vers de terre étudiée est le *Pontoscolex corethrurus*. C'est une espèce endogée présente naturellement dans les sols ferrallitiques tropicaux. Les sols considérés sont ceux des Hautes Terres malgaches. La problématique à laquelle on essayera de répondre est la suivante: « Les vers de terre affectent-ils la fertilité phosphatée de ces sols ferrallitiques malgaches ? »

1.2 Objectif

L'objectif de l'étude est d'évaluer au travers d'une expérimentation au laboratoire (mésocosme) l'impact des vers de terre sur la biodisponibilité du phosphore de sols ferrallitiques malgaches.

Il s'agit, plus spécifiquement, de déterminer les effets des vers sur le statut phosphaté des sols étudiés (i) en comparant les teneurs respectives des différentes formes de phosphore dans les turricules, le sols non ingéré et le sol de contrôle c'est-à-dire non incubé, (ii) en appréciant l'éventuelle augmentation du phosphore biodisponible après ingestion des sols par les vers de terre, (iii) en quantifiant la teneur en phosphore diffusible en fonction du temps, et enfin (iv) en évaluant leur influence sur les activités microbiennes, par la mesure des activités enzymatiques permettant la minéralisation du phosphore organique (phosphatases).

Deux hypothèses seront testées:

- 1) les vers de terre exercent une influence positive sur la biodisponibilité du phosphore dans le sol
- 2) les vers de terre affectent le statut phosphaté du sol en faisant varier les proportions relatives des différentes formes de phosphore.

1.3 Importance de l'étude et cadre institutionnel

Du point de vue scientifique, les résultats de ce travail apporteront des informations supplémentaires sur les enseignements acquis jusqu'à présent quant aux effets des vers de terre sur l'état du phosphore dans le sol. Dans cette optique, ce travail pourrait non seulement participer à l'amélioration des connaissances générales sur la question mais aiderait également à la compréhension des caractéristiques des sols ferrallitiques malgaches, notamment en caractérisant le compartiment organique et son potentiel de minéralisation.

Du point de vue appliqué, l'étude pourrait ouvrir une nouvelle voie à la recherche sur l'amélioration de biodisponibilité du phosphore dans les sols ferrallitiques des « tanety » malgaches. Elle permet de démontrer dans le contexte malgache l'intérêt

des vers de terre dans l'amélioration des propriétés chimiques de ces sols.

La présente étude prend la suite d'une expérimentation sur l'influence des vers de terre sur l'émission de CO₂ et N₂O issus de sols malgaches et s'inscrit dans un programme de recherche associant le Laboratoire des RadioIsotope (LRI) et l'Unité de Recherche SeqBio (Séquestration du Carbone et Biofonctionnement des sols) de l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD).

2 BASES SCIENTIFIQUES

2.1 *Caractéristiques générales des sols ferrallitiques*

Les sols ferrallitiques représentent plus de 19 % de la surface de la terre et se développent sous un climat sub-tropical et tropical humide (Bohn, 1982). Ce sont des sols acides, profonds, caractérisés par des accumulations de fer et d'aluminium, généralement pauvres en matières organiques avec une faible capacité d'échange et carencés en phosphore. L'évolution pédologique a conduit à la formation d'argiles à kaolinite, d'oxydes et hydroxydes de fer (goethite, hématite), d'aluminium (gibbsite) et de silice (amorphes ou cristallisés). Ces minéraux sont dotés de surface spécifique élevée, d'une grande réactivité due à leur petite taille et leurs propriétés de dispersion ou de floculation. Dans les sols ferrallitiques, les réactions de rétention du groupement orthophosphate sont donc importantes. Elles sont dues à la fixation par les oxydes et hydroxydes de fer et d'aluminium, soit par adsorption lorsque la concentration en phosphore est faible voire par précipitation à plus forte concentration de phosphore.

Les sols ferrallitiques des hautes terres malgaches sont caractérisés par une forte proportion en argile kaolinite et en gibbsite. La fertilité de ces sols est également contrôlée par la toxicité aluminique résultant de la présence d'une teneur élevée en aluminium phytodisponible. A Madagascar, à cause de leurs propriétés physico-chimiques, les sols ferrallitiques supportent des cultures souvent caractérisées par des rendements et des productivités de travail très faibles.

2.2 *Le phosphore dans le système sol-plante*

2.2.1 *Rôles du phosphore pour les végétaux*

Représentant environ 0,5 à 1% de la matière sèche végétale, le phosphore est présent dans les tissus végétaux sous forme d'ions phosphates souvent associés dans des composés organiques. Environ 2/3 du phosphore absorbé par la plante se retrouvent en

général dans les graines à la récolte (Castillon, 2005), les organes végétatifs recèlent une teneur nettement plus faible.

Chez les végétaux, comme chez tous les organismes vivants, le phosphore est un nutriment majeur. Il joue un rôle essentiel dans de nombreux processus biologiques entre autres la croissance, la photosynthèse, la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique... (Marschner, 1995). Il entre dans la composition des acides nucléiques donc dans la composition de l'ADN ainsi que de l'ARN. Il est aussi impliqué dans les transferts d'énergie à l'intérieur des cellules par l'intermédiaire de molécules telles que l'ATP.

2.2.2 Les formes de P dans le sol

Le phosphore du sol se trouve soit sous forme organique soit sous forme minérale. Il peut également se présenter soit sous forme échangeable soit sous forme non échangeable soit sous forme dissous (Figure 1).

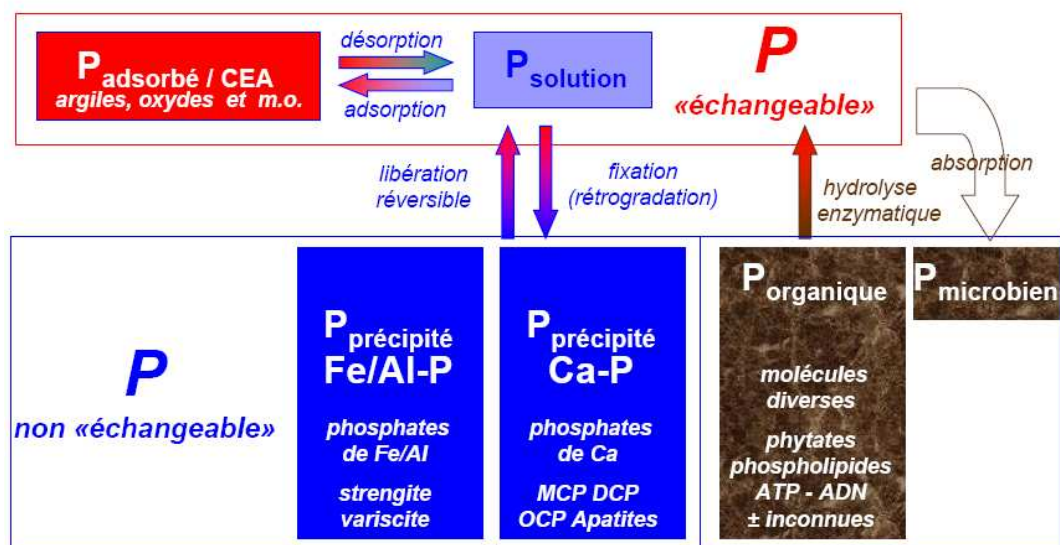


Figure 1: Formes de phosphore et processus impliqués dans la dynamique de phosphore dans le sol

a- Phosphore dissous

Le phosphore dans la solution du sol peut se trouver sous différentes formes organiques et minérales. Il peut se présenter à l'état d'ions libres, les ions orthophosphates, formes d'absorption par les plantes. L'anion orthophosphate monovalent (H_2PO_4) et divalent (HPO_4) représentant 50 pour cent des ions orthophosphates à un pH proche de la neutralité (pH 6 à 7). A pH acide (4-6), comme dans les sols ferrallitiques, l'ion H_2PO_4^- représente environ 100 pour cent des ions en solution. Il existe aussi sous forme d'ions complexés, molécules et colloïdes minéraux ou organiques contenant des groupements phosphates. Des composés organiques contenant du phosphate et des polyphosphates ont été identifiés en solution (Morel, 2002).

b- Phosphore inorganique

Dans le sol, la forme minérale du phosphore provient de l'altération de la roche mère et de la minéralisation du phosphore organique. Le sol contient une réserve de phosphore inorganique sous la forme de minéraux phosphatés (apatites) qui libère des phosphates progressivement par dissolution.

Une partie du phosphore inorganique est incluse dans des minéraux phosphatés secondaires tels les phosphates de fer, d'aluminium et de calcium. Ces minéraux sont issus de la précipitation des phosphates avec des cations métalliques. La nature et l'abondance de ces derniers dans la solution du sol, généralement fonction du pH, déterminent le type du minéral formé. La solubilité de ces minéraux dépend également du pH du sol. Celle des phosphates de fer et d'aluminium augmente avec le pH alors que les phosphates de calcium présentent un minimum de solubilité autour du pH 8 (Hinsinger, 2001).

Une autre partie est retenue par des réactions de sorption sur des composés à charge positive comme les argiles, les oxyhydroxydes de fer et d'aluminium. Le pH du sol, la concentration de phosphates en solution et la présence d'anions pouvant entrer en compétition avec le phosphore sur les sites de sorption conditionnent la quantité de phosphore adsorbé. Il existe aussi des complexes de composés humiques avec du fer et d'aluminium qui peuvent fixer du phosphate.

c- Phosphore organique

Les formes organiques représentent 20 à 80 % du phosphore total suivant les types du sol et les pratiques agricoles ; elles regroupent des phosphates d'inositol, mais également des acides nucléiques, des phospholipides,...

Certains de ces composés organiques phosphorés sont associés aux argiles et aux hydroxydes, ou à des composés humifiés les rendant difficilement hydrolysables par les enzymes. D'autres sont immobilisés par des microorganismes, notamment une partie de ceux issus de la dégradation des résidus organiques et du phosphore de la solution du sol.

Cette fraction organique ne peut donc intervenir dans la nutrition des plantes qu'après hydrolyse et libération d'ions orthophosphates. Cette hydrolyse est catalysée par des enzymes appelées *phosphatases*.

Les Phosphatases

Les phosphatases regroupent tous les enzymes qui catalysent l'hydrolyse des esters et des anhydrides de $H_3PO_4^-$. Elles sont activement secrétées par plusieurs plantes et microbes en réponse à la demande de phosphore, ou passivement libérées des cellules en décomposition. Les microbes peuvent produire et libérer une grande quantité de phosphatase extracellulaire due à leur importante biomasse combinée à leur importante activité métabolique et à leur court cycle de vie. Dans le sol, ces enzymes peuvent avoir différentes localisations : dans les cellules vivantes ou mortes, libres dans la solution du sol, ou stabilisées (adsorbés) par les colloïdes du sol. Il est important de noter que ce processus d'adsorption peut fortement affecter le comportement des enzymes, réduisant leur efficacité catalytique et altérant leur cinétique (Boyd et Mortland, 1990).

L'activité phosphatasique est en relation avec les conditions du sol et la végétation. Elle est liée au pH du sol et à son contenu en carbone organique. Elle est affectée par l'humidité et la fertilisation phosphatée du sol. Elle peut donc être influencée par les changements saisonniers, notamment de température et d'humidité du sol.

Il existe 5 grands groupes de phosphatases dans le sol. Mais celles ayant la plus forte activité sont les phosphomonoestérases, responsable de l'hydrolyse des

phosphomonoesters (ou monoesters de phosphate). Ceci s'explique par le fait que les inositol phosphates sont abondants dans le sol et sont les sources primaires de phosphomonoesters. L'accumulation de ces phosphomonoesters résulte de leur forte adsorption sur les colloïdes du sol et leur association avec des protéines et ions métalliques pour former des complexes stables les rendant récalcitrant à l'hydrolyse enzymatique.

Cependant, les apports de phosphore organique frais au sol sont aussi constitués de phospholipides et acides nucléiques dont la dégradation, généralement rapide, nécessite l'intervention de phosphodiesterases.

Les phosphodiesterases et les phosphomonoesterases sont donc toutes les deux nécessaires pour libérer des ions orthophosphates. L'hydrolyse initiale d'un phosphodiester par une phosphodiesterase libère en effet un monoester de phosphate, lequel sera par la suite hydrolysé par une phosphomonoesterase pour libérer de l'orthophosphate pouvant être prélevé par la plante (Figure 2).

Les phosphomonoesterases, appelées improprement et de façon réductrice « phosphatases », sont classées en deux groupes : les phosphatases acides et les phosphatases alcalines. Ce classement tient au fait que ces enzymes trouvent leur maximum d'activité en milieu respectivement acide (pH optimum : 6,5) et alcaline (pH optimum : 11).

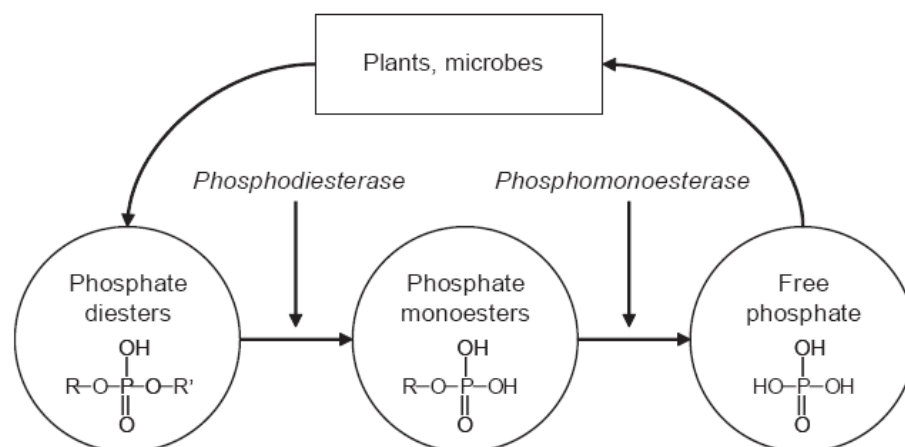


Figure 2: Un modèle conceptuel simplifié du renouvellement d'apport de phosphore organique d'origine végétal et microbien dans le sol (Turner et Haygarht, 2005)

2.3 La macrofaune du sol

2.3.1 Définition

D'une manière générale, Lavelle *et al.* (1991) ; Gobat *et al.* (1998) définissent la faune du sol comme l'ensemble des animaux qui passent une partie de leur cycle biologique dans le sol (faune endogée) ou sur sa surface (faune épigée) dont la majorité intervient dans le « fonctionnement biologique du sol¹ ».

Bachelier (1978) classe la faune du sol en 4 catégories suivant leur taille : dans l'ordre croissant, la microfaune, la mésofaune, la macrofaune et la mégafaune. Selon cette classification, la majorité des vers de terre font partie de la macrofaune du sol. Cette catégorie regroupe en effet les organismes de longueur variant de 4 à 80 cm.

2.3.2 Les lombriciens

Les vers de terre appartiennent dans les embranchements des *Annelides*, classe des *Clitellates*, Ordre des *Oligochètes*.

2.3.2.1- Répartition écologique et zones d'influence

a- Répartition écologique

Les vers de terre ou lombriciens font probablement partie des organismes terrestres les plus anciens. En terme de biomasse, ils dominent la macrofaune du sol dans la plupart des écosystèmes terrestres (Girard *et al.*, 2005). Cependant, l'abondance et la biomasse de leurs communautés dans le sol sont fortement liées aux caractéristiques environnementales locales, qu'elles soient d'origine pédoclimatique ou

¹ La notion de fonctionnement biologique du sol correspond à un système d'interaction entre différents compartiments de la couverture pédologique qui font intervenir un acteur biologique (faune ou micro-organisme ou racine), induisant un certain nombre de fonctions écologiques, agronomiques et environnementales de la couverture pédologique (Girard *et al.*, 2005).

anthropique. La profondeur de la couverture pédologique et son humidité affectent la population des vers dans le sol. Ils sont plus sensibles à la sécheresse qu'à une immersion temporaire. De même pour le pH dont l'optimum est compris entre 4,5 et 10. Une forte acidification des sols, c'est-à-dire un pH inférieur à 4, peut provoquer leur diminution voire leur disparition dans le sol.

En se basant sur les critères morphologiques et physiologiques, Bouché (1972) a classé les lombriciens en 3 catégories écologiques:

- *Les épigés* : de taille comprise entre 1 et 5 cm, ces espèces vivent dans la litière déposée à la surface du sol et s'en nourrissent. Ils ingèrent peu de matière minérale. En fonction de leur régime alimentaire, on peut distinguer plusieurs groupes : les straminicoles (litière), les corticoles (écorce et tronc d'arbre en décomposition, composts et fumier), les détritiphages (déchets organiques divers), les coprophages (déjections de mammifères). Ils sont plus sensibles à la prédation, aux variations climatiques et aux facteurs anthropiques comme le labour des horizons de surface et l'utilisation des produits phytosanitaires. Ils sont donc rarement présents en sols cultivés et sont parfois introduits lors d'épandages de fertilisants organiques.

- *Les anéciques* : Ils se nourrissent de la litière qu'ils prélèvent à la surface et mixent avec des particules du sol. Ils assurent ainsi un mélange intime de la matière organique et de la fraction minérale des différents horizons. Ces espèces évoluent dans tout le profil du sol et creusent principalement des galeries verticales et subverticales. Elles ont la particularité de disposer d'une forte musculature leur permettant de s'adapter à des compacités du sol relativement élevées et de résister aux pressions anthropiques soumises aux sols cultivés. Dans cette catégorie les vers ont une taille variant entre 10 et 110 cm.

- *Les endogées* : de taille variant de 1 à 20 cm, ils sont localisés dans le sol et principalement les 50 premiers centimètres et forment à la fois des galeries verticales et horizontales. Ces espèces se nourrissent de la matière organique plus ou moins dégradée incorporée à la matrice du sol et se déplacent beaucoup pour satisfaire leurs besoins alimentaires. Selon la richesse en matière organique du milieu où évolue ces

organismes, Lavelle (1981) distingue : les oligohumiques, les mésohumiques et les polyhumiques, c'est-à-dire vivant dans des milieux respectivement pauvre, moyennement riche et riche en matière organique.

Les vers de terre endogés sont un composant majeur de la communauté de la faune du sol dans la plupart des écosystèmes naturels des tropiques humides (Lavelle *et al.*, 1992).

L'espèce de vers de terre *Pontoscolex corethrurus* (Muller, 1985) (Photo 1) utilisée dans la présente étude fait partie de cette dernière catégorie écologique. C'est un ver endogé mésohumique originaire du plateau guyanais (Righi, 1984). Il appartient à la famille des *Glossoscolecidae* et présente une distribution pantropicale. C'est un ver non pigmenté, de taille moyenne : 7 à 10 cm de long pour 3 à 4 mm de diamètre. Il vit dans les 10 à 20 cm superficiels du sol. Dans une expérimentation menée en Amazonie péruvienne, la production massive des vers de terre dans un lit de culture contenant des résidus de bois a abouti à plus de 12.000 individus par m² (1,6 – 2,8 kg de poids vif) (Lavelle *et al.*, 1998) et l'inoculation de 40 individus a produit 3.335 individus pesant 830g en 120j (Senapati *et al.*, 1999).



Photo 1 : *Pontoscolex corethrurus* (Crédit photo : E. Blanchart)

C'est une espèce exotique ayant une grande efficacité digestive et des traits démographiques exceptionnels, lui permettant de coloniser rapidement les milieux perturbés d'où les vers de terres indigènes ont disparus (Lavelle et Pashanasi, 1989). La transformation de forêt en pâturage en Amazonie péruvienne a montré ce fait (Desjardins *et al.*, 2000). La conversion a modifié la composition et la biomasse de la faune du sol et conduit à une perte de diversité. Les espèces anéciques et épigées, dominant sous forêt, ont diminué fortement sous pâturage et ce sont les espèces endogées qui sont devenues dominantes, notamment *P. corethrurus* qui a constitué jusqu'à 95% de la biomasse totale de la faune du sol après conversion en pâturage. *P. corethrurus* a une distribution très répandue et une grande aptitude à s'adapter à des environnements très variés. Il s'adapte notamment bien à des conditions de culture.

b- Zone d'influence

A cause de la forte contribution aux taux de renouvellement du sol, les vers de terre sont d'importance spéciale pour le cycle des nutriments, la structure du sol et les processus de transfert de matières (Buck *et al.*, 1999). Ils sont qualifiés d'« *ingénieur du sol*² ».

Les peuplements de vers de terre ont la particularité de présenter une diversité fonctionnelle importante et relativement bien caractérisée sur le plan écologique et biologique. Leur effet sur le fonctionnement des sols dépend des interactions avec les facteurs biotiques et abiotiques, à différentes échelles spatiales et temporelles (Lavelle *et al.*, 1998)(Figure3).

² Par définition, les « ingénieurs de l'écosystème » sont des organismes qui directement ou indirectement modifient la disponibilité des ressources pour d'autres espèces en causant des changements d'état physique sur les matériaux biotiques et abiotiques (Jones *et al.*, 1994).

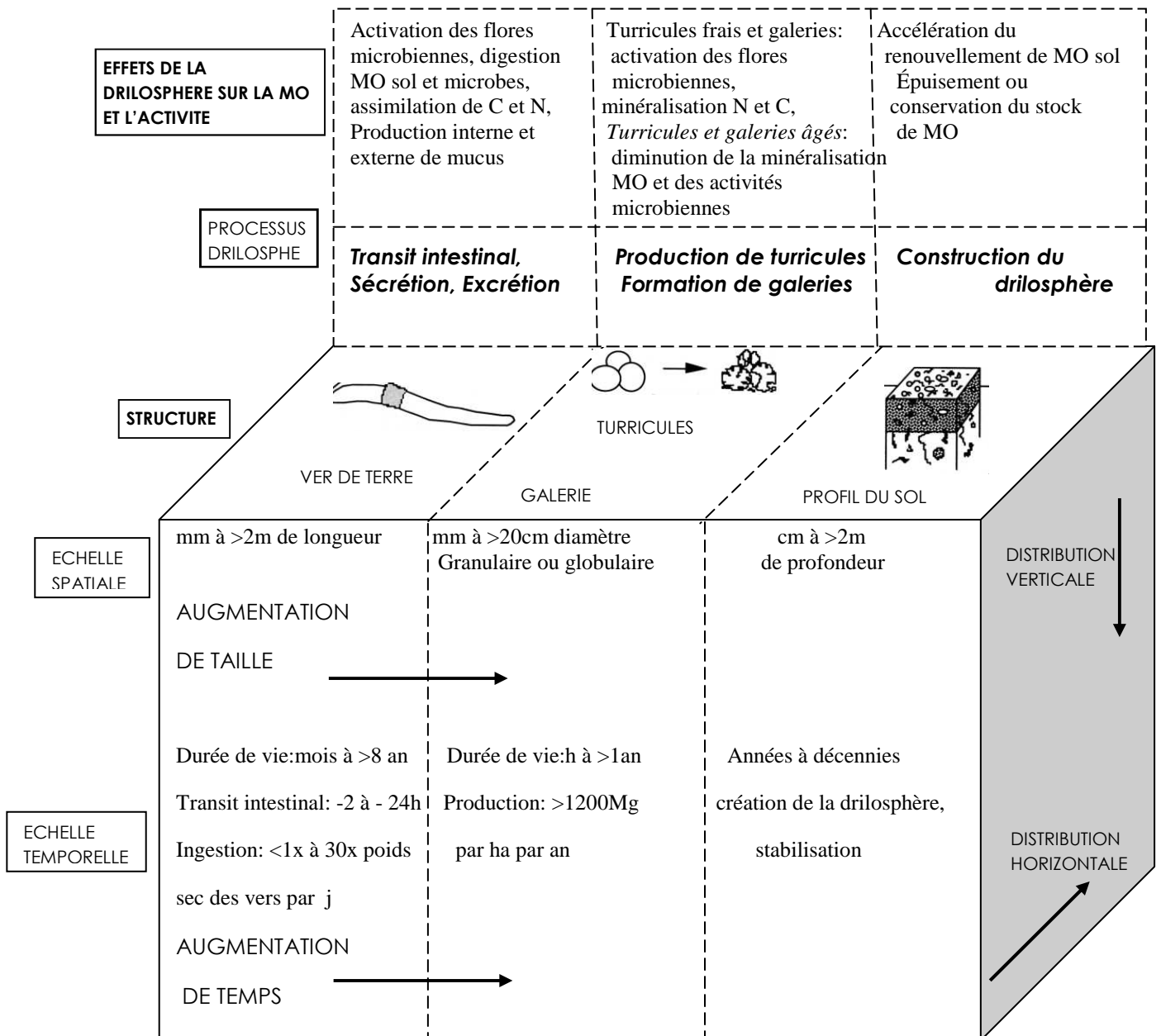


Figure 3 : Effets des structures et des processus (interne et externe) de la drilosphère sur la matière organique du sol et l'activité microbienne à différentes échelles spatiales et temporelles (tiré de Brown et al., 2000)

La **drilosphère**, ensemble du volume de terre sous l'influence des vers de terre, est une sphère dynamique qui est constamment en changement dans le temps et dans l'espace. Les dynamiques temporelles sont dépendantes des périodes d'activités de la communauté des vers (durée de vie des vers et âge des structures créées), alors que les dynamiques spatiales sont contrôlées par la distribution horizontale et verticale, et les facteurs abiotiques et biotiques qui déterminent cette distribution (Brown et *al.*, 2000).

Elle comprend toutes les structures physiques dépendantes des lombriciens (le contenu du tube digestif, les turricules et les galeries des lombriciens) ainsi que les communautés d'invertébrés et de micro-organismes qui y sont présentes.

❖ Les turricules

Les vers de terre endogés ingèrent et excrètent le sol. Les vers de terre peuvent ingérer annuellement 4-10% de l'horizon A, selon le type du sol (James, 1991).

Les turricules correspondent au sol excrété à la surface du sol et le long des parois des galeries ou dans les galeries. Leur durée de vie au champ varie en fonction de la saison. La pluie est le facteur prépondérant de leur dégradation. La production et l'abondance des turricules sont variables en fonction des conditions climatiques et du type du sol, du peuplement lombricien et du couvert végétal. Les turricules représentent 2 à 250 tonnes $\text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ en sols tempérés, les valeurs moyennes en prairies étant 40 à 50 tonnes $\text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$, soit une épaisseur de sol de 3 à 4 mm (Lee, 1985). Avec des densités importantes par m^2 , les individus de l'espèce *Pontoscolex corethrurus* peuvent ingérer jusqu'à 400 t sol $\text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ en zone tropicale humide (Barois et Lavelle, 1986). L'étude menée par Weber (2007) sur le ver *Pontoscolex corethrurus* a donné une production de turricules de 105,3 g pour 2 vers de terre pendant 35 jours d'incubation.

Les turricules présentent des caractéristiques biologiques, physiques et chimiques différentes du sol environnant. Ces caractéristiques dépendent fortement des espèces lombriciennes étudiées ainsi que des conditions environnementales (texture du sol, disponibilité et qualité de la matière organique).

❖ Les galeries

Le réseau de galeries sera différent selon la catégorie écologique des lombriciens

(étendue, orientation, diamètre...). Les galeries (Photo 2) peuvent perdurer plusieurs années) ou être temporaires, ouvertes à la surface du sol ou obstruées par des turricules. Leur nombre dans un sol dépend de l'abondance lombricienne mais peut atteindre plusieurs centaines par m² (Lee, 1985).



Photo 2 : Formation de galerie en profondeur dans le sol. La galerie est partiellement remplie par des turricules et colonisée par des racines (Photo P. Lavelle)

2.3.2.2 Rôles des vers de terre dans le fonctionnement du sol

a- Impacts des vers sur les propriétés physiques du sol

Les vers de terre jouent un rôle important dans la modification de la structuration du sol par l'intermédiaire de la bioturbation et la production des structures biogéniques (turricules) (Lavelle et Spain ; 2001). Ils sont aussi à l'origine de grandes structures, comme les réseaux de galeries ou de chambres qui ont un impact sur les caractéristiques physiques du sol (porosité, agrégation et la densité du sol).

i- La formation des galeries

Elle est importante pour l'aération du sol et son régime hydrique. En forant un réseau permanent plus ou moins profond, de longueur parfois considérable, les vers de terre créent des structures qui favorisent, dans le sol, une nette amélioration de la porosité, de l'aération, du régime hydrique et de la stabilité structurale (Aina, 1984; Lavelle, 1997) et fournissent un milieu favorable à la croissance des racines (Lee, 1985). Cependant, une diminution de la porosité a pu être observée au niveau des parois de galeries de certaines espèces. Pour *L. terrestris*, elle résulte de la formation de cutanes (tassement de déjections dans les galeries) (Binet et Curmi, 1992). Ce qui est susceptible de modifier leur efficacité dans le transfert d'eau dans le sol.

ii- La production des turricules

Les vers de terre modifient la texture du sol au niveau du turricule. Ce dernier contient des proportions plus élevées en argile et limon que le sol environnant. Ce qui est dû au fait que les vers ingèrent préférentiellement des particules fines du sol.

De même à l'échelle du turricule, de par le processus de brassage, les lombriciens permettent le mélange intime entre les composés organiques et minéraux dans leur tube digestif et peuvent modifier la structure du sol. Les fractions minérales et organiques, liées lors du transit intestinal, favorisent en présence d'argile la formation de complexe argilo-humique et créent une microporosité intra-agrégat (Girard *et al.*, 2005).

Au moment du rejet, les turricules sont très fragiles et peuvent être facilement dispersées (Girard *et al.*, 2005). L'ensemble, en séchant, piège la matière minérale dans une structure en agrégats (Photo 3), très compacte et plus stable que le sol non ingéré (Blanchart *et al.*, 1993; Deprince, 2003 ; Girard *et al.*, 2005). La stabilité des turricules déposés en surface augmente avec les cycles de réhuméctation-dessiccation lors des évènements pluvieux (Hindell *et al.*, 1997b). Avec l'âge des turricules, la stabilité des agrégats varie ainsi que l'accessibilité des composés organiques.



Photo 3 : Agrégation du sol en surface par les turrículos (Th. Decaëns)

Pour l'espèce *Pontoscolex corethrurus*, en absence d'apport organique au sol et pour un sol argileux, la production excessive de turrículos peut causer l'apparition d'une épaisse croûte superficielle compacte par coalition des turrículos (Chauvel *et al.*, 1999).

iii- Brassage des horizons

Les vers de terre remuent d'importantes quantités de terre aussi bien lors de la mise en place des galeries que par travers la production des turrículos. Lavelle *et al.* (1991) rapportent que 25 à 30 tonnes par ha de sol sont remontées annuellement à la surface dans les savanes d'Afrique. Ce brassage qui mobilise diverses fractions du sol affecte sa texture.

b / Impacts sur les propriétés chimiques du sol

Les vers de terre ont d'importants impacts sur le dynamique de la matière organique du sol et les cycles des nutriments largement déterminés par leur densité et leur classe écologique (Lavelle *et al.*, 1997). Par le processus d'ingestion, la formation des galeries et la production de turrículos, ils contribuent à l'incorporation des résidus des plantes dans le sol promouvant leur décomposition ainsi que la libération des

éléments assimilables par les plantes.

Leurs effets sur la caractéristiques chimiques du sol résultent d'une part de la fragmentation et du brassage de la matière organique avec les sécrétions intestinales et la matière minérale dans leur tube digestif. La fragmentation est la première étape de l'évolution de la matière organique. En se nourrissant des matières organiques d'origine diverse, les vers permettent leur fragmentation. Ils augmentent ainsi les surfaces attaquables par les bactéries, champignons et autres éléments de la microflore (Deprince, 2003). Cette augmentation est accompagnée par une dispersion des microorganismes, laquelle accélère les processus de minéralisation. De plus, les vers de terre ont tendance à ingérer préférentiellement des particules fines du sol telles les argiles. Cela augmenterait la surface de contact des particules minérales ingérées avec la solution du sol et par conséquent la libération des éléments minéraux par désorption suite à la formation de mixture entre *mucus*³, sol ingéré et eau dans leur tube digestif. Les caractéristiques même du contenu intestinal des vers (pH, teneur en eau, en CaCO₃,ect...) influent sur ce processus de désorption.

Ces mécanismes rendent possible la libération à court terme d'éléments nutritifs pour la plante. Aussi les turricules produits possèdent des caractéristiques significativement différentes du sol initial non ingéré.

D'autre part, la diversité des comportements fouisseurs des vers favorise le transfert des composés dans les différents horizons du sol. Ils ramènent en surface les horizons riches en matières minérales et enfouissent les horizons organiques superficiels. De plus, les parois des galeries sont tapissées de mucus sécrété et de déjections riches en nutriments excrétées au cours des passages successifs.

c- Impacts sur les propriétés biologiques du sol

La variabilité dans la composition des structures physiques (galeries et turricules) conduit à la structuration des communautés de micro-organismes et à l'hétérogénéité des activités métaboliques qui y ont lieu. Grâce à la production de mucus au niveau de

³ Il s'agit des composés organiques très assimilables, des glucoprotéines et des petites molécules de sucres et des aminoacides (Lavelle *et al.*, 1982) sécrétés par les vers de terre au niveau de leur intestin .

l'intestin, les vers de terre développent des relations mutualistes avec la microflore et sont des régulateurs importants de l'activité microbienne. Ce substrat organique très énergétique a un effet très rapide sur les microorganismes et joue un rôle important dans la sélection et la stimulation des activités de ces derniers. En mélangeant intimement le sol avec du mucus et de l'eau durant le transit intestinal, les vers créent un environnement totalement différent. Ces conditions bénéfiques permettent à la microflore du sol ingéré, se trouvant auparavant en état de dormance, de récupérer ses capacités enzymatiques et de digérer de la matière organique à sa disposition. Tiwari *et al.* (1989) ont montré que les activités uréase, déshydrogénase et phosphatase étaient plus intenses dans les turricules.

De même, la présence de mucus et l'enrichissement en nutriments favorisent la colonisation des galeries par les micro-organismes et va engendrer une augmentation de la biomasse microbienne et des changements dans la composition des communautés dans la drilosphère.

3 MATERIELS ET METHODES

Pour vérifier les hypothèses émises dans le cadre de ce travail, des analyses du sol au laboratoire ont été effectuées. Pour cela, nous avons utilisé des échantillons de sol disponibles issus d'une étude antérieure sur l'influence des vers de terre sur l'émission de CO₂ et N₂O des sols malgaches (Weber, 2007). Le prélèvement des échantillons sur le terrain et l'expérimentation avec les vers de terre (c'est-à-dire l'élevage) avaient donc déjà été faits. Les détails sont donnés en annexe 1.

3.1 Présentation des échantillons

3.1.1 Localisation des sites de prélèvement

Les prélèvements ont été effectués sur deux sites différents :

- Lazaina : à peu près à 14 km au nord-est de la ville d'Antananarivo ;
- Andranomanelatra : à quelques kilomètres au nord-est de la ville d'Antsirabe (à 168 km au sud d'Antananarivo), dans la région de Vakinankaratra.

3.1.2 Caractéristiques des sols

Comme la plupart des sols ferrallitiques malgaches, les sols d'Andranomanelatra et de Lazaina sont caractérisés par la forte présence d'argile kaolinite, de gibbsite, d'hématite ou de goéthite et de quartz. Ce sont des sols fertiles mais à cause de la forte présence des oxydes de fer et d'aluminium amorphes, ils ont une grande capacité de fixation vis à vis des ions phosphates.

Le sol de Lazaina est argileux, avec un taux d'argile de 45 % environ et présente une teneur en carbone et azote respectivement de 1.87 et 0.12 % (Weber, 2007).

A Andranomanelatra, les sols sont caractérisés par la présence d'allophanes ce qui leur confère des caractères andiques. La teneur en argile est de 70 % (pouvant atteindre 80 à 90 % dans certains endroits) et ils sont relativement riche en matière organique (C : 5.55 % & N : 0.32%)(Razafimbelo, 2005).

3.1.3 Caractéristiques du ver de terre :

Il s'agit d'une espèce de ver de terre endogé prélevée sur les 10 premiers centimètres du sol respectivement à Lazaina et à Andranomanelatra pour la série d'incubation de Lazaina et la série d'incubation d'Andranomanelatra. Les caractéristiques de cette espèce sont données au paragraphe 2.3.2.1.

3.1.4 Types d'échantillon

La démarche expérimentale pour l'obtention des différents types d'échantillon est résumée par la figure 4.

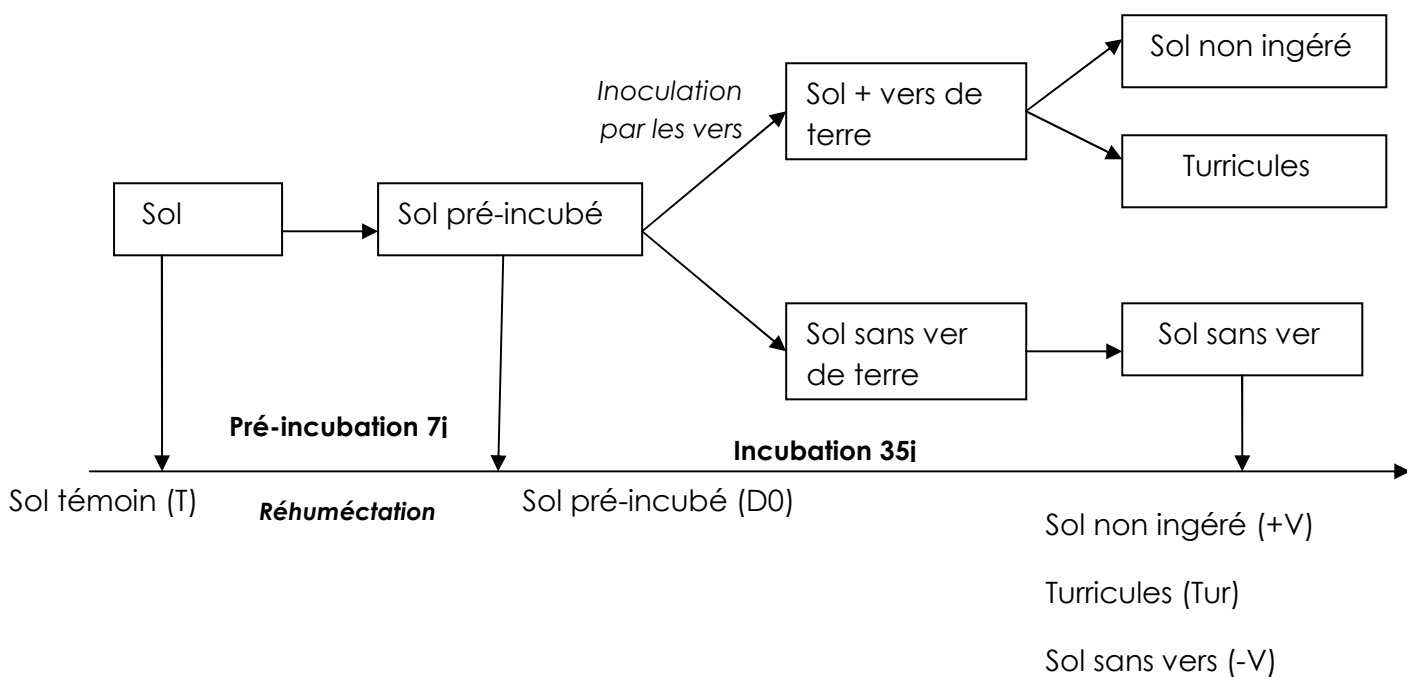


Figure 4 : Schéma récapitulatif de l'expérimentation avec les vers de terre et échantillons obtenus

Pour la suite, les abréviations entre parenthèses dans la figure 4 seront utilisées pour désigner les types d'échantillon de sol.

Pour chaque site 16 échantillons (séchés à l'air) ont été étudiés :

Type d'échantillon	Nombre
T	1
D0	2
-V	5
+V	5
Tur	3
Total	16

3.2 Méthodes analytiques

3.2.1 Détermination du phosphore total

Les échantillons (sols & turricules), préalablement broyés à 0,2 mm, ont subi une attaque à chaud par l'acide perchlorique pur pendant 2h. La concentration du phosphore total a ensuite été mesurée par la méthode colorimétrique au bleu. La quantité utilisée pour l'analyse a été de 1 g par échantillon.

3.2.2 Détermination du phosphore extractible à la soude (NaOH-P)

Le phosphore extractible à la soude représente le phosphore adsorbé sur les hydroxydes de fer et d'aluminium et sur les surfaces des argiles, aussi bien organique que minéral. Ces formes du P peuvent être libérées progressivement vers la phase liquide du sol et sont donc considérées comme potentiellement biodisponible.

Pour l'extraction, nous avons utilisé 1 g de sol tamisé à 2 mm mélangé à 30 ml de NaOH M. La méthode colorimétrique utilisée pour doser ces formes de phosphore a été la méthode au bleu. Une mesure directe de l'extrait filtré donne la concentration en P inorganique extractible à la soude. Une aliquote de l'extrait a été acidifié (H_2SO_4 0,9 M) et autoclavé à 120°C pendant 1h30mn afin d'hydrolyser toutes les formes organiques. La mesure colorimétrie dans l'extrait autoclavé représente le NaOH-P total.

Le NaOH-P organique a été calculé par différence du dosage dans les deux extraits avant et après passage à l'autoclave (Pt- Pi). Le P organique extractible par la soude est potentiellement minéralisable sous l'activité des phosphatases.

3.2.3 Détermination du potentiel d'activité des phosphatases

Le pH des sols étudiés étant acide, l'étude s'est limitée à quantifier uniquement l'activité des phosphatases à pH égal à 6,5, phosphatases dites « acides ».

La mesure de cette activité phosphomonoesterase est basée sur la quantification colorimétrique du *p*-nitrophénol (*p*-NP) libéré par l'activité phosphatasique suite à l'hydrolyse d'un substrat ajouté sodium *p*-nitrophényl phosphate (*p*-NPP) après une heure d'incubation du sol dans une solution tamponnée à pH 6,5 (Tabatabai, 1982).



Une aliquote de 1 g de sol a été mélangée au substrat dans une solution tamponnée à 6,5, et incubée pendant 1h à 37°C. Ce laps de temps est suffisant pour que le substrat apporté soit hydrolysé. Le *p*-NP ainsi libéré pendant l'incubation (de couleur jaune) a été ensuite dosé directement par spectrophotométrie à une longueur d'onde de 410 nm.

3.2.4 Détermination du phosphore diffusible (échangeable)

Le phosphore diffusible représente le phosphore mobilisable depuis la phase solide du sol. C'est le phosphore susceptible d'être transféré de la phase solide vers la phase liquide du sol (et inversement) et de participer aux équilibres sol-solution (cf « P échangeable » dans la figure 1 dans la partie introductive du mémoire). Il constitue une fraction du phosphore biodisponible dans le sol.

Le phosphore diffusible a été évalué en déterminant la quantité brute (Pr) d'ions phosphates transférés entre les phases solide et liquide de la suspension de terre par le suivi de la dilution isotopique des ions phosphates radioactifs introduits dans la suspension de terre à l'état stationnaire (les deux flux inverses, solide vers liquide et

liquide vers solide, sont égaux).

La méthode de la dilution isotopique repose sur le fait selon lequel les ions radioactifs et non radioactifs se comportent strictement de manière identique. Les ions radioactifs injectés dans la solution du sol peuvent être transférés vers la phase solide puis en être désorbés. La radioactivité mesurée dans la solution du sol permet de suivre les échanges entre la phase solide et solution du sol.

La suspension de terre a été préparée avec 1g de sol pour 10 ml d'eau distillée et agitée pendant 16h (pour atteindre un état d'équilibre entre phase solide et solution) puis 0,05ml de la solution ^{32}P radioactive ont été introduit dans la suspension de terre.

La concentration des ions phosphates dans la suspension du sol (C_p) a été déterminée par la méthode colorimétrique au bleu.

Pour le calcul du phosphore diffusible (Pr), la formule suivante a été appliquée :

$$Pr = [Q_w/(r/R)] - Q_w \quad \text{avec} \quad Q_w = C_p (V/M)$$

Où

Q_w représente la quantité d'ions phosphates en solution

R est la quantité d'ions phosphates radioactifs injectés dans la solution de la suspension de terre

r est la quantité de radioactivité restante en solution en fonction du temps, mesurée par un compteur en scintillation liquide

V est le volume de la solution de la suspension de terre et M la masse de la terre

Pour la détermination de r et R , le comptage de la radioactivité a été effectué par un analyseur à scintillation liquide.

3.2.5 Analyses statistiques

Pour déterminer l'effet des vers de terre, nous avons fait des analyses de variance (ANOVA) qui permettent de calculer la variance de chaque type d'échantillon et de la comparer entre les différents types d'échantillon à l'aide du logiciel XL STAT 7.5. La comparaison des échantillons a été faite par le test t de Student. La probabilité est considérée comme significative lorsqu'elle est inférieure à 5%.

4 RESULTATS

Pour mettre en évidence l'effet des vers de terre sur l'état du phosphore dans le sol et dans les structures biogéniques (turricules), les résultats ont été comparés entre les différents types d'échantillons et entre les deux types de sols (Andranomanelatra et Lazaina).

4.1 Le phosphore total et le phosphore potentiellement biodisponible

4.1.1 Le Phosphore total (Pt)

Lazaina

La teneur en phosphore total des échantillons de Lazaina varie de 335,9 µg/g de sol à 405,7 µg/g de sol. Entre les 5 types d'échantillons, l'analyse statistique montre une différence significative au niveau des turricules ($p < 0,001$) (Tableau 1). Les turricules présentent les teneurs les plus élevées en phosphore total. Ils contiennent 18,4 % de phosphore total en plus par rapport au sol non ingéré. Le sol témoin a la plus faible concentration en phosphore total.

Tableau 1 : Teneurs moyennes en phosphore total (µg/g) des 5 types d'échantillons dans les deux types de sol.

Les détails de la statistique descriptive sont présentés en annexe 2.

Echantillon	Lazaina	Andranomanelatra
T	335.8b	905.6 a
D0	336.1 b	895.4 a
-V	349.5 b	836.3 a
+V	342.7 b	870.1 a
Tur	405.7 a	906.2 a

Les lettres indiquent que les valeurs sont significativement différentes pour une colonne ($p < 0,05$)

Andranomanelatra

Aucune différence significative n'est notée entre les 5 types d'échantillons (Tableau 1). La probabilité est supérieure à 0,05 et le ratio F calculé (0,89) est inférieur à la valeur critique F (3,35). Les échantillons ont donc tous globalement la même quantité de phosphore total, en moyenne 882,7µg/g sol.

Comparaison des deux types de sol

Sans tenir compte de l'effet des types d'échantillon sur les teneurs en phosphore total, le sol d'Andranomanelatra (sol témoin) présente des teneurs en phosphore total plus élevées que celui de Lazaina ($p < 0,001$) : 905,6 µg P/g sol contre 335,8 µgP/g sol, soit donc une teneur 3 fois plus importante.

4.1.2 Phosphore extractible par la soude (NaOH-P)**4.1.2.1 Phosphore total extractible par la soude (NaOH-Pt)**Lazaina

Pour ce sol, les concentrations en phosphore total extractible par la soude (NaOH-Pt) vont de 37,8 µg/g à 40,6 µg/g, ce qui représente environ 10-12 % du P total du sol. Des différences significatives sont notées entre les teneurs en NaOH-Pt des cinq types d'échantillons (Tableau 2).

Tableau 2 : Teneurs moyennes en NaOH-Pt (µg/g) et pourcentage de NaOH-Pt par rapport au phosphore total pour les échantillons de Lazaina.

Les détails de la statistique descriptive sont donnés en annexe 2.

Echantillon	NaOH-Pt	NaOH-Pt/Pt (%)
T	40.3 bc	12,0
D0	40.6 b	12,1

-V	37.8 c	10,8
+V	39.2 bc	11,4
Tur	46.2 a	11,4

Les lettres indiquent que les valeurs sont significativement différentes dans une colonne (p<0,05)

Les turricules présentent des teneurs plus élevées (p<0,001) de 14% par rapport à celle du sol témoin et 18 % par rapport à celle du sol non ingéré. La plus faible concentration en NaOH-Pt est rencontrée dans les sols non ingérés.

Andranomanelatra

Pour Andranomanelatra, les concentrations en NaOH-Pt varient de 177,5 µg P/g à 185,7µg P/g ; cela représente environ 20 % du Pt de ce sol. Comme pour Lazaina, ce sont les turricules qui affichent la plus forte teneur en NaOH-Pt (p<0,05) (Tableau 3). Les turricules contiennent environ 5% de NaOH-Pt de plus que le sol non-ingéré.

Tableau 3 : Teneurs moyennes en NaOH-Pt (µg/g) et pourcentage de NaOH-Pt par rapport au phosphore total pour les échantillons d' Andranomanelatra.

Les détails de statistiques descriptives sont donnés en annexe 2.

Echantillon	NaOH-Pt	NaOH-Pt/Pt (%)
T	180.1 ab	19,9
D0	178.8 ab	20,0
-V	180.9 ab	21,6
+V	177.5 b	20,4
Tur	185.7 a	20,4

Les lettres indiquent que les valeurs sont significativement différentes dans une colonne (p<0,05)

Comparaison des deux types de sol

En termes de pourcentage, le NaOH-Pt constitue en moyenne près de 12 % du phosphore total pour Lazaina et 21 % pour le sol d'Andranomanelatra.

Ces proportions font apparaître que les sols d'Andranomanelatra sont plus riches en NaOH-Pt que les sols de Lazaina. Toutefois, c'est dans les échantillons de Lazaina que

l'écart entre les teneurs en cette forme de phosphore de l'échantillon turricule et de l'échantillon sol non ingéré est le plus prononcé (14% contre 5% pour Andranomanelatra).

4.1.2.2 Le phosphore inorganique et organique extractible par la soude (NaOH-Pi & NaOH-Po)

Lazaina

Pour ce sol, il n'y a pas de différence significative entre les teneurs en NaOH-Pi des 5 types d'échantillons (Tableau 4), en moyenne 6,9 µg/g sol sec. Néanmoins, les turricules et les sols incubés sans vers de terre ont une teneur légèrement plus importante par rapport aux autres échantillons.

Quant aux teneurs en NaOH-Po, l'analyse statistique met en évidence des différences significatives entre les types d'échantillons ($p < 0,05$). C'est dans les turricules que la plus forte concentration a été observée (38,5 µg/g). Par rapport à la teneur en NaOH-Po des sols non ingérés, les turricules contiennent 17,2 % de NaOH-Po en plus. A l'inverse du NaOH-Pi, ce sont les sols incubés sans vers de terre qui renferment le moins de NaOH-Po (30,0 µg/g).

Tableau 4 : Teneurs moyennes en NaOH-P organique et inorganique (µg/g) des 5 types d'échantillons de Lazaina

Echantillon	NaOH-Pi	NaOH-Po
T	6.8 a	33.6 ab
D0	6.4 a	34.2 ab
-V	7.7 a	30.0 b
+V	6.3 a	32.9 b
Tur	7.6 a	38.5 a

Les lettres indiquent que les valeurs sont significativement différentes dans une colonne ($p < 0,05$)

Andranomanelatra

Comme pour Lazaina, aucune différence significative sur les teneurs en NaOH-Pi n'est observée. Les échantillons ont tous statistiquement la même teneur en NaOH-Pi, en moyenne 50,8 µg/g (Tableau 5).

Concernant les teneurs en NaOH-Po, elles varient de 127,7 µg/g, pour le sol non

ingéré, à 131,6µg/g, pour les turricules. L'analyse statistique montre des différences significatives entre les différents types d'échantillons ($p < 0,05$). La différence est surtout remarquable entre turricules et sol non ingéré (+5%).

Tableau 5 : Teneurs moyennes en NaOH-P organique et inorganique (µg/g) des 5 types d'échantillons d'Andranomanelatra

Echantillon	NaOH-Pi	NaOH-Po
T	49,9 a	130,2 abc
D0	49,9 a	128,9 bc
-V	49,4 a	131,6 ab
+V	49,7 a	127,7 c
Tur	51,5 a	134,2 a

Les lettres indiquent que les valeurs sont significativement différentes dans une colonne ($p < 0,05$)

Comparaison des deux types de sol

Aussi bien pour la forme organique que la forme minérale, le sol d'Andranomanelatra présente la plus forte concentration en phosphore extractible à la soude que le sol de Lazaina.

Par ailleurs, la comparaison des deux formes de NaOH-P, NaOH-Pi et NaOH-Po, montre que c'est la forme organique qui est dominante aussi bien dans les turricules que dans les sols. NaOH-Po varie autour de 80 % du NaOH-Pi pour Lazaina et 70 % pour Andranomanelatra.

4.2 Détermination de l'activité phosphatasique

Lazaina

Aucune différence significative n'est notée entre les teneurs en *p*-NP des cinq types d'échantillons (Tableau 6). Tous les échantillons ont globalement la même teneur en *p*-NP libérés durant l'incubation. La valeur moyenne est de 176,4 µg/g/h.

Andranomanelatra

Comme pour les échantillons de Lazaina, l'analyse statistique ne montre aucune différence significative entre les teneurs en *p*-NP des échantillons (Tableau 6), en moyenne 304,3 µg/g/h.

Comparaison des deux sites

Les valeurs obtenues sur les deux types de sol montrent que pour une même durée d'incubation (1h) les échantillons d'Andranomanelatra montrent une plus forte activité de phosphomonoestérase que les échantillons de Lazaina. Pour ces sols d'Andranomanelatra, la moyenne des teneurs en p-NP est de 304,3 µg/g alors que pour ceux de Lazaina, elle est de 176,4 µg/g.

Tableau 6: Teneurs moyennes d'activité phosphatasique exprimées en p-NP libéré durant l'incubation (µg/g/h)

Echantillon	Lazaina	Andranomanelatra
T	181,6 a	343,2 a
D0	185.5 a	311.8 a
-V	180.3 a	311.0 a
+V	166,0 a	315,0a
Tur	168,8 a	240,5 a

Les lettres indiquent des différences significatives entre types d'échantillon dans une colonne ($p < 0,05$).

Relation entre teneur en phosphore organique et activité phosphatasique

Malgré des résultats contrastés entre échantillons, une corrélation positive peut être observée entre la teneur en phosphore organique et l'activité phosphatasique avec un coefficient de corrélation R^2 de 0,85.

4.3 Le Phosphore diffusibleLazaina

❖ Cp

La concentration des ions phosphates en solution (Cp) varie de 0,006 à 0,009 µg/ml (Tableau 7). La valeur Cp des turricules est significativement plus élevée par rapport à celle des autres types d'échantillons (Tableau7).

Tableau 7: Valeurs moyennes de Cp ou concentration des ions phosphates en solution ($\mu\text{g/ml}$) et Pr ou quantité des ions phosphates transférés entre la phase solide et la phase liquide ($\mu\text{g/g}$) en fonction du temps de dilution isotopique (4, 40 et 425 mn) des échantillons de Lazaina.

		4mn	40mn	425mn
	Cp	Pr	Pr	Pr
T	0.007b	2.63 b	6.44 a	23.50 a
D0	0.007b	3.55 b	10.16 a	28.52 a
-V	0.007b	3.40 b	9.71 a	42.14 a
+V	0.006b	3.14 b	10.57 a	48.12 a
Tur	0.009a	5.31 a	13.90 a	36.74 a

Les lettres indiquent que les valeurs sont significativement différentes dans une colonne ($p < 0,05$)

❖ Pr

Au bout de 4 mn de dilution isotopique, la quantité d'ions phosphates transférés de la phase solide vers la phase liquide Pr varie de 2,63 $\mu\text{g/g}$ à 5,31 $\mu\text{g/g}$ (Tableau 7). La quantité diffusée par les turricules est significativement plus importante que celle observée dans les quatre autres échantillons (T, D0, -V,+V) qui ont eux statistiquement la même valeur de Pr. Après les 40 mn et 425 mn de dilution isotopique, l'analyse statistique n'a pas montré de différence significative entre les échantillons. Mais au bout de 425 mn, une tendance à la diminution de la quantité d'ions diffusibles est notée au niveau des turricules en particulier par rapport aux sols non ingérés et aux sols incubés sans vers de terre (Figure 5).

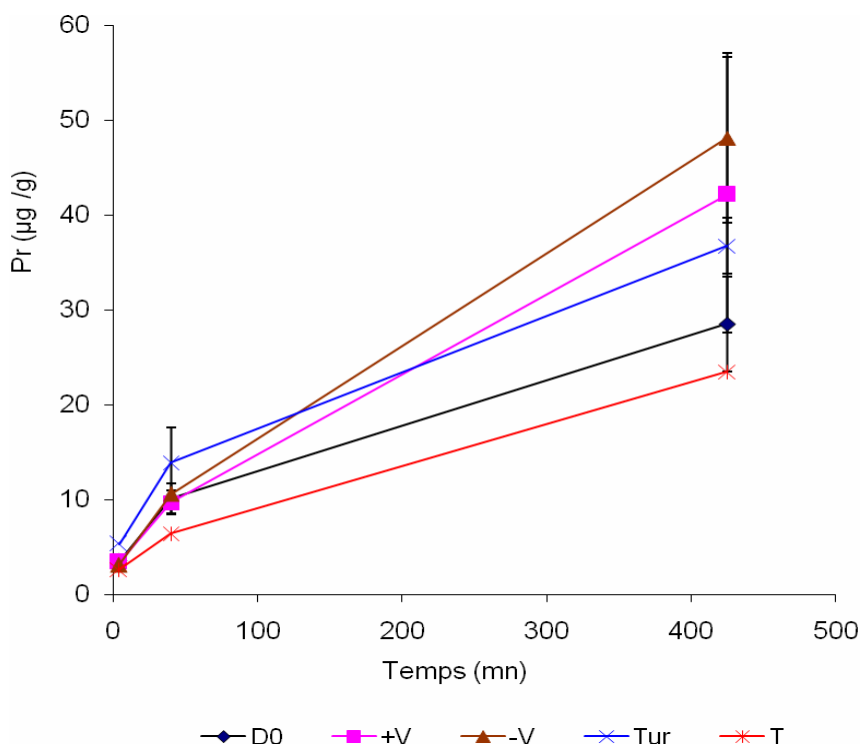


Figure 5 : Cinétique de diffusion d'ions phosphates dans les différents types d'échantillons de Lazaina.

Andranomanelatra

❖ Cp

La valeur de Cp varie de 0,001 à 0,020 µg/ml (Tableau 8). Des différences significatives sont notées entre les types d'échantillon ($p < 0,05$). La concentration la plus élevée est celle des échantillons T et D0 suivis de Tur et enfin -V et +V.

❖ Pr

Contrairement à ce qui est observé sur les échantillons de Lazaina, après 4mn de dilution, ce sont les sols témoins et les sols D0 qui diffusent la plus forte quantité d'ions phosphates ($p < 0,05$).

La comparaison des moyennes a permis de grouper les types d'échantillons en trois groupes significativement différents après 4mn de dilution isotopique (seuil de signification de 5%). Le sol D0 et le sol témoin font partie du même groupe où la valeur

de Pr est la plus élevée (en moyenne 3,09 μ g/g). Les sols non ingérés et les sols incubés sans vers de terre constituent un autre groupe. Ils ont les plus faibles quantités d'ions phosphates diffusés (environ 0,43 μ g/g). Les turricules forment le groupe intermédiaire avec une quantité diffusée de 1,22 μ g/g.

Tableau 8: Valeurs moyennes de Cp ou concentration des ions phosphates en solution (μ g/ml) et Pr ou quantité des ions phosphates transférés entre la phase solide et la phase liquide (μ g/g) en fonction du temps de dilution isotopique (4, 40 et 425 mn) des échantillons d'Andranomanelatra.

	4mn				40mn				425mn			
	Cp		Pr		Pr		Pr					
T	0.015a		3.01 a		9.89 a		48.22 a					
D0	0.011a		3.87 a		11.04 a		29.43 a					
-V	0.002c		0.54 c		1.56 c		17.43 a					
+V	0.002c		0.32 c		1.72 c		21.70 a					
Tur	0.003b		1.22 b		4.65 b		24.28 a					

Les lettres indiquent des différences significatives entre les types d'échantillon ($p < 0,05$).

Les mêmes groupes ont été constatés après 40mn de dilution isotopique (T, D0>Tur>-V,+V) ($p < 0,05$).

Au bout 425 mn de dilution isotopique, du fait d'un fort écart-type, tous les échantillons sont statistiquement regroupés dans un seul et même groupe malgré l'accroissement substantiel de la quantité d'ions diffusibles dans le sol témoin (40,2 μ g/g) (Figure 6).

Comparaison des deux types de sol :

Les deux types de sol se comportent à peu près de façon identique vis-à-vis des ions phosphates diffusibles au cours du temps (exemple avec D0 ; Figure 7). Ils présentent approximativement les mêmes valeurs Pr pour les échantillons D0.

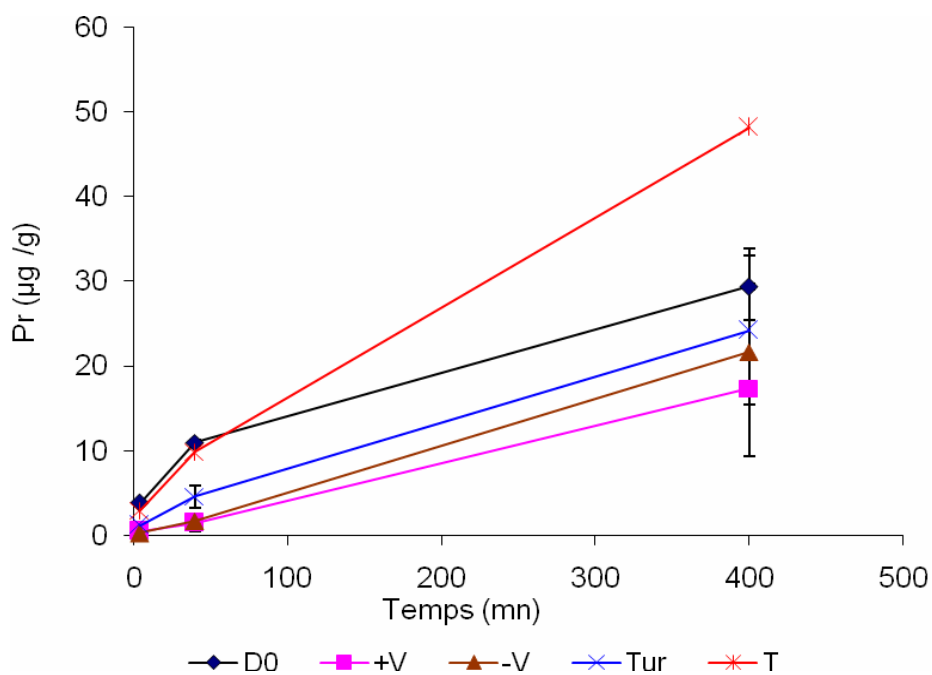


Figure 6: Cinétique de diffusion des ions phosphates dans les différents échantillons d'Andranomanelatra

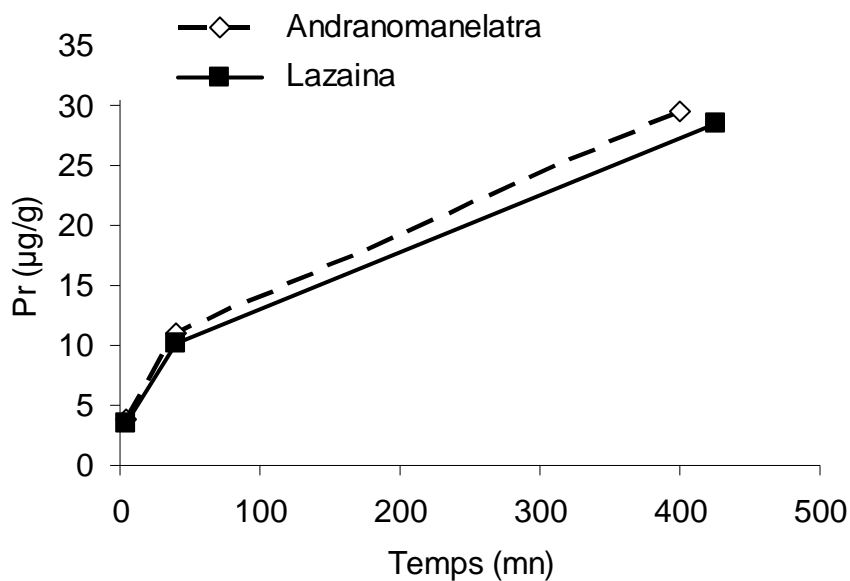


Figure 7 : Comparaison de la cinétique de diffusion des ions phosphates entre les échantillons D0 des deux sites.

5 DISCUSSION

5.1 Discussion des résultats

5.1.1 Etat de la fertilité phosphatée des sols ferrallitiques des « Tanety » malgaches

Dans les sols ferrallitiques, la teneur en phosphore total varie de 20 à 3000 mg kg⁻¹ dans les terres cultivées (Boyer, 1982). Au regard des teneurs en phosphore total des deux sols, Lazaina et Andranomanelatra, respectivement de 335,8 mg kg⁻¹ et 905,6 mg kg⁻¹, ces sols peuvent être ainsi considérés comme des sols moyennement riches en phosphore.

Entre les deux sols, Andranomanelatra a la plus forte concentration en phosphore total, soit 3 fois plus que Lazaina. De même, il a la plus forte concentration en phosphore plus labile (180µg/g soit 20% du phosphore total) dont 80% sont sous forme organique. Selon Syversen et Borch (2005), le contenu en phosphore du sol augmente avec sa teneur en particules argileuses fines. Cette teneur en argile du sol est généralement utilisée comme indice de l'adsorption du phosphore (Buresh et al, 1997). Leur haut potentiel d'adsorption est dû à leurs surfaces de contact relativement importantes. Aussi, pour le sol d'Andranomanelatra, la plus forte concentration en phosphore total et en phosphore extractible à la soude peut donc être attribuée à sa teneur élevée en argile granulométriques pouvant atteindre 90%.

En outre la concentration élevée en phosphore organique extractible par la soude de ce sol est accompagnée d'un fort potentiel de minéralisation. Dans notre étude, la teneur en NaOH-Po est fortement corrélée au potentiel d'activité phosphatase comme déjà montré notamment par Turner et Haygarth (2005) pour qui il existe une forte corrélation entre l'activité phosphatase, le pH et la teneur en phosphore organique labile du sol. Les résultats obtenus sur l'activité phosphatase de ce sol d'Andranomanelatra sont comparables à ceux trouvés par d'autres auteurs. Par exemple, la fourchette de valeurs obtenues pour des sols ferrallitiques par Jimenez *et al* (2003) (215 à 313 mg-nitrophénol kg⁻¹ h⁻¹) ou par Chapuis-Lardy et al., (2001) (140 à 420 mg nitrophénol kg⁻¹ h⁻¹) est du

même ordre de grandeur que celle obtenue par la présente étude (166,0 à 343,2 mg-nitrophénol $\text{kg}^{-1} \text{h}^{-1}$).

Toutefois, bien que ces deux sols soient contrastés en phosphore total et en phosphore extractible à la soude, leur teneur en phosphore échangeable (Pr) se trouve dans le même ordre de grandeur (2,6 $\mu\text{g/g}$ pour Lazaina et 3,0 $\mu\text{g/g}$ pour Andranomanelatra). Il en est de même pour leur concentration en ions phosphates en solution (Cp). Ces sols présentent la même quantité en ions phosphates dans la solution du sol. Ce qui confirme que dans les sols ferrallitiques, la biodisponibilité du phosphore dans le sol constitue un problème majeur étant donné qu'elle reste toujours faible bien que le sol soit suffisamment pourvu en phosphore total.

5.1.2 Effet des vers de terre sur la biodisponibilité du phosphore dans le sol

La restructuration du sol après passage dans l'intestin des vers de terre peut avoir des influences sur la disponibilité du phosphore dans le sol (Guerra, 1982). Pour les deux sols concernés par cette étude, cette influence se matérialisent par l'augmentation 1) de la fraction potentiellement biodisponible (extractible à la soude), 2) de la teneur en phosphore en solution (Cp) et en phosphore facilement échangeable (Pr : jusqu'à 40mn) après passage du sol dans l'intestin des vers de terre. De plus, pour le site de Lazaina, les turricules présentent également des teneurs en Pt significativement plus élevées. Cette différence en phosphore total peut être expliquée par l'ingestion sélective de particules riches en phosphore comme l'ont constaté notamment Brossard et al (1996).

Les turricules contiennent plus de phosphore extractible à la soude, qui est potentiellement biodisponible, que le sol non ingéré. Il s'agit de 5% en plus pour Lazaina et 14% pour Andranomanelatra. Selon la littérature, la richesse en phosphore potentiellement biodisponible dans les turricules résulte en partie de l'ingestion sélective des fines particules par les vers de terre et de leur transit intestinal (Brossard *et al*, 1996). Trois autres faits peuvent expliquer cette augmentation durant le transit intestinal :

- Premièrement, le pH des contenus intestinaux des vers est significativement plus

élevé que celui du sol (Barois et Lavelle, 1986). Cela peut causer la dissolution partielle de fer et d'aluminium amorphes ; la désorption d'aluminium, de fer et de phosphate liés au complexe d'échange; une dépolymérisation de complexes organiques liant fer, aluminium et matière organique (Chapuis et Brossard, 1995).

- Deuxièmement, elle pourrait être due à la présence d'une grande quantité de mucus et d'eau qui forme une mixture dans le tube digestif des vers. Ce mucus contient des groupes carboxyles qui peuvent entrer en compétition sur le site d'adsorption des ions orthophosphates (Hernandez *et al.*, 1993).

- Troisièmement, elle pourrait être le résultat de l'augmentation des activités microbiennes durant la digestion (Hernandez *et al.*, 1993). En effet, le ver ajoute de l'eau et du mucus intestinal au sol ingéré et crée ainsi les conditions physiques et énergétiques favorables à l'activité des micro-organismes (Lavelle *et al.*, 1983). Il facilite ainsi la mise en solution de phosphate par minéralisation (Chapuis et Brossard, 1995).

En outre, c'est essentiellement la forme organique qui est augmentée. Elle représente plus de 70% du phosphore total extractible à la soude. Cependant l'activité phosphatase n'est pas significativement différente entre turricules et sol non ingéré. On a même une légère tendance à la diminution de cette activité enzymatique dans les turricules. Cette diminution peut être due à la manipulation du sol ou parce que la concentration en ions phosphates est plus élevée dans les turricules (Jimenez et al, 2003). En effet, une plus forte concentration en phosphore inorganique biodisponible engendre un mécanisme rétroactif (« feed-back ») négatif qui va diminuer la production et l'activité des phosphatases (Le Bayon et Binet, 2006).

Par ailleurs, du sol non ingéré aux turricules, la teneur en phosphore rapidement échangeable (Pr) et la teneur en phosphore en solution augmentent. Pour le phosphore diffusible, la teneur va de 0,08-0,78 $\mu\text{g/g/mn}$ (cas des sols non ingérés) à 0,31-1,31 $\mu\text{g/g/mn}$ (cas des turricules), soit 67% d'augmentation. Et pour les ions phosphates en solution, elle va de 0,002-0,006 $\mu\text{g/ml}$ (cas des sols non ingérés) à 0,003-0,009 $\mu\text{g/ml}$ (cas des turricules) soit 50% d'augmentation. Cette augmentation peut être expliquée par les processus évoqués précédemment pour l'augmentation du phosphore extractible à la soude dans les turricules (ingestion de particule fines, différence de pH et présence de mucus).

Les résultats de cette étude ne peuvent alors que confirmer la première hypothèse selon laquelle les vers de terre exercent une influence positive sur la biodisponibilité du phosphore dans le sol. Quant à la deuxième hypothèse qui suggère que les vers de terre peuvent affecter le statut phosphaté du sol en faisant varier les proportions relatives des différentes formes de phosphore, la présente étude la confirme également mais l'importance de la variation est fonction des caractéristiques du sol.

5.2 Limites du travail

Dans le cadre de cette étude, les échantillons de turricules analysés étaient âgés de quelques heures à 35 jours, selon s'ils ont été produits en début ou en toute fin d'expérimentation ; puis ils ont été séchés à l'air avant analyse. Or dans les turricules, la dynamique du phosphore est telle que sa teneur s'accroît d'abord jusqu'à un certain niveau, diminue ensuite et se stabilise après quelques jours du séchage à la surface du sol (Lopez-Hernandez et al, 1993). Plusieurs réactions ont pu s'enchaîner et modifier les caractéristiques biologiques et enzymatiques et l'état du phosphore à l'intérieur du turricule. L'étude ne portait cependant pas sur les effets immédiats du transit intestinal sur la biodisponibilité du phosphore. Toutefois, selon la littérature, la quantité du phosphore biodisponible (phosphore dans la solution du sol) est la plus forte juste après passage du sol dans l'intestin des vers. Puisque nous avons travaillé sur des turricules séchés, les quantités obtenues peuvent avoir été sous estimées et l'effet des turricules être encore plus important que ce que nous avons quantifié.

Ce travail pourrait être alors complété par des études de l'évolution de la teneur en phosphore des turricules en fonction du temps afin de pouvoir se prononcer précisément sur la nature et l'ampleur de l'influence des vers sur l'état du phosphore dans les sols ferrallitiques malgaches.

5.3 Intérêt agronomique de l'étude

Malgré ces limites dans les résultats, ceux obtenus sur le phosphore extractible par la soude et sur le phosphore diffusible, en sus de la synthèse bibliographique sur le thème en question, ont conduit à la conclusion selon laquelle les vers de terre sont de haute importance dans l'amélioration de la biodisponibilité du phosphore notamment pour les sols ayant une forte capacité de rétention en cet élément comme les sols ferrallitiques. D'autant plus, si nous prenons en considération le taux relativement faible de l'utilisation d'engrais par les cultures, cette importance des vers de terre est encore beaucoup plus justifiée. Selon Fardeau et Colomb (2001), seulement 10%, en moyenne, des éléments apportés sont utilisés par les cultures. Le reste est fixé par la phase solide du sol. Les activités des vers de terre dans le sol via leur haute efficacité digestive et leur comportement nutritionnel pourraient donc non seulement contribuer à la mobilisation du phosphore retenu sur la phase solide du sol mais surtout à le rendre disponible pour les cultures au moment où elles en ont besoin.

Dans notre étude, la production de turricules dans les boîtes d'élevage a été en moyenne de 105,3 g par boîte, pour 2 vers de terre, 35 jours d'incubation et une surface de 0.018 m² (Weber, 2007). Rapporté à l'année et à l'hectare, cela nous donne environ 58 t de sol passant à travers le transit intestinal d'un ver de terre à condition que la densité d'individus au m² soit de 111 (équivalent à 2 individus par boîte d'élevage). Les systèmes en semis direct avec couverture végétale testés à Andranomanelatra favorise le fonctionnement biologique du sol ; dans ces systèmes, la densité est de 119 individus /m² (Coq et al., 2007). Ainsi le sol par la simple présence de vers de terre bénéficie d'un complément de phosphore d'environ 0,5 kg /ha directement sous une forme potentiellement assimilable par la plante.

Aussi, il est nécessaire d'encourager l'adoption des pratiques agricoles qui permettent l'augmentation de la densité des vers de terre. Ces pratiques sont essentiellement basées sur l'apport direct de matière organique au sol, ou indirectement par semis direct sous couverture végétal par exemple. Dans cette optique, la matière organique apportée au sol va jouer deux rôles fondamentaux. Elle va à la fois donner des conditions propices à la promotion des activités biologiques dans le sol et servir de complément aux fertilisants minéraux apportés.

6 CONCLUSION

La démarche expérimentale choisie dans le cadre de ce travail (comparaison des teneurs des différentes formes de phosphore et les activités enzymatiques entre turricules et sols) a permis de mettre en évidence l'effet des vers de terre sur le statut phosphaté du sol.

Cet effet s'est notamment exprimé au travers des résultats obtenus dans les teneurs du phosphore extractible par la soude et du phosphore diffusible, augmentées après ingestion du sol par les vers de terre. Ces augmentations sont mesurées à l'échelle des turricules.

Par rapport à l'objectif principal de cette étude, on peut ainsi dire que les vers de terre induisent une augmentation des formes échangeables de phosphore du sol. Ces organismes peuvent améliorer la biodisponibilité du phosphore dans le sol. Aussi, l'augmentation des activités des vers de terre dans le sol constitue un moyen qui pourrait mener à réduire le problème de fertilité phosphatée des sols ferrallitiques malgaches.

7 BIBLIOGRAPHIE

AINA, P.O., 1984. Contribution of earthworms to porosity and water infiltration in a tropical soil under forest and long-term cultivation. *Pedobiologia*, 26: 131-136.

BOHN, H.L., 1982. Estimate of organic carbon in world soils. *Soil Science* 46 : 1118-1119

BACHELIER, G., 1978. La faune des sols, son écologie et son action. ORSTOM, Paris. 658p.

BLANCHART, E., BRUAND, A. and LAVELLE, P., 1993. The physical structure of casts of *Millsonia anomala* (Oligochaeta : Magascolecidae) in shrub savana soils (Côte d'Ivoire). *Geoderma*, 56: 119-132.

BAROIS, I., LAVELLE, P., BROSSARD, M., TONDOH, J., MARTINEZ, M.d.I.A., ROSSI, J.P., SENAPATI, B.K., ANGELES, A., FRAGOSO, C., JIMENEZ, J.J., DECAENS, T., LATTAUD, C., KANYONYO, J., BLANCHART, E., CHAPUIS, L., BROWN, G., MORENO A., 1999. Ecology of earthworm species with large environmental tolerance and/or extended distributions. In: Lavelle, P., Brussaard, L., Hendrix, P. (Eds.), *Earthworm Management in Tropical Agroecosystems*. CABI Publishing, Wallingford, UK. 57-86.

BAROIS, I., VILLEMEN, G., LAVELLE, P., TOUTAIN, F., 1993. Transformation of the soil structure through *Pontoscolex corethrurus* (Oligochaeta) intestinal tract. *Geoderma* 56, 57-66.

BOYD, S. A., MORTLAND, M. M. 1990. Enzyme interactions with clays and clay organic matter complexes. In: *Soil Biochemistry*. Volume 6:1-28.

BOUCHE M., 1972. *Lombriciens de France*. Ecologie, systématique. INRA, Paris. 326p

BUCK C., LANGMAACK M., SCHRADER S. (1999). Nutrient content of earthworm casts influenced by different mulch types. *European Journal of Soil Biology*, 35: 23-30.

BURESH, R., SMITHSON, P., HELLUMS, D., 1997. Building soil phosphorus capital in Africa. American Society of Agronomy and Soil Science Society of America. *Resplenishing soil fertility in Africa* . SSSA Special publication N°516: 111-149.

BROWN, G., BAROIS, I., LAVELLE, P., 2000. Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains. *European Journal of Soil Biology*. 36:177-198.

BAROIS, I., LAVELLE, P., 1986. Changes in respiration rates and some

physicochemical properties of a tropical soil during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae Oligochaeta). *Soil Biology and Biochemistry* 18, 539–541

BOYER J., 1982. Les sols ferrallitiques. Facteurs de fertilité et utilisation des sols. Tome X. Paris, ORSTOM, I.D.T., n° 52. 384p.

BROSSARD, M., LAVELLE, P., LAURENT, J.Y., 1996. Digestion of a Vertisol by the endogeic earthworm *Polypheretima elongata*. Megascolecidae, increases soil phosphate extractability. *European Journal of Soil Biology* 32, 107–111.

CHAPUIS-LARDY, L., BROSSARD, M., LAVELLE, P., SCHOULLER, E., 1998. Phosphorus transformations in a ferralsol through ingestion by *Pontoscolex corethrurus*, a geophagous earthworm. *European Journal of Soil Biology* 34, 61–67.

CASTILLON, P., 2005. Le phosphore : sources, flux et rôles pour la production végétale et l'eutrophisation. *INRA Production Animale*, 18 (3), 153-158.

CHAPUIS, L., BROSSARD, M., 1995. Modifications et stabilité du phosphore échangeable d'un ferrasol ingéré par un ver géophage. *Compte Rendus de l'Académie des Sciences de Paris Series Ila* 320, 587–592.

COQ, S., BATRHES, B.G., OLIVER, R., RABARY, B., BLANCHART, E., 2007. Earthworm activity affect soil aggregation and organic matter dynamics according to the quality and localization of crop residues – An experimental study in Madagascar. *Soil and Biochemistry* 39, 2119-2128.

DEPRINCE, A., 2003. Les insectes du sol : de l'oeuf enterré à une vie terricole. Première partie. *INSECTES* n° 131 :3-6.

DIEHL, R., 1975. *Agriculture générale*. 2e édition. J.-B. Baillière, 19, rue Hautefeuille, Paris 6e.129

DESJARDINS, Th., et al, 2000. Dégradation des pâturages amazoniens. *Étude et gestion des sols*, 4, 7 : 353-378.

FARDEAU J.C., COLOMB B., 2001. Fertilisation phosphatée et potassique raisonnées. Quels défis face aux besoins des filières et aux enjeux territoriaux? In : *Actes des 5e Rencontres de la fertilisation raisonnée et de l'analyse de terre*. Blois, France, 83-97.

GOBAT, J.M., ARAGNO, M., MATHEY, W., 1998. *Le sol vivant: bases de pédologie et biologie des sols*. Collection Gérer l'environnement. Presses polytechniques et universitaires romandes. Lausanne.523p

HOCKING J.P., RANDALL P.J., DELHAIZ E., KEERTHISINGHE G. 2000. The role of organic acids exuded from roots in phosphorus nutrition. In *Management and conservation of tropical acid soils for sustainable Crop production*. Proceedings of a

consultants meeting organized by the Joint FAO/IAEA Division of nuclear Techniques in Food and Agriculture and held in Vienna, 1-3 March 1999; 61-70

HINDELL R.P., MCKENZIE B.M. et TISDALL J.M. (1997) - Influence of drying and ageing on the stabilization of earthworms (Lumbricidae) casts. *Biology and Fertility of Soils*, 25: 27-35.

JAMES, S.W., 1991. Soil, nitrogen, phosphorus, and organic matter processing by earthworms in tallgrass prairie. *Ecology* 72, 2101–2109.

JIMENEZ,J., CEPEDA, A., DECAENS, Th., OBERSONC, A., FRIESEN,K. 2003. Phosphorus fractions and dynamics in surface earthworm casts under native and improved grasslands in a Colombian savanna Oxisol. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 715–727.

KUCZAK, N., FERNANDES, C.M., LEHMANN, J., RONDON, A., LUIZA, J., 2006. Inorganic and organic phosphorus pools in earthworm casts (Glossoscolecidae) and a Brazilian rainforest Oxisol. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 553–560.

LAVELLE, P., MARTIN, A., BLANCHART, E., GILOT, C., MELENDEZ, G. et PASHANASI, B., 1991. Conservation de la fertilité des sols de savane par la gestion de l'activité de la macrofaune du sol. *Savanes d'Afrique, terres fertiles ?*, 371-400.

LEE, K.E., 1985. *Earthworms: Their Ecology, and Relationships with Soils and Land Use*. Academic Press, Sydney. 441p.

LAVELLE, P., BLANCHART, E., MARTIN, A., SPAIN, A.V. and MARTIN, S., 1992. Impacts of soil fauna on the properties of soils in the humid tropics. In: *Myths and science of soils of the tropics*. 157-185.

LAVELLE, P., B. PASHANASI. 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia* 33:283-291.

LAVELLE P., BIGNELL D., LEPAGE M., WOLTERS V., ROGER P., INESON P., HEAL O.W. (1997) – Soil function in a changing world : the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology*, 33: 159-193

LE BAYON, R.C., BINET, F., 2006. Earthworms change the distribution and availability of phosphorous in organic substrates. *Soil Biology and Biochemistry* 38 : 235–246.

MINTEN, B., et RAZAFINDRAIBE, R. Relations terres agricoles – pauvreté à Madagascar. Conférence « Agriculture et pauvreté » du 20 Mars 2003.

RABEHARISOA L et RASOAMAMPIONONA B., 2001. Effet cumulatif du fumier et de l'hyper-barren sur la disponibilité du phosphore dans un sol ferrallitiques des Hautes Terres de Madagascar. Communication aux Journées de la Recherche du Ministère de l'Enseignement Supérieur. Mahajanga/ Madagascar 28 au 30 Octobre. Site

Web du MINESUP, 10 p.

SENAPATI, B.K., et al. 1999. In-soil earthworm technologies for tropical agroecosystems. In *Earthworm Management in Tropical Agroecosystems*, eds., P. Lavelle, L. Brussaard, et P. Hendrix. 199-237. CAB International.

RABEHARISOA L. 2004. Gestion de la fertilité et de la fertilisation phosphatée des sols ferrallitiques des Hautes Terres de Madagascar. Thèse de doctorat d'Etat ès Sciences naturelles. 199p

RAZAFIMBELO, T.M., 2005. Stockage et protection du carbone dans un sol ferrallitique sous systèmes en semis direct avec couverture végétale des Hautes Terres Malgaches. Ecole doctorale biologie des systèmes intégrés – Agronomie – Environnement. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, Montpellier, France.

SYVERSEN N. et BORCH, H 2005. Retention of soil particle fractions and phosphorus in cold-climate buffer zones. Norwegian Centre for Soil and Environmental Research.

TIWARI S.C., TIWARI B.K., MISHRA R.R. (1989) - Microbial populations, enzyme activities and nitrogen-phosphorus-potassium enrichment in earthworm casts and in the surrounding soil of a pineapple plantation. *Biology and Fertility Soils*, 8: 178-182.

TURNER L. et HAYGARTH P., 2005 Phosphatase activity in temperate pasture soils: Potential regulation of labile organic phosphorus turnover by phosphodiesterase activity. *Science of the Total Environment* 344: 27– 36.

8 ANNEXES

Annexe 1 : Démarche expérimentale de l'élevage des vers de terre et mode de prélèvement des échantillons

a/ Sols

Les sols ont été prélevés pendant la saison des pluies (mi-mars). Ils ont été pris sur des terrains non cultivés et non fertilisés sur les couches superficielles du sol (0 – 10 cm).

Pour s'assurer que les vers de terre soient soumis aux mêmes conditions pendant la durée de l'expérimentation et que les résultats puissent être comparés à la fin, les échantillons de sol ont été broyés à 2 mm après être séchés à l'air libre.

b/ Vers de terre

Les vers de terre ont été collectés au même moment que les sols, pendant la saison des pluies (mi-mars). Du prélèvement jusqu'au début de l'expérimentation, les vers ont été mis dans des boîtes contenant le même type de sol où ils ont été prélevés. Chaque boîte a été irriguée journalièrement mais aucun apport extérieur (nutriments et éléments minéraux) n'a été fait.

Démarche expérimentale de l'élevage des vers de terre

La même procédure a été appliquée pour les deux types de sol : Andranomanelatra et Lazaina. L'expérimentation s'est déroulée dans des boîtes métalliques de dimension égale à 15 x 12 x 15 cm. Chaque boîte contenait environ 1,8 kg de sol. Pour le bon développement des vers, l'humidité du sol a été maintenue au début de l'expérimentation à 80% de sa capacité de rétention en eau. Aussi, une certaine quantité d'eau déminéralisée a été ajoutée dans chaque boîte de façon à atteindre ce taux d'humidité.

Après l'addition d'eau, les sols ont été incubés pendant 7 jours pour réactiver les microflore présentes. Ce n'est qu'après ces 7 jours que les vers de terre ont été placés dans les boîtes au nombre de deux par boîte. Les 35 jours d'incubation ont alors été comptés à partir du moment où les échantillons de sols ont été inoculés par les vers de terre. Il faut noter que certaines boîtes ne comprenaient pas des vers de terre.

Au-delà de ces 35 jours d'incubation, c'est-à-dire à la fin de l'expérimentation, les turricules ont été prélevés du sol non ingéré.

RESUME

La faible disponibilité du phosphore (P) pour les plantes cultivées constitue un des problèmes de la fertilité des sols ferrallitiques. Les vers de terre sont connus pour avoir une influence sur cette biodisponibilité. Dans cette étude, nous avons cherché à mettre en évidence l'effet du ver de terre *Pontoscolex corethrurus* sur la biodisponibilité du phosphore dans les sols ferrallitiques des Hautes Terres malgaches. Deux sols (prélevés sur *tanety* à Lazaina et Andranomanelatra) ont été utilisés dans le cadre d'une expérimentation en mésocosme avec ou sans vers. Les échantillons de sol et de turricules (déjections des vers) ont été analysés afin de déterminer les différentes fractions du phosphore et la minéralisation du phosphore organique (activité enzymatique). Le sol d'Andranomanelatra, plus argileux, présente une réserve en phosphore (P total) 3 fois plus importante que le sol de Lazaina. De plus, la fraction extractible à la soude (phosphore potentiellement biodisponible) constitue 20% de sa réserve en phosphore alors qu'elle ne représente que 10% pour le sol de Lazaina. Toutefois, après passage du sol dans l'intestin des vers de terre, la teneur en phosphore extractible par la soude et la teneur en phosphore diffusible (phosphore potentiellement assimilable par la plante) augmentent significativement quelque soit le type de sol. Par rapport au sol non ingéré, les turricules présentent jusqu'à 14% en plus de phosphore extractible par la soude et jusqu'à 67% en plus de phosphore diffusible. Ces augmentations pourraient être attribuées à l'ingestion sélective des fines particules par les vers de terre. Aussi, pour les sols ferrallitiques étudiés, les vers de terre peuvent donc induire indirectement, au travers de leurs turricules, une augmentation du phosphore biodisponible et contribuer à une augmentation de la fertilité.

Mots clés : Phosphore biodisponible, *Pontoscolex corethrurus*, sol ferrallitique, Madagascar.

ABSTRACT

The low phosphorus (P) availability for crops represents one of the main problems of fertility in ferrallitic soils. Earthworms are known to have an influence on this availability. In this study, we have searched to highlight the effect of the species *Pontoscolex corethrurus* on the phosphorus availability in ferrallitic soils of the Malagasy Highlands. Two soils (collected respectively at Lazaina and Andranomanelatra) were used as part of a mesocosm experiment with or without worms. Soil and cast samples were analysed in order to quantify the different fractions of phosphorus as well as the organic phosphorus mineralization rate (enzymatic activity). The soil from Andranomanelatra which is more clayey has a phosphorus stock 3 times greater than the soil from Lazaina. Furthermore, the fraction extractible by soda (potentially available P) represents 20% of the P stock in soil at Andranomanelatra and only 10% at Lazaina. However, after the passage of soil through earthworms gut, potentially available P and easily exchangeable P contents increase significantly in both soils. These two P fractions are respectively 14% and 67% greater in earthworm casts than in non ingested soil. These increases could be linked to a selective ingestion of clay particles by earthworms. Thus, for the studied soils, earthworms can induce through their casts an increase of available phosphorus and contribute to a better soil fertility.