

LES LARVES D'INSECTES SUPERIEURS DANS LE SOL

M. DEHIER et W. MATHEY

Musée Zoologique, Lausanne, et Institut de Zoologie, Neuchâtel

1. INTRODUCTION

Les larves d'Insectes Ptérygotes sont fort nombreuses dans la plupart des sols et leur rôle, dans la décomposition de la litière et des matières organiques, donc dans la formation des sols ou dans l'équilibre des populations de phytophages, est important. De plus, chez beaucoup d'espèces, les adultes quittent le sol en grand nombre et constituent un appréciable transfert d'énergie d'un écosystème à un autre.

Malgré cela, ces larves ont été fort peu étudiées jusqu'à présent. Cela tient d'une part aux grandes difficultés d'ordre systématique (il n'existe que fort peu d'ouvrages de détermination), mais aussi au fait que l'extraction de certains de ces organismes est très aléatoire.

L'importance numérique, pondérale et biologique de ces larves peut être considérable dans certains sols, comme le montrent les chiffres ci-dessous.

Sols danois (BORNEBUSCH et RUSSEL, 1950)

	Mull sous hêtre			Mor sous hêtre		
	Nb/ha	kg/ha	% biom	Nb/ha	kg/ha	% biom
Larves de Diptères et d'Elatérides	2,48	17,2	2,4	13,2	106	43
Autres Arthropodes	4,75	8,5	1,2	6,5	11,4	4

On divise classiquement la pédofaune en quatre catégories: selon la taille des espèces: micro-(moins de 0,2 mm), méso-(0,2 à 4 mm), macro-(4 à 80 mm) et mégafaune (plus de 80 mm). Les larves d'insectes Ptérygotes appartiennent à la méso- et à la macrofaune.

2. TECHNIQUES D'ETUDE

La diversité de taille et de forme de nos organismes est donc très grande, d'où la nécessité de recourir à des techniques "croisées" de récolte:

2.1. Extraction

- Méthodes dynamiques: elles sont basées sur le comportement de fuite de la plupart des représentants de la pédofaune devant la dessiccation. Les appareils de Tullgren et de Macfadyen, qui donnent d'excellents résultats pour la plupart des Microarthropodes (BIERI et al., 1978), sont moins bien adaptés à l'extraction des larves d'insectes, et des larves de Diptères en

particulier (taille des échantillons, dessiccation trop rapide) (HEALEY et RUSSEL-SMITH, 1970). Dans ce cas, l'appareil de Baermann donne souvent de meilleurs résultats.

- Méthodes mécaniques: elles sont basées sur des caractéristiques physiques des larves (taille, densité). HEALEY et RUSSEL-SMITH (1970) ont testé diverses techniques pour l'extraction des larves de Diptères de sols forestiers, en particulier une nouvelle méthode de flottation dans un mélange d'eau et de glycérol qui, d'après ces auteurs, présente un rendement excellent (Tableau 1). La flottation au sulfate de magnésium, souvent préconisée, ne donne en général que des résultats médiocres.

Le tamisage sur place et le tri à vue ne sont efficaces que pour les larves de grande taille, leur avantage étant d'éviter le transport de gros et nombreux échantillons au laboratoire.

EDWARDS et FLETCHER (in PHILIPPSON, 1971) ont montré par une comparaison statistique des principales techniques d'extraction que les résultats ne dépendent pas seulement de la méthode utilisée, mais aussi des groupes envisagés et de la structure des sols étudiés. Il faudra donc utiliser les techniques les mieux adaptées à la recherche que l'on se propose de mener et ne pas hésiter à comparer les résultats obtenus de diverses manières, afin de compléter l'information. Dans le cas des larves d'insectes, il semble que de simples extracteurs de Tullgren ou de Macfadyen à air conditionné fournissent les meilleurs résultats pour les sols humides et riches en matière organique, tandis que dans les sols sableux, les méthodes mécaniques sont les plus utiles. Pour les sols argileux et glaiseux, toutes les techniques semblent fournir des résultats comparables.

2.2. Méthodes indirectes

Elles consistent à recueillir les adultes au moment où ils quittent le sol où s'est effectué le développement larvaire. Le piège d'émergence est la technique la plus efficace, surtout utilisé en grand nombre dans le même milieu pendant toute une saison (KRIZELJ, 1971; KRIZELJ et VERSTRAETEN, 1971; MATTHEY et al., 1981). Dans ces conditions, on peut souvent caractériser un sol par sa faune entomologique (Tableau 2).

Les pièges-trappes ou pièges Barber récoltent souvent des larves à la surface du sol.

Enfin, il ne faudra pas négliger la prospection des annexes du sol (souches, terriers, cavités naturelles, dessous de pierres, litières et mousses), ainsi que diverses annexes temporaires telles que cadavres et excréments.

2.3. Elevages

Ils sont effectués pour répondre à deux grands besoins:

- Reconnaître les espèces auxquelles appartiennent les larves par l'intermédiaire des adultes, donc de les décrire pour établir des tables de détermination.

- Etudier la biologie des espèces: régime alimentaire, vitesse de développement en fonction de la température, comportements.

Tableau 1. Extractions de larves de Diptères (Healey & Russel-Smith 1970)

Familles	Flottation (nouvelle technique)		Extracteur type Baermann		Appareil de Tullgren	
	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%
Cecidomyiidae	45	27.8	62	48.1	26	37.2
Chironomidae	40	24.9	20	16.5	12	17.4
Mycetophilidae	30	18.5	5	3.9	1	1.5
Dolichopodidae	24	14.9	-	-	-	-
Stratiomyidae	13	8.0	20	15.5	10	14.5
Otitidae	7	4.3	18	14.0	12	17.4
Tipulidae	1	-	4	3.1	2	3.0
Anthomyiidae	-	-	-	-	1	3.0
Muscidae	-	-	-	-	1	-
Empididae	1	1.8	-	-	-	-
Trichoceridae	1	-	-	-	-	-
Divers	-	-	-	-	4	6.0
Totaux	162	100	129	100	69	100

Tableau 2. Productivité et biomasse de certaines familles de Diptères mesurées à partir de pièges d'émergence (d'après Krizelj & Verstraeten, 1971)

Familles de Diptères	Charme		Coudrier		Prairie	
	Nombre ind/ha	Biomasse gr/ha	Nombre ind/ha	Biomasse gr/ha	Nombre ind/ha	Biomasse gr/ha
Psychodidae	16	2	18	2	684	75
Anisopodidae	2	3	146	200	18	25
Limnobiidae	240	552	586	1347	312	717
Tipulidae	16	208	4	52	0	0
Bibionidae	24	45	66	125	86	163
Mycetophilidae	254	152	224	134	10	6
Sciariidae	434	78	624	112	1860	335
Cecidomyiidae	470	99	910	191	2228	488
Ceratopogonidae	8	0	34	3	146	14
Chironomidae	52	20	10	4	1294	517
Empididae	154	277	212	381	464	835
Dolichopodidae	12	7	56	33	30	18
Lonchopteriidae	20	8	28	11	240	96
Phoridae	372	93	544	136	864	216
Lauxaniidae	90	108	30	36	0	0
Chloropidae	0	0	0	0	334	83
Anthomyiidae	30	60	16	32	104	208
Tachinidae	34	442	28	364	2	26
Totaux	2228	2154	5541	3163	8776	3822

Ces élevages se heurtent à de grandes difficultés, car il est presque impossible de recréer en laboratoire toutes les conditions de la nature, si bien que la mortalité est considérable, par exemple de l'ordre de 99% dans les élevages de larves de Tabanides (AUROI, 1981).

3. ROLE DES PRINCIPAUX GROUPES

Comme le montre le tableau 3, de nombreux ordres d'insectes ont des représentants dans le sol. Mais les deux ordres les plus importants sont les Diptères et les Coléoptères.

3.1. Diptères

BRAUNS (1954) énumère 44 familles de Diptères dont les larves sont édaphiques, sur 121 familles. Ces larves rivalisent aisément avec celles des Coléoptères dans les sols humides, mais elles ont moins de succès dans les sols secs. Selon les sols, on estime qu'il y a de 250 à 1000 larves de Diptères par m², représentant une biomasse allant jusqu'à 70 kg à l'ha. En cas de pullulation, les larves de Tipules peuvent représenter plusieurs centaines de kg/ha et deviennent alors des pestes.

Les sols les plus favorables semblent les mors et les moders, parfois aussi appelés mulls à insectes (KEVAN, 1962). Leur répartition est souvent hétérogène, ce qui entraîne une mauvaise estimation de leurs populations. Elles sont le plus souvent lucifuges et craignent la chaleur, par contre, elles résistent bien au froid.

Seules quelques familles ont des larves réellement fousseuses (Tipulidae, Bibionidae). La plupart sont phytosaprophages et se rencontrent dans les horizons supérieurs du sol. On constate souvent des préférences alimentaires: racines, bois mort, champignons, etc.). D'autres sont coprophages ou nécrophages. D'autres encore sont prédatrices, et quelques-unes parasites (Tableau 4).

Leur influence sur la décomposition des débris végétaux est très grande, en particulier celle des Bibionidae (D'AGUILAR et BESSARD, 1962; SZABO et al., 1964) et des Tipulidae. L'action des larves de Diptères sur l'humification est certainement sous-estimée et, bien que limitée dans le temps, elle est plus intense que celle des Microarthropodes.

3.2. Coléoptères

Leurs larves sont très nombreuses également, mais leur action dans la formation du sol est nettement moins importante que celle des Diptères. Quelque 80% des larves de Coléoptères du sol sont en effet des prédatrices, et leur rôle consiste surtout à maintenir l'équilibre au sein de la pédo-faune. Par contre, ils constituent d'utiles indicateurs pédo-biologiques, d'autant plus que certaines espèces, strictement endogées, présentent un fort endémisme (COIFFAIT, 1960). D'après cet auteur, les sols les plus favorables au développement de ces espèces sont ceux ayant une teneur élevée en éléments fins (argiles, limons), tels que les sols bruns forestiers ou les rendzines, tandis que les sols tourbeux n'abritent guère ces insectes (Tableau 4).

Tableau 3. Données biologiques concernant les larves de dernier stade des principaux ordres représentés dans les sols de Suisse.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Coléoptères	m-M	0	0	0	0	++	0	0	0	0	0	0
Dermaptères	M	0	0	0	0	+	0	0			0	
Dictyoptères	M	0				+		0			0	
Diptères	m-M	0	0	0	0	+	0	0	0		0	
Hétéroptères	m-M	0	0	0	0	+	0		0		0	
Homoptères	m	0	0			++			0	0	0	0
Hyménoptères	m-M	0	0		0	++	0				0	
Lépidoptères	M	0	0			+			0	0	0	
Mécoptères	M	0				+	0				0	
Névroptères	M	0				+	0				0	
Orthoptères	M	0				+			0	0		0
Thysanoptères	m	0	0			+			0		0	
Trichoptères	M	0				+		0			0	

1 = taille
m = mésofaune
M = macrofaune

Milieux : 2 = litière et mousses
3 = horizons A
4 = bois mort
5 = pierres

6 = abondance : ++ = abondants
+ = présents

Régimes alimentaires : 7 = prédateurs
8 = saprophages
9 = phytophages

Biologie : 10 = géophiles inactifs
11 = géophiles actifs
12 = géobiontes

Tableau 4. Régimes alimentaires des larves de Diptères et de Coléoptères

Diptères	A	B	C	D	E	Coléoptères	A	B	C	D	E
Dolichopodidae	0					Cicindelidae	0				
Empididae	0					Carabidae	0				
Tabanidae	0					Histeridae	0				
Xylophagidae	0					Pselaphidae	0				
Tachinidae	.					Scydmaenidae	0				
						Drilidae	0				
Ceratopogonidae		0				Cantharidae	0				
Chironomidae		0				Meloidae	0				
Anisopodidae		0				Staphylinidae	0		.		
Scatopsidae		0				Elateridae	0		.		
Lonchopteridae		0				Alleculidae	0		.		
Borboridae		0									
Lonchaeidae		0				Silphidae		0			
Sepsidae		0				Cucujoidea		0			
Mycetophylidae		0			.	Tenebrionidae		0			
Sciariidae		0			.	Ptiliidae		0			
Stratiomyidae		0			.	Trogidae		0			
Phoridae		0			.	Scarabaeidae		0	.		
Bibionidae		0	.			Hydrophilidae		0	.		
Trichoceridae		0	.								
Tipulidae		0	0			Cerambycidae			0		
Sapromyzidae		0	0			Curculionidae			0		
						Dascillidae			0		
Agromyzidae			0								
Chloropidae			0								
Psilidae			0								
Rhagionidae				0							
Therevidae				0							
Limoniidae				0							
Asilidae				0							
Syrphidae				0							
Muscidae				0							
Cecidomyiidae				0							
Anthomyiidae				0							
Calliphoridae				0							

A Prédateurs
B Saprophages
C Phytophages
D Polyphages
E Autres régimes

0 Régime principal
. Régime secondaire

4. ECOLOGIE

4.1. Catégories écologiques

On peut classer les animaux du sol, et par conséquent les larves d'insectes, en se basant sur leurs caractéristiques biologiques, comme dans les trois exemples suivants:

a) Constance du séjour dans le sol.

Pour quelques espèces, le sol est un abri permanent, de l'oeuf à l'adulte (géobiontes). Pour d'autres, il ne représente qu'un refuge temporaire (géophiles inactifs). Entre ces deux extrêmes, on trouve de nombreux insectes qui passent dans le sol leur vie larvaire et nymphale (géophiles actifs). Les Diptères et les Coléoptères appartiennent à ce dernier groupe.

b) Localisation dans le sol et ses annexes: voir figure 1.

c) Selon les régimes alimentaires: voir tableaux 3 et 4.

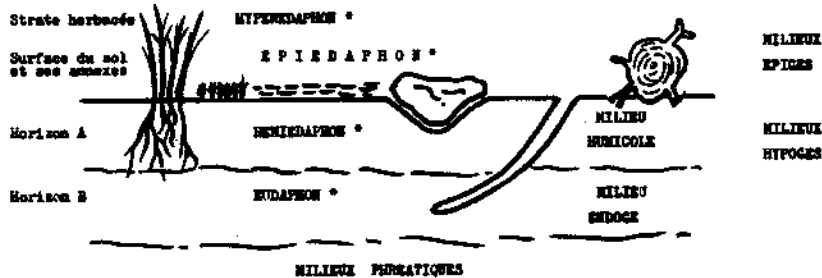


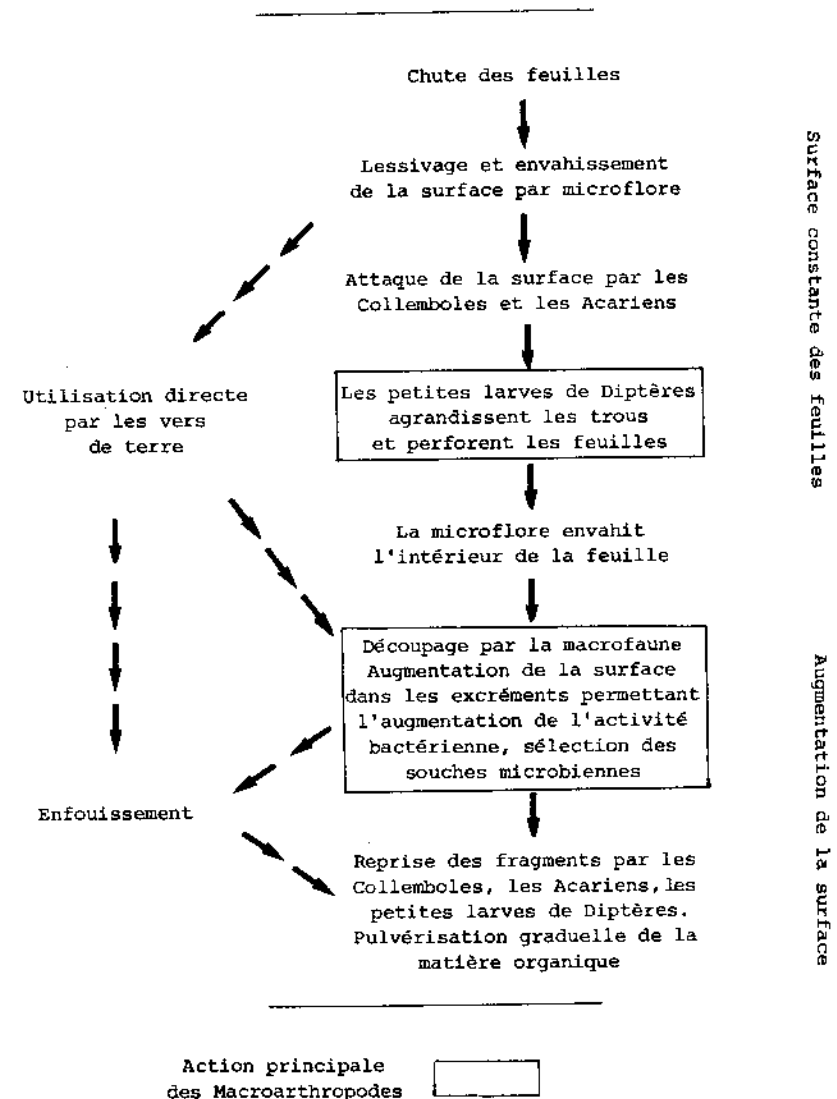
Figure 1. Situation des communautés du sol (*)

4.2. Rôle des décomposeurs (fig. 2)

La quantité de matière organique morte (surtout végétale) tombant sur le sol est très importante. Pour une hêtraie de la région parisienne, LEMEE (1978) l'estime à près de 500 gr au m². Cette matière végétale, en particulier les feuilles, est lessivée par la pluie et envahie en surface par la microflore. Collemboles et Acariens attaquent alors la litière et perforent l'épiderme. De petites larves de Diptères (Sciaridae, Mycetophilidae) agrandissent les trous et traversent la feuille de part en part, permettant ainsi l'envahissement de l'intérieur de la feuille par la microflore. C'est alors qu'interviennent les grandes larves de Diptères (Tipulidae, Bibionidae...) qui, aidées par d'autres macroinvertébrés (Diplopedes, Isopodes, Limaces...), découpent les feuilles en menus morceaux, augmentant ainsi de 15 à 20 fois la surface initiale, ce qui permet un développement plus rapide des Bactéries. Cette augmentation de la surface de la litière par découpages successifs est sans doute la contribution la plus importante des macroinvertébrés à la formation du sol. Les larves d'insectes, en particulier de Diptères, prennent une part considérable et souvent méconnue dans ce processus.

Ces fragments, de plus en plus petits, ainsi que les crottes, sont

Figure 2. Dégradation de la litière en milieu forestier



absorbés et réabsorbés par les Microarthropodes (Collemboles, Acariens, petites larves de Diptères) qui accentuent de plus en plus la pulvérisation de la litière. Ce passage à travers une succession de tubes digestifs a encore une conséquence importante: il favorise le développement de certaines souches bactériennes et induit une succession d'escouades dans les crottes en fonction des modifications chimiques subies par la nourriture qui leur sert de substrat (augmentation de la teneur en lignine, diminution de la cellulose, donc humification de la litière). Par la mesure du dégagement de CO₂, on a montré que l'activité bactérienne est sept fois plus intense sur des crottes de larves d'insectes que sur des feuilles entières, mais qu'elle est peu supérieure à celle déployée sur des feuilles broyées mécaniquement (VAN DER DRIFT et WITKAMP, 1960).

Cela montre bien qu'on ne peut dissocier l'activité de fragmentation des larves d'insectes de l'activité microbienne dans la dégradation de la litière.

4.3. Action mécanique des larves

Les macroinvertébrés exercent sur le sol une action de brassage qui, pour n'être pas aussi importante que celle des vers de terre - qu'elle peut d'ailleurs remplacer - n'en est pas pour autant négligeable. Elle consiste surtout en un ensevelissement de matières organiques diverses: feuilles mortes (Tipulidae, Bibionidae), excréments de Vertébrés (Scarabaeidae), cadavres (Silphidae) et dépôts de crottes dans le sol.

Ainsi, au Parc national suisse, la densité numérique des Coléoptères coprophiles peut atteindre 1380 individus / kg de matière fécale sèche de cerf.

En outre, les galeries creusées par les larves améliorent la circulation de l'air et de l'eau dans la partie superficielle du sol et facilitent le passage à plus grande profondeur des Microarthropodes.

4.4. Action des larves prédatrices

Selon leur taille, les larves prédatrices se nourrissent de Microarthropodes, d'autres larves d'insectes, de vers de terre ou de mollusques. Elles contribuent ainsi, surtout lorsqu'elles sont spécialisées, au maintien dynamique des équilibres biologiques du sol.

5. CONCLUSION

Dans cet article d'information générale, destiné avant tout aux non-spécialistes de la zoologie du sol, nous avons voulu montrer l'importance des larves d'insectes supérieurs dans la vie des sols. L'action essentielle des saprophages consiste en la fragmentation grossière de la matière organique morte, étape indispensable dans la partie biologique des cycles biogéochimiques. Selon les milieux, cette action se combine à celle des Diplopodes et des Isopodes, ou la remplace. Les prédateurs, eux, contribuent puissamment à maintenir l'équilibre dans les biocénoses du sol. Nous avons aussi voulu montrer les grandes difficultés techniques auxquelles se heurte l'étude de ces larves, difficultés au premier rang desquelles

il faut mentionner la systématique, encore très mal connue, chez les Diptères en particulier.

6. BIBLIOGRAPHIE

- AUROL, C. (sous presse). Expérimentation d'une méthode d'élevage pour les larves d'*Hybomitra bimaculata* (Macquart) (Diptères, Tabanidae). Bull. Soc. neuch. Sc. nat. 104.
- BIERI, M., DELUCCHI, V. et LIENHARD, C. 1978. Ein abgeänderter Macfadyen-Apparat zur dynamischen Extraction von Bodenarthropoden. Mitt. Schweiz-Ent. Ges. 51 : 119-132.
- BRAUNS, A. 1954. Terricole Dipterenlarven. Mutterschmidt. Göttingen.
- COIFFAIT, H. 1960. Les Coléoptères du sol. Act. Sci. Ind. Hermann. Paris.
- D'AGUILAR, J. et BESSARD, A. 1962. Activité biologique des larves de *Bibio* dans divers composts. In : Soil organisms. North Holland Publ. Comp. Amsterdam.
- EDWARDS, C.A. et FLETCHER, K.E. 1971. A comparison of extraction method for terrestrial Arthropods. In : PHILLIPSON, J. (ed) IBP Handbook 18. Soil Ecology. Blackwell. Oxford.
- HEALEY, I.N. et RUSSEL-SMITH, A. 1970. The extraction of fly larv from woodland soils. Soil Bio. Biochem. 2 : 119-129.
- KEVAN, D.K. Mc. E. 1962. Soil animals. Witherby. Londres.
- KRIZELJ, S. 1971. Recherches sur l'écosystème forêt. Série C. La chênaie à *Galéobdolon* et à *Oxalis* de Mesnil-Eglise (Férage). Méthodes d'étude des entomocénoses forestières. Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. 47 (6) à 1-10.
- KRIZELJ, S. et VERSTRAETEN, C. 1971. *ibid.* Etude de l'entomofaune circulante. *Ibid.* 47 (26) : 1-37.
- LEMEE, G. 1978. La hêtraie naturelle de Fontainebleau. In : LAMOTTE, M. et BOURLIERE, F. Ecosystèmes terrestres : 75-128. Masson. Paris.
- MATTHEY, W., DETHIER, M., GALLAND, P., LIENHARD, D., ROHRER, N. et SCHIESS, T. (sous presse). Etude écologique et biocénotique d'une pelouse alpine. Bull. Ecol.
- SZABO, I., MARTON, M. et PARTAI, G. 1964. Micro-milieu studies in the A-Horizon of a mull-like rendzina. In : Soil Micromorphology : 33-45. JONGBERIUS, A. ed. Elsevier. Amsterdam, Londres et New-York.
- VAN DER DRIFT, J. et WITKAMP, M. 1960. The significance of the break-down of oak-litter by *Enoicyla pusilla* Burm. Arch. neer. Zool. 13 : 486-492.