

Université de Toulouse II Jean Jaurès
Master 1 ASE2P — Arts, Sociétés et Environnements de la Préhistoire et de la
Protohistoire, Europe, Afrique

2022-2023

La bioturbation des sols par les invertébrés et son impact en contexte
archéologique



Présenté par
Valaurys Van Landuyt

Sous la direction de
Pierre Moret

Table des matières

Remerciements	2
Introduction	4
I. Comprendre la bioturbation des sols ; des notions générales	5
1.1 <i>Définitions et concepts clés</i>	5
1.1.1 Pédologie et sédimentologie, différentes approches de l'étude des sols.....	5
1.1.2 La bioturbation, définition et mécanisme.....	6
1.1.3 Horizons pédologiques, couches stratigraphiques... Sémantique du vocabulaire inhérent à la présente étude.....	6
1.1.4 Caractérisation et distinction des sols et des horizons pédologiques.....	7
1.2 <i>Les invertébrés impliqués dans la vie des sols</i>	8
1.2.1 Lombrics, rôles et impacts.....	8
1.2.2 Insectes : diversité écologique et agents géomorphiques.....	11
1.2.2.1 Termites.....	11
.....	13
1.2.2.2 Fourmis.....	14
1.2.2.3 Autres hyménoptères.....	15
1.2.2.4 Coléoptères.....	15
II. La bioturbation des sols en contexte archéologique, ses effets, et comment en évaluer son impact	18
2.1 <i>Les effets de la bioturbation en contexte archéologique</i>	18
2.1.1 Par les lombrics.....	18
2.1.2 Par les termites.....	20
2.1.3 Par les fourmis.....	21
2.1.4 Par les coléoptères.....	21
2.2 <i>Les sites archéologiques à risque</i>	22
2.3 <i>Comprendre les facteurs aggravants</i>	22
2.3.1 Pour les lombrics.....	22
2.3.2 Pour les termites.....	25
2.3.3 Pour les fourmis.....	26
2.3.4 Pour les scarabées bousiers.....	27
III. Vers une typologie des traces de la bioturbation par les invertébrés	28
3.1 <i>Biosphéroïdes</i>	28
3.2 <i>Turricules et granules</i>	30
3.3 « Stone-lines ».....	32
.....	32
3.4 <i>Taphonomie et ichnotraces</i>	33
3.4.1 Galeries.....	33
3.4.2 Sur les artefacts.....	35
Conclusion	38
Bibliographie	40

Remerciements

Je tiens à exprimer ma gratitude envers les personnes qui m'ont accompagné lors de la réalisation de ce mémoire. Tout d'abord, je remercie profondément mon directeur de recherche, monsieur Pierre MORET, pour son précieux encadrement tout au long de ce parcours. Vos conseils et votre expertise, ainsi que votre bienveillance ont été essentiels au déroulement de mes recherches et à la rédaction de ce travail.

J'aimerais également exprimer ma reconnaissance envers les membres du laboratoire TRACES qui ont généreusement accordé leur temps et leurs connaissances pour participer à des entretiens et des rendez vous. Mathieu LEJAY, Sarah PARRILLA, Thomas PERIN et Isabelle CARRERE, qui m'ont tout particulièrement accordé des entretiens enrichissantes. Je remercie Pierre-Yves MILCENT pour m'avoir accordé sa confiance.

En dehors du cadre académique, j'adresse des remerciements chaleureux à mon frère Alec, pour son soutien et son aide tout au long de cette année, sans qui je n'aurais pas pu entretenir cette motivation et ce plaisir de la recherche et de l'échange. Enfin, à mes amies de promotion, pour l'entraide, l'écoute et le soutien que nous avons partagé.

Introduction

Les interactions entre les organismes vivants et leurs environnements a toujours suscité un grand intérêt dans de nombreuses disciplines (biomimétisme, architecture, sociologie, écologie...) et depuis le XIX^e siècle, en archéologie. Parmi les processus écologiques essentiels et sans interruptions, la bioturbation (mouvement des sols suite à une activité biologique, racines, terriers, etc) des sols par les invertébrés est prépondérante, les invertébrés jouant un grand rôle dans les écosystèmes terrestres. Mais malgré sa reconnaissance comme un facteur important sur les structures et les compositions des sols, son impact demeure peu exploré dans la littérature archéologique. Souvent évoquée, la présence d'invertébrés bioturbateurs (lombrics, termites, fourmis et coléoptères coprophages) n'est pourtant que très peu étudiée et souvent mal comprise lors de l'interprétation d'un contexte archéologique.

Cette étude vise donc à soulever l'importance de la bioturbation des sols par les invertébrés en contexte archéologique, sous la forme d'une revue de littérature, compilant les études archéologiques portant sur le sujet, mais aussi en ajoutant un regard écologique, qui se révèle crucial comme première étape de compréhension du comportement des invertébrés, de leurs écosystèmes, et de leurs impacts. Une meilleure compréhension des facteurs favorisant la bioturbation (quels environnements favorables, quelles structures de sol favorables, etc.) ainsi qu'une « typologie » des différentes traces de bioturbation, pourrait aujourd'hui permettre une meilleure compréhension et une meilleure évaluation du potentiel impact de la bioturbation par les invertébrés sur un site archéologique, en fournissant une idée des environnements les plus à même de subir, ou d'avoir subi, de la bioturbation.

En premier lieu, nous rappellerons les concepts et définitions encadrant notre sujet. Dans une deuxième partie, nous aborderons précisément quels sont les impacts de la bioturbation observés en archéologie, et comment les évaluer à travers des données écologiques, ce qui nous conduira à aborder la question du risque de bioturbation en nous appuyant sur des études non-archéologiques. Cette double approche par le biais de l'archéologie et de l'écologie nous permettra de répondre à notre problématique et de mieux saisir l'impact de la bioturbation par les invertébrés en archéologie. Enfin, en dernier lieu, nous fournirons une typologie des traces de la bioturbation. Entre ichnotraces de galeries, ou particules sédimentaires observables en lames minces, cette dernière partie offrira un répertoire de traces indiquant la présence passée ou active d'agents invertébrés bioturbateurs.

I. Comprendre la bioturbation des sols ; des notions générales

1.1 Définitions et concepts clés

Afin d'introduire le présent travail, l'explication des termes du sujet est cruciale afin de clarifier la portée de l'objet de cette étude, et les domaines dans lesquels celle-ci se développe. Préciser des termes techniques comme la bioturbation, la pédologie et ses horizons, vise à servir de contexte général à cette étude et à définir précisément les bases sur lesquelles ma problématique repose, afin de mieux permettre de prendre en main ce pan de la recherche. L'étude de la bioturbation des sols par les invertébrés en contexte archéologique requiert un regard vaste, allant de l'étude de la pédologie, de la sédimentologie, jusqu'à s'attarder sur des publications d'écologie, et d'agrobiologie.

1.1.1 Pédologie et sédimentologie, différentes approches de l'étude des sols

Interface majeure de la géosphère, hydrosphère, climatosphère et biosphère, le sol enregistre toutes les traces, écologiques, anthropiques, biologiques... Il devient possible à travers des échantillonnages par carottiers de reconstituer des paysages passés, de retracer des grands changements climatiques, de témoigner de traces de vies anthropique ou faunique (Pomel 2008). D'abord étudiés comme une branche de la géologie, les sols sont à ce jour étudiés à plusieurs échelles, à travers plusieurs disciplines, les deux principales étant la pédologie et la sédimentologie ; La première est l'étude scientifique des sols, (pédo-, du grec *pédon*, « sol ») et l'autre l'étude scientifique des particules sédimentaires.

La pédologie a pour but d'étudier les sols et leur formation, ainsi que leur classification, leur distribution géographique et leurs usages anthropiques. Ces processus s'évalueront à travers l'altération des roches, la formation de l'argile, du limon... ainsi qu'à la décomposition de matière organique. Les propriétés physiques et chimiques des sols sont elles aussi évaluées, leur structure, texture, ou bien leur teneur nutritive seront des éléments observés.

La sédimentologie quant à elle s'en tient à l'étude des particules minérales et organiques qui composent les sols. L'examen de leur formation amène les sédimentologues à étudier l'érosion, le transport et l'agglomération des sédiments. Tout comme pour la pédologie, les propriétés physiques et chimiques sont analysées, comme la taille des particules, leur porosité, leur perméabilité...

Ces deux disciplines seront d'égale importance pour la présente étude. L'étude des horizons pédologiques permet de comprendre l'action d'agents bioturbateurs, tandis que la sédimentologie met en évidence la façon dont certains invertébrés lors de leurs activités en viennent à modifier remarquablement la structure sédimentaire d'un sol à travers leur décomposition, leurs déjections, ou bien la formation d'humus.

1.1.2 La bioturbation, définition et mécanisme

Ainsi, pour débiter, ce que l'on appellera dans le présent travail « bioturbation » désigne un processus multiscalair d'origine biologique, incarnant le mouvement des sols et des sédiments, et attribuable à l'activité des organismes vivants lorsque ceux-ci remuent et remanient les particules sédimentaires. Il est multiscalair, car observable à plusieurs échelles, aussi bien sur des surfaces retournées par des mammifères, qu'au sein de la lithosphère à travers des déjections d'organismes de petite taille. Nous parlerons de « bioturbation lente » à propos de la croissance des plantes et de leur pénétration dans les sols (Baize *et al.* 2013), à l'inverse d'autres agents de l'écosystème comme les lombrics ou les termites, dont l'activité physique a sur les sols des effets plus rapides, souvent visibles à l'œil nu. Le mécanisme de la bioturbation est aussi bien physique que chimique, car il agit à la fois sur le mouvement des sols et sur leur structure même (Gabet *et al.* 2003) sous l'effet des déjections d'animaux, riches en nutriments, ou de la sécrétion par les racines des végétaux de matières carbonées, que l'on appelle rhizodépôts (carbone issu de la photosynthèse qui constitue la principale source de carbone pour les sols) (Baize *et al.* 2013). Dans toutes ses formes, la bioturbation des sols reflète l'action du mouvement, du remaniement, du changement de ceux-ci, par des facteurs biologiques (Balek 2002), entraînant un mouvement des volumes terrestres aussi bien qu'un déplacement d'objets ou d'artefacts (Wood et Johnson 1978).

1.1.3 Horizons pédologiques, couches stratigraphiques... Sémantique du vocabulaire inhérent à la présente étude

Le terme « horizon pédologique » se trouve être au centre de l'étude des sols. Un horizon se définit par des profils, des volumes, de sols suffisamment homogènes, avec une « hétérogénéité dans le détail » (Encyclopaedia Universalis 2016) formant des agrégats distincts. Notre étude faisant appel à des disciplines extérieures à l'archéologie, nous serons amenés à utiliser assez largement ce terme d'horizon, lors d'analyse de publications d'agrobiologie ou de sédimentologie. Les géodrilologues (chercheurs étudiant les lombrics) ont notamment régulièrement recours à cette terminologie. Il convient de mettre au point une distinction précise : la notion d'horizon pédologique se différencie de celle de couche stratigraphique par l'usage qu'on en fait dans un contexte disciplinaire différent. Pour l'archéologue, une couche stratigraphique est avant tout, indépendamment de sa composition

(sédiments, roches, matériaux de construction...) et de son mode de formation (naturel ou anthropique), une unité temporelle qui s'inscrit dans une séquence chronologique. Un horizon pédologique ne se définit pas d'abord par sa temporalité, mais par sa place dans un processus biologique, chimique, et physique de formation du sol. Les horizons pédologiques nous informent donc sur l'environnement présent et passé, alors que les unités stratigraphiques apportent des informations sur la temporalité d'un impact anthropique. Ainsi, il faudra tout du long de notre étude distinguer ces deux termes propres à leur discipline.

1.1.4 Caractérisation et distinction des sols et des horizons pédologiques

Discuté très largement depuis les années 2010, la caractérisation des horizons pédologiques a été revisitée à plusieurs reprises dans les quinze dernières années, notamment en 2006 avec le FAO Guidelines for Soil Description (Jahn 2006), en 2009 avec le Australian Land and Soil Survey Field Handbook, suivi du USDA Field Book for Describing and Sampling Soils en 2012, pour enfin aboutir très récemment en 2022, au World Reference Base for Soil Resources, 4^e édition.

Afin de respecter les plus récentes études et mises à jour apportées sur le sujet, nous suivrons ici le WRB de 2022, dont les informations données dans les chapitres 10.1 et 10.2 agiront comme appui principal quant à la détermination et la dénomination exacte des horizons dans la présente étude.

Nom	Caractéristiques visuelles et chimiques
O	Horizon organique
A	Horizon mixte composé de minéraux et d'humus
E	Horizon lessivé. L'eau s'y infiltre. Perte de d'argile, de Fe, Al, et de matière organique
B	Horizon d'accumulation riche en argile, Fe et Al
C	Horizon de roche-mère peu altérée
R	Horizon de roche-mère non altérée.

Tableau 1: Tableau récapitulant les principaux horizons pédologiques et leurs caractéristiques

1.2 Les invertébrés impliqués dans la vie des sols

D'abord reconnus comme un groupe taxonomique au sein de la classification du vivant, les invertébrés sont depuis peu considérés comme un groupe paraphylétique (embranchement comprenant l'ancêtre commun, mais pas tous ses descendants), et ne sont plus en phylogénie -selon les critères de classification actuels- en opposition avec les vertébrés. Cependant, même si elle ne recouvre pas un ensemble scientifiquement cohérent du point de vue phylogénétique, la notion d'invertébré reste couramment utilisée dans les études environnementales.

Ce vaste ensemble comprend une diversité d'organismes caractérisés par l'absence de vertèbres, parmi lesquels nous retrouverons les arthropodes (insectes, arachnides, myriapodes, crustacés... qui totalisent 80 % des espèces animales connues), les annélides (vers segmentés, lombrics, sangsues...), les nématodes et plathelminthes (vers ronds non segmentés et vers plats), ainsi que d'autres ordres tels que les échinodermes, les cnidaires ou les spongiaires.

Les invertébrés, dans toute leur diversité, jouent un rôle crucial d'acteurs écologiques dans les écosystèmes terrestres et aquatiques, où ils remplissent des fonctions de pollinisateurs, prédateurs, décomposeurs... Dans cette étude nous ne prendrons pas en compte la bioturbation des sols en contexte marin et aquatique par les mollusques et crustacés, gardant comme seul sujet les arthropodes et certains annélides. Bien que le rôle des invertébrés marins lors de la bioturbation de sols aquatiques soit étudié en sédimentologie ([Mustajärvi 2019](#)), nous avons décidé de les exclure de ce mémoire d'étude, afin de se concentrer sur des contextes archéologiques de terre ferme.

Nous pourrions dès lors nous consacrer à quatre types d'invertébrés : les lombrics, les termites, les fourmis ainsi que les coléoptères.

1.2.1 Lombrics, rôles et impacts

Très largement étudiés depuis les années 1970, avec les premiers travaux de Marcel Bouché, les lombrics (*Lumbricina*) forment un sous-ordre des vers annélides. Présents dans une variété d'environnements et de climats, notamment les sols forestiers, les prairies, les zones humides et les régions arides, il convient en archéologie d'accepter l'axiome suivant : de nombreux sols archéologiques ont vécu, et vivent sous l'action du mouvement des sols par des vers de terre, comme nous le verrons dans notre deuxième partie. Les lombrics se déplacent dans le sol et se nourrissent de matière organique végétale. Après la digestion, ce sont des déjections sous forme de turricules déposées à la surface du sol où dans les galeries souterraines qui agiront comme un des effets de la bioturbation : la formation de terre végétale.

Répartis en “groupes écologiques” depuis les années 1970 (Bouché 1972), appelés anéciques, endogés, épigés, épi-anéciques, épi-endogés, endo-anéciques et intermédiaires, les vers de terre sont classés puis étudiés selon ces catégories écologiques qui nous informent sur la taille, le régime et la profondeur d’enfouissement de l’individu. Les trois groupes principaux sont les suivants :

- Anéciques : ces vers de grande taille ont un secteur d’activité profond et vertical.
- Endogés : de taille moyenne, ces lombrics créent des galeries relativement horizontales et peu profondes.
- Épigés : ces vers de petite taille restent sous la couche superficielle de litière ou d’humus, et ne s’enfoncent presque pas dans le sol.

Cependant, ces “rangements” des vers selon des catégories fonctionnelles et écologiques bien précises restent encore difficiles et parfois débattus (Bottinelli *et al.* 2020, Capowiez *et al.* 2022) et donc à considérer avec précaution. Tous les individus d’une même espèce ne respecteront pas forcément ses critères généraux d’attribution à un groupe. La présence de sous-catégories (épi-anéciques, intermédiaires, etc...) n’est pas utilisée afin de catégoriser ces individus “divergents”, mais bien pour organiser les espèces dont la taille, le régime ou les actions n’étaient pas systématisables dans les premiers groupes créés par Bouché. Malgré ces réserves, à titre de tendances générales, il nous arrivera de nous référer dans la suite de ce travail aux trois grandes catégories d’anéciques, d’endogés et d’épigés.

Lavelle (1988) a apporté une autre distinction écologique chez les lombrics endogés, selon leurs capacités à s’alimenter dans des environnements différents. Des vers « polyhumiques » s’alimentent de toutes les petites concentrations organiques. Les vers « mésuhumiques » vivent dans les 10 à 15 premiers centimètres du sol, sans distinguer les particules minérales et organiques lors de l’alimentation. Enfin, les endogés « oligohumiques » peuvent se nourrir de sols pauvres des régions tropicales, allant jusqu’à 30 à 40cm sous la surface. Cette dernière catégorie sera la plus proche des vers anéciques, et est avec eux la principale cause de bioturbation en zones tropicales.

Selon leur catégorie écologique et les facteurs environnementaux favorables à la présence et à la forte activité des lombrics, certaines observations ont pu documenter une profondeur d’action pouvant aller jusqu’à 6m dans les meilleures conditions (Scully 1942). Les vers anéciques et endogés sont les principaux acteurs de bioturbation sur des larges quantités de sols, et cette activité mène à de grands déplacements de volumes terrestres. Darwin a été la première personne à documenter dès le début des années 1870 la formation de la terre végétale par l’action des vers de terre. Il creusa en 1871 un sondage afin d’observer la formation de la terre à travers l’action des vers. Il documenta au début de cette expérience un gazon de 1,27 cm, une terre végétale, non rocheuses, de 6,35 cm - ce volume de terre végétale organique correspond à ce que l’on appelle

aujourd'hui l'horizon O - et en dessous de cette terre végétale, une quantité de terre argileuse, remplie de roches et de silex. Après trente ans d'observation, Darwin documenta une formation de terre végétale d'une épaisseur de 0,21cm par an. [Butt et al. \(2016\)](#), lors d'une étude portée sur le même terrain, rapporteront une formation de terre végétale de 173g/m² en moyenne par an, soit une quantité plus élevée que celle documenté par Darwin 150 ans plus tôt. D'autres études apporteront des données et des sources complémentaires pour mieux mesurer l'effet de la formation et du déplacement des sols par les lombrics. [Humphreys et Mitchell \(1988\)](#) estiment qu'en environ 1000 ans, la quantité de terre remontée à la surface depuis des horizons profonds par des lombrics peut aller jusqu'à 7000 mm, soit 0,70 cm y⁻¹, ce qui est plus que ce qu'avait observé Darwin. [Humphreys \(1981\)](#) documentait une masse de 133g/m² y⁻¹ déplacée à la surface par les lombrics, avec un remaniement complet des 30 premiers centimètres de sol (horizon O et A) tous les 430 ans. [Shaler \(1891\)](#) estime que les lombrics ajoutent une couche de 0,25 cm à la surface du sol tous les ans, et [Langmaid \(1964\)](#) observe qu'après 4 ans d'observation d'un sol dans lequel des vers avaient été ajoutés, les horizons A et E avaient disparus pour ne former qu'un épais horizon A. [Capowiez et al., en 2014](#), ont mené une étude sur l'impact de l'abondance de lombrics verts (*A. chlorotica*) sur l'infiltration des eaux. Cette étude a montré que cette espèce influençait bel et bien la capacité d'un sol à retenir l'eau. Dans 30 cylindres de 20cm de longueur et 11,8cm de diamètre ont été déposés des sols provenant des 20 premiers centimètres d'un sol limoneux au pH de 8.3. L'étude montre graphiquement l'importance du déplacement des lombrics dans les sols, en seulement 4 semaines (voir *fig.1*)

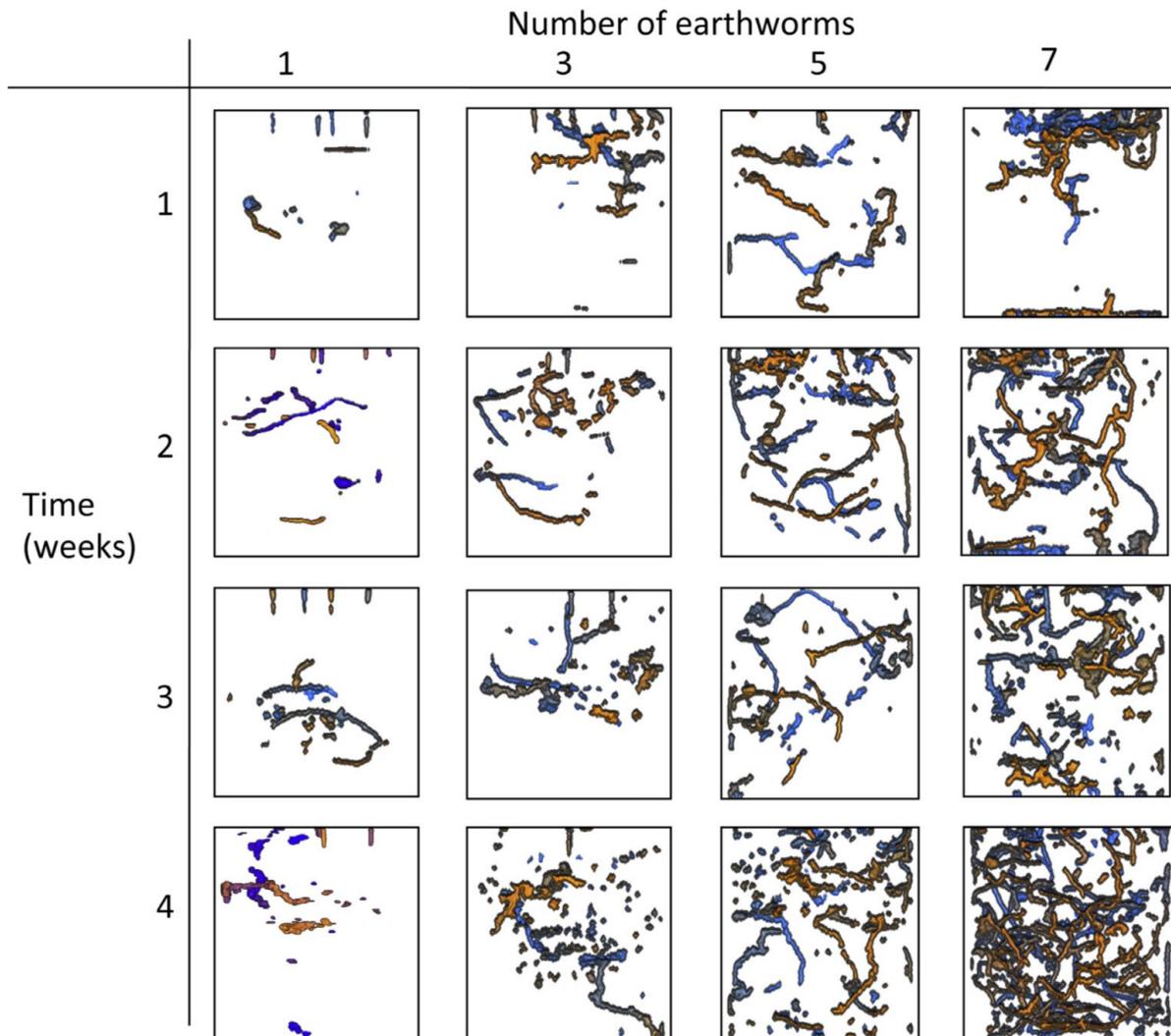


Figure 1: ©Capowiez et al. 2014 Reconstruction 3D des galeries souterraines du *A. chlorotica* selon le temps passé et la densité d'individus.

1.2.2 Insectes : diversité écologique et agents géomorphiques

Le groupe de loin le plus diversifié au sein des invertébrés reste les insectes, et parmi eux, ceux qui nous intéresseront ici : les termites (ordre des blattoptères) les fourmis (ordre des hyménoptères) et les scarabées (ordre des coléoptères).

1.2.2.1 Termites

Les termites, représentants de l'ordre des Blattoptères (et non des Isoptères, après mise à jour des études morphologiques), ont un caractère dit eusocial, terme désignant un type d'organisation sociale par castes chez les animaux, comme aussi chez les fourmis, les abeilles et guêpes. Selon leur écologie, et particulièrement leurs habitudes de nidification et habitudes alimentaires, on peut diviser les termites en deux groupes : les « One-piece type termites » (OP) et les « Multiple-pieces

type termites » (MP) (Abe et Higashi 1997, Korb 2008). Le premier groupe vit à l'intérieur de leur apport alimentaire, généralement une souche d'arbre ou un support boisé qui sert de nourriture et d'abri. Le deuxième groupe se développe dans des nids structurés plus ou moins séparés des zones de forages (Korb 2008). L'importance du support de ces deux types écologiques de termites détermine la longévité d'une colonie, là où une colonie de termites OP est limitée par la taille et la qualité du bois dans lequel elle vit, des termites MP pourront dépendre de ressources extérieures à leurs nids.

La construction des termitières est à but de nidification, afin de protéger la reine de la colonie ainsi qu'a se protéger de prédateurs et d'intempéries. A l'aide de leur salive, les termites ramollissent des particules sédimentaires afin de faciliter le creusement ainsi que l'édification de la structure du nid. Les termites consomment tout ce qui contient de la cellulose (bois, végétaux, laine,...) et on les retrouve donc dans des zones boisées, au apports riches en cellulose.

Le sujet de la bioturbation par les termites est un thème très largement étudié dans des travaux aux buts agricoles ou écologiques (Wood 1988, Lobry de Bruyn et Conacher 1990). Ces études ont pu documenter grand nombre de données qu'il sera intéressant d'exploiter en archéologie ; la taille des termitières, leur densité, la quantité de sols remaniés, la distribution des particules sédimentaires, ainsi que des analyses chimiques. Lobry de Bruyn et Conacher (1990) documentent les termitières de différentes espèces de termites, et rapportent des termitières allant jusqu'à 70 cm de hauteur pour un diamètre de 40 cm, avec une densité à l'hectare de 500 termitières, et un quantité de sol remanié à l'année allant jusqu'à 0,48 m³ pour l'espèce *Tumulitermes hastilis*. Pour l'espèce *Nasutitermes triodiae*, les termitières sont hautes de 5 m avec des diamètres de 2 m. Chez les *Macrotermes bellicosus* (plus grande termite recensée, les reines mesurant jusqu'à 1,10 cm), se sont des termitières de 9 m de hauteur pour 30 m d'étendue qui sont observées, faisant d'elles les termites dont l'activité de bioturbation est la plus vaste. Lepage (1984) observe que cette espèce forme des termitières de 1 m en 2 à 3 ans, puis de 3 m en 8 à 10 ans, grandissant donc de 0,21 m³ en moyenne par an.

L'on peut de plus caractériser deux types de nids différents : les nids sous-terrain et aériens. Selon les environnements et climats, plus largement selon les continents, les termitières ne présentent pas les mêmes formes : en Afrique et en Amérique du Sud, on observe des termitières aériennes, allant parfois jusqu'à plusieurs mètres de hauteur pour certaines espèces et certains environnements. En Amérique du Nord, Europe et Océanie, ce sont des termitières souterraines qui sont les plus communes. Généralement peu profondes, elles se développent autour de sources de bois, structures, souches ou racines. Quant aux termites d'Asie, nous observons aussi bien des nids sous-terrain

qu'aériens, ces derniers pouvant, comme en Afrique et en Amérique du Sud, atteindre plusieurs mètres de hauteur. Les termitières aériennes servent à ventiler les colonies par des systèmes de cheminées qui surplombent les galeries du nid (souterraines) où vivent la reine et les ouvrières. Différentes entrées d'air sur la partie inférieure de la termitière permettent à celui-ci de pénétrer à l'intérieur de la structure, où il est rafraîchi. Il remonte par la suite vers le haut de la termitière avant d'être évacué par les cheminées. Les termitières massives que l'on observe en milieu aride et semi-aride africain sont en réalité en majeure partie ces cheminées, le véritable nid où se trouve la reine et les ouvrières étant plus proche du sol, souvent enfoui dedans.

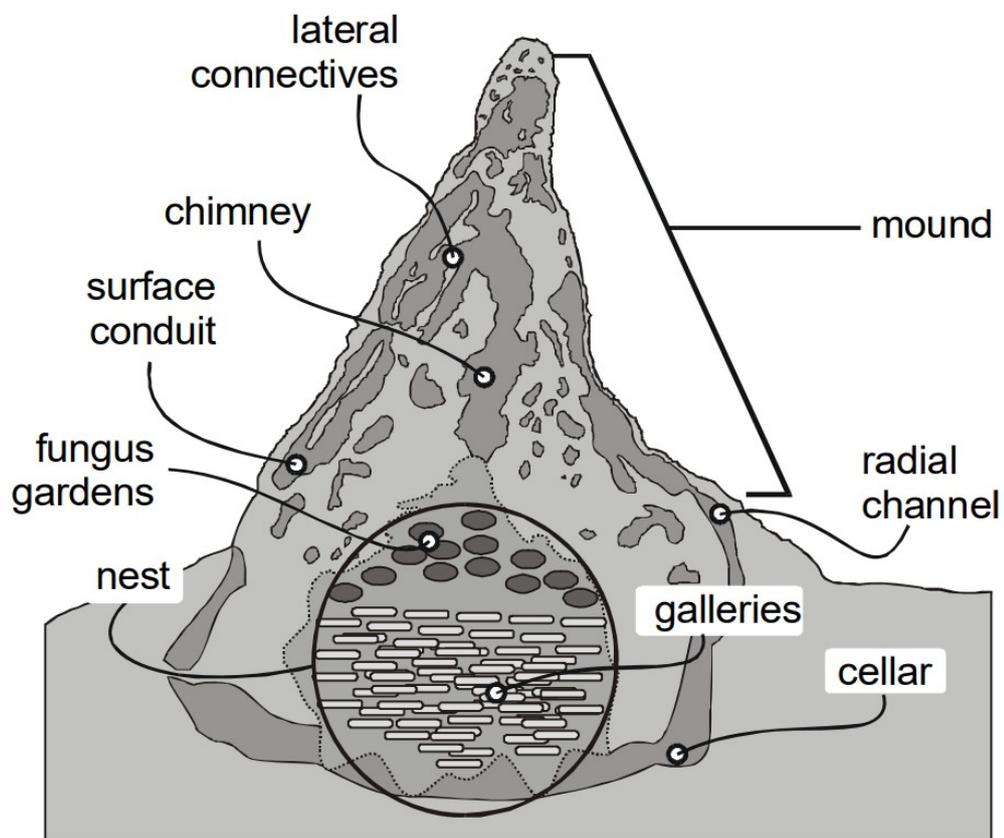


Figure 2: Coupe d'une termitière de *Macrotermes michaelseni*, espèce vivant en symbiose avec une espèce de Fungus.. D'après Turner (2001)

1.2.2.2 Fourmis

Les fourmis (ordre des Hyménoptères, famille des *Formicidae*) sont - de la même manière que les termites - des insectes dit sociaux, organisés en colonies hiérarchisées, présentant une division du travail et une organisation sociale complexe. L'on peut observer différentes catégories écologiques chez les fourmis selon leurs interactions avec leur écosystème ; des fourmis prédatrices (qui peuvent réguler les populations d'insectes), herbivores (qui agissent sur les matières végétales, graines, pollinisation...) certaines dites « champignonnistes » (qui vivront en symbiose avec certains Fungi), d'autres encore dites corticales (qui vivent en association avec des arbres). Leur impact sur la biosphère est significatif, et elles jouent un rôle d'agent écologique important. Les fourmis sont présentes dans presque tous les écosystèmes terrestre (hormis les régions polaire).

C'est vers les années 1950 que se posent les premiers questionnements sur le rôle des fourmis dans la formation et l'évolution des sols, et leur impact sur les structures et les dynamiques écologiques des sédiments terrestres, avec notamment les études de William L. Brown Jr., entomologiste et myrmécologue. La formation de fourmilières a plusieurs effets de bioturbation ; le creusement dans le sol, le déplacement de celui vers la surface lors de la formations de monticules surplombant le nid souterrain, ainsi qu'un effet chimique. La formation de ces monticules va être le principal facteur de déplacement des sols. Celui-ci est à plusieurs buts ; servir d'entrée au nid, réguler sa température et protéger la colonie, qui est alors composée de galeries profondes et de chambres souterraines, pouvant être formées à plusieurs mètres sous la surface. La taille ainsi que la densité des fourmilières sont des facteurs importants pour mieux comprendre l'étendu de la terre remaniée, ainsi, il s'agit là de deux critères très largement référencés lors d'études portées sur le sujet. Selon [Dostál et al. \(2005\)](#), jusqu'à 2500 fourmilières de *Lasius flavius* (dite fourmis jaune, très répandue en Europe) peuvent être observée sur un hectare. D'après [Wood et Johnson \(1978\)](#), ce serait 40-50 fourmilière par acre (= 4046,86 m² , ou 0,4ha). [Baster et Hole \(1967\)](#) rapportent 1531 fourmilières par hectare, et ajoutent que 1,7 % de la surface su sol était recouvert de fourmilières, et que le volume moyen de celles-ci était de 34 m² par ha. [Nkem et al. \(2000\)](#), lors de leurs études sur plusieurs fourmilières de *Iridomyrmex greensladei*, documentent des structures allant jusqu'à 16,3 cm de hauteur, pour 249 cm de diamètre.

Quand à la quantité de sol formé suite à l'action des fourmis, [Briese \(1982\)](#) documente de 350 à 420 kg de sol ramené à la surface en un an par des fourmis australiennes. Selon [Carlson et Whitford \(1991\)](#), 650kg/ha peuvent être déplacés et remaniés par une seule colonie.

Nkem *et al.* en 2000 apportent une précision supplémentaire ; lors de leur étude, ils documentent que tous les sédiments sur un rayon de 5 m autour d'une fourmilière (de 50 cm de diamètre) avait été remaniés.

Cependant, ces données prendront un temps considérable à apparaître en archéologie, et l'on ne trouve majoritairement que des mentions de la présence de fourmis sur des sites archéologiques, sans pour autant tenter d'évaluer leur impact.

1.2.2.3 Autres hyménoptères

Quant aux autres Hyménoptères fouisseurs tels que les abeilles solitaires, les bourdons et certaines guêpes, qui creusent également dans la terre des nids aux structures et aux tailles diverses, la question de la bioturbation des sols peut se poser. Par exemple, une étude sur le comportement de prédation et de nidification de certaines espèces de guêpes au Nebraska a mesuré la longueur des galeries, leur profondeur ainsi que leur inclinaison (Matthews et Matthews 2005). Cette étude qui n'avait pas pour but de documenter l'étendue de la bioturbation des sols par les guêpes nous a cependant donné des informations importantes pour notre étude, avec une profondeur de galerie documentée maximale de 22 cm pour l'espèce *Cerceris clypeata gnarina*.

Néanmoins, dans la plupart des cas ces nids souterrains d'hyménoptères ne dépassent pas quelques centimètres et sont généralement creusés horizontalement dans des talus. Leur impact est donc faible sur les sites archéologiques et c'est pour cette raison que nous avons décidé d'exclure les guêpes, les abeilles solitaires et les bourdons de cette étude.

1.2.2.4 Coléoptères

Après les Blattoptères et les Hyménoptères, les Coléoptères sont le troisième ordre d'arthropodes dont l'activité de nidification joue un grand rôle dans la bioturbation. Les Coléoptères concernés appartiennent à la super-famille des *Scarabaeoidea*, comprenant diverses espèces assez reconnues en Europe comme le lucane cerf-volant (*Lucanus cervus*) ou le scarabée rhinocéros européen (*Oryctes nasicornis*). Les scarabées qui nous intéressent ici sont ceux qu'on appelle « bousiers » à cause de leur régime coprophage, se nourrissant d'excréments de mammifères, et vivant parfois en symbiose avec ces excréments. Avec plus de 6 000 espèces de scarabées bousiers recensés, la famille est présente sur tous les continents, exceptés dans les cercles polaires.

Nous retrouvons dans les études portés sur ces scarabées trois groupes écologiques, basés sur le comportement et les activités écologiques de chaque espèce, à la manière des groupes écologiques

épigé, endogé, et anécique, chez les lombrics. Ainsi, nous retrouvons les trois distinctions suivantes (voir Fig. 3) : Les télécoprides ; du grec *tele* - « au loin/à distance », et *copro* - « excréments », ces individus dit parfois « piluliers » forment une boule d'excréments qu'ils déplaceront puis enfouiront dans une cavité. Les paracoprides ; du grec *para* - « à côté », dit « tunneliers », ces individus creusent directement sous la matière fécale des galeries dans lesquelles eux et leurs larves évolueront. Les endocoprides ; du grec *endo* - « à l'intérieur de », ces individus pondent directement dans la matière fécale et y résident.

Ainsi, ces trois groupes écologiques sont distingués par la manière dont les différentes espèces utilisent les excréments en tant que ressources pour se nourrir, se protéger, et se reproduire (Perrin 2019). Nous excluons ici les scarabées bousiers dits endocoprides, puisqu'ils ne jouent aucun rôle dans le remaniement des sols.

Peu d'informations nous parviennent quant aux volumes de sols déplacés par ces scarabées, et ce manque de données est commun aux autres coléoptères. Brussaard (1983, 1984) a réalisé toutefois une étude poussée sur le scarabée minotaure (*Thyphaeus thyphoeus*) et rapporte que dans de bonnes conditions environnementales, 450 kg de sol par hectare et par an pouvaient être déplacés par l'action de ce scarabée.

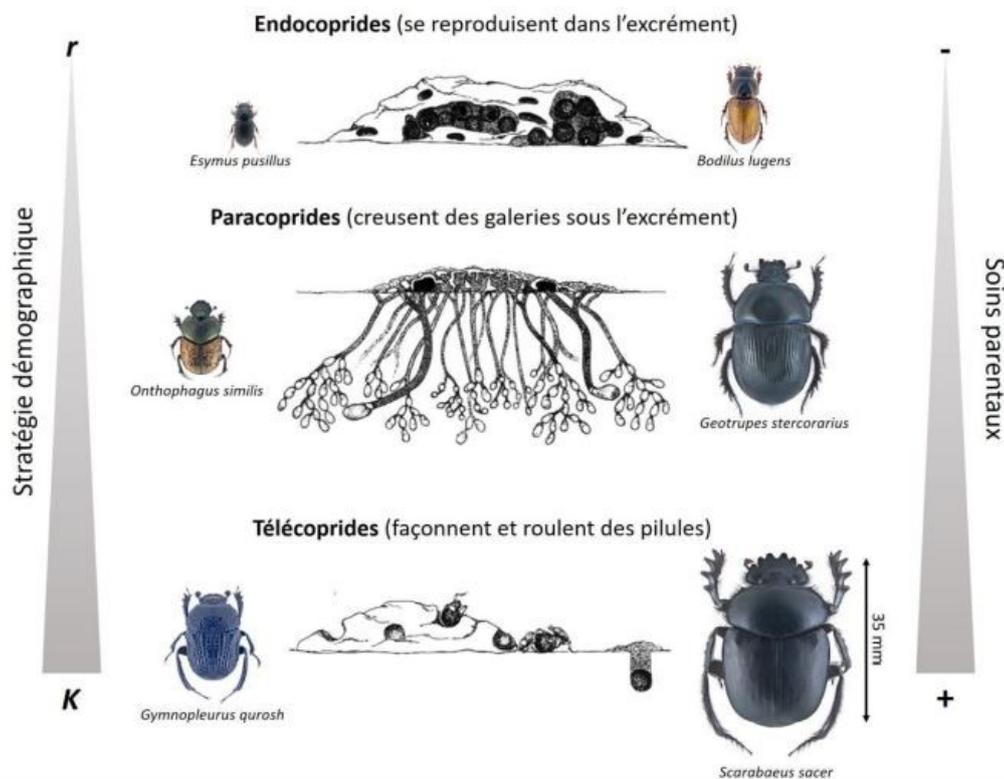


Figure 3: Illustration des trois grands groupes fonctionnels chez les coléoptères coprophages. Dessin (c) Bornemissza (1976), Photos (c) Udo Schmidt

II. La bioturbation des sols en contexte archéologique, ses effets, et comment en évaluer son impact

2.1 Les effets de la bioturbation en contexte archéologique

Les effets de la bioturbation par les invertébrés en contexte archéologiques sont nombreux, et souvent discrets, jusqu'à ce que soit portées des études approfondies. Ce thème est assez généralement sous-évalué parce que leur impact est faible à courte échelle temporelle. Mais même s'il est apparemment faible sur une année, il s'agit d'un phénomène continu qui peut s'étendre sur plusieurs centaines d'années, voir millier d'années pour les milieux les plus favorables à la présence des organismes. Ainsi, des contextes archéologiques dont l'état d'origine est modifié par des actions légères, mais continues sur des siècles ou des millénaires, peuvent subir des effets destructeurs qui mettent en question leur interprétation. Nous chercherons ici à comprendre quels sont ces effets, puis comment se rendre compte du potentiel de risque d'un site archéologique suite à l'étude de son environnement et des conditions favorables à la présence de chaque organisme. Nous insisterons sur un point essentiel ; l'action des lombrics, termites, fourmis et coléoptères coprophages a des effets souvent similaires (qui seront évoqués en détails dans la suite de ce travail).

2.1.1 Par les lombrics

Stein (1983) apporte une quantification des effets majeurs des lombrics sur un contexte archéologique, qu'elle divise en cinq axes.

1. L'interpénétration des unités stratigraphiques. Les lombrics, en mixant les sédiments de couches stratigraphiques initialement différentes, mélangent les couleurs et les textures de ces couches, amenant à des difficultés pour l'authentification de celles-ci par les archéologues.
2. L'enfouissement mécanique d'artefacts. A travers le déplacement des volumes terrestres et la formation de galeries, des éléments archéologiques sont amenés à s'enfouir vers des horizons pédologiques, éloignés de leurs localisations initiales.
3. D'une manière similaire à l'interpénétration des unités stratigraphiques, Stein note que les vers « obscurcissent la limite entre sols et horizons archéologiques » (Stein 1983 ; 280) rendant difficile la distinction entre un état de sol naturel non anthropique et une couche anthropique.
4. La digestion et l'élimination d'élément botaniques (charbons, graines, bois).

5. L'altération de la chimie des sols. Les déjections de lombrics sont reconnues pour être formées de tous les éléments du sol, mais à une concentration plus forte. Le calcium, le potassium, le manganèse ainsi que le phosphore sont alors présents en quantité plus dense dans les déjections de vers.

La première mention de l'impact de la bioturbation des sols par les lombrics en archéologie est apportée par Darwin (1881) lorsqu'il évoque la disposition des mégalithes du Stonehenge et leur enfouissement partiel. Les mégalithes, alors enfoncés de plusieurs centimètres dans le sol, s'y seraient enfoncés suite à l'action des lombrics ; Les galeries de ceux-ci, par l'action d'évacuation, rendent le sol par-dessous la roche moins compacte, plus friable, entraînant un affaissement de celle-ci alors devenue trop lourde pour ne pas pressurer le sol sur lequel elle repose.

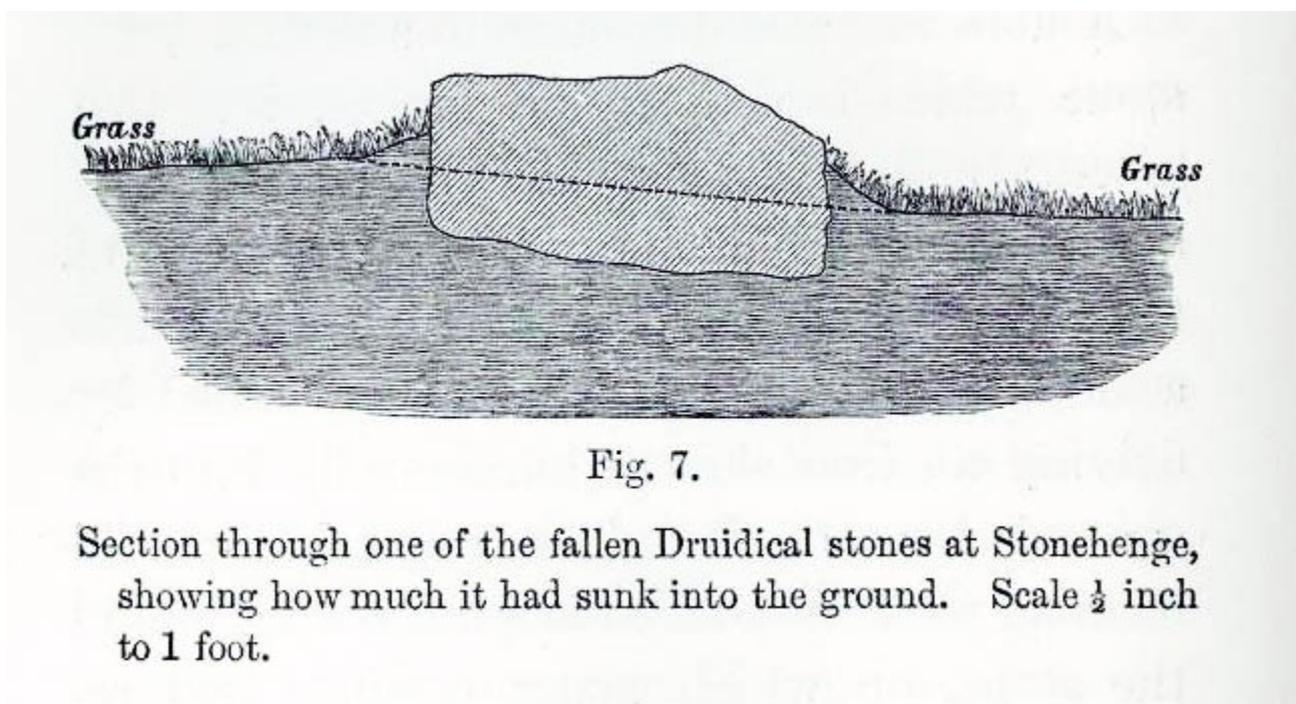


Figure 4: Schéma d'un mégalithe du Stonehenge enfoncé dans le sol suite à l'action des lombrics. D'après Darwin (1881)

Depuis lors, diverses expériences ont été portées sur des lombrics dans un but archéologique (Armour-Chelu et Andrews 1994, Butt *et al.* 2016, Escosteguy et Fernandez 2017). Armour-Chelu et Andrews ont mené dans les années 1980-1990 la première étude expérimentale sur l'impact de la bioturbation par les lombrics sur des artefacts, afin d'évaluer de quelle manière, et à quelle vitesse, les objets qu'ils avaient décidé d'étudier, à savoir des ossements de rongeurs, se sont enfouis sous l'effet de remaniement des sols par les lombrics. Ils ont disposé dans deux cylindres de 30 cm de diamètre pour 60 cm de hauteur, deux types de sols différents ; l'un dit rendzine (riche en matière

organique, carboné) développé sur une couche calcaire du Jurassique, ayant un pH de 7,9. Le second, peu développé, sableux et gravillonneux, avec un pH de 7,1. Aucune faune additionnelle n'a été rajoutée au cours de l'expérience. Armour-Chelu et Andrews notent la présence d'un unique individu de *Lumbricus terrestris* (dit lombric commun, espèce anécique) dans le cylindre de rendzine, un grand lombric dont l'action d'enfouissement était déjà reconnue comme profonde. D'autres espèces épigées ont été observées, mais non nommées. Il sera rapporté que seul le *Lumbricina terrestris* a vécu plus de 4 mois. Ils ont disposé dans ces deux cylindres un total de 335 ossements de souris, avec 3 carcasses de souris grise (*Mus domesticus*) dans le cylindre de sol sableux peu évolué, et 2 carcasses de souris grise et 1 carcasse de campagnol (*Clethrionomys glareolus*) dans le cylindre de rendzine. Après deux ans de surveillance, Armour-Chelu et Andrews ont observé que, bien que limités par la taille des cylindres, les artefacts avaient été en moyenne déplacés de 20 cm verticalement, et 15 cm horizontalement, et que les plus petits ossements montraient une tendance à être plus profondément dispersés que les gros ossements. Ils notent une répartition des ossements à tous les niveaux qu'ils ont étudié, ainsi que la disparition de certains artefacts, dont les restes n'ont pas été retrouvés, malgré une fouille fine des cylindres.

En 2017, une étude similaire est réalisée par Escosteguy et Fernandez, cette fois ci en Argentine. De la même manière que pour l'étude de Armour-Chelu et Andrews, deux contenants de 36 L et 34 cm de profondeur ont été disposés à l'air libre, au nord-est de Buenos Aires. Afin d'obtenir une bonne circulation de l'air et de l'eau, plusieurs entrées d'air ont été percées sur les côtés ainsi qu'à la base des contenants, puis une couche de 1 cm de sable a été rajoutée au fond des boites. Les deux contenants ont été remplis de sédiments à forte densité de matière organique. L'évolution de la population de lombrics dans les contenants était surveillée, et, lorsque un individu disparaissait, celui-ci était remplacé. Dans la première boite fut placée une carcasse de tatou (*Dasypus hybridus*), et dans l'autre une carcasse de coq doré (*Gallus gallus*). Après 1 an, des restes fauniques se sont retrouvés enfouis jusqu'à 16 cm de profondeur. Les auteurs notent que les plus grande profondeurs ont été atteintes aux périodes hivernale et automnale.

2.1.2 Par les termites

Quant à l'impact de la bioturbation des termites, la littérature met l'accent sur le déplacement d'artefacts archéologiques et sur la formation de « stone lines » (Wood et Johnson 1978, McBrearty 1990). Nous pouvons mentionner le site de Nauwalabila I (Terre d'Arnhem, Australie) qui a été l'objet de deux campagnes de fouilles archéologiques (Venn 2008). Lors des premières fouilles en 1972-1973, aucune mention de bioturbation n'avait été relevée. Lors de la deuxième campagne, en 1981, on observa une couche d'artefacts remaniée biologiquement. Lors de la première fouille,

l'artefact le plus profond avait été documenté à 2,25 m de profondeur, et à la deuxième excavation sur le même site, à 2,77 m. La couche d'artefacts remaniés correspondait alors à une « stone line », un des effets les plus spectaculaires de la bioturbation par les termites. Ces « *stone-lines* » sont formées lorsque des particules sédimentaires sont trop grandes pour être déplacées à la surface par les termites, ce qui conduit à la séparation entre un niveau supérieur formé par des particules fines, dans un volume de terre poreuse et au-dessous un niveau de particules lourdes, dans un volume de terre compacte. A la suite de cela, les cailloux et les artefacts présents dans l'horizon supérieur s'affaissent et viennent s'accumuler sur la terre compacte, plus en profondeur, formant une couche distincte appelée *stone line*.

2.1.3 Par les fourmis

Pour les fourmis, l'effet de la bioturbation est un thème peu abordé dans la littérature archéologique, bien qu'elles soient comme on a vu des espèces présentes en grande abondance dans une variété d'environnements. En 2011, [Robins et Robins](#) ont réalisé une expérience sur la fourmi *Rhytidoponera metallica* afin de mieux comprendre sa possible implication dans l'enfouissement mécanique d'objets et d'artefacts sur le site archéologique de Hollywell, en Australie. Cette expérience a été menée suite à la découverte de déchets modernes plastiques et métalliques 40 cm sous la surface. Ont été déposées dans des cylindres les fourmis, ainsi que divers objets de petites tailles du quotidien moderne (trombone à papier, punaises...). Il a été observé après deux ans que les plus gros objets avaient été déplacés à plus de 20 cm horizontalement, et 5 cm verticalement. La formation d'un léger horizon de sable a également été documenté. Les fourmis apportent de plus des changements chimiques dans les sols, pouvant entraîner une baisse du pH ([Commeraat et Risch 2008](#)).

2.1.4 Par les coléoptères

Comme évoqué plus tôt, le sujet de l'étendue des sols remaniés par les coléoptères est un thème très peu évoqué en écologie, menant inévitablement à une méconnaissance des potentiels effets de la bioturbation des sites archéologiques par les coléoptères. Cependant, des ichnotraces de coléoptères peuvent être observées sur les coupes stratigraphiques (traces de galeries lors du fouissages) ou sur des objets (traces de stries de tibias de scarabées sur des céramiques) ([Plume 2020](#))

2.2 Les sites archéologiques à risque

Certains sites archéologiques, de par leur environnement et la nature de leur sol, seront plus à même de subir les effets de la bioturbation. Parmi eux, des sites de pâture, où on pourra trouver une terre riche en matière organique, favorable à la profusion de lombrics. Des sites dont l'activité anthropique mène à la formation d'humus (excrément d'animaux, déchets végétaux) seront des environnements dans lesquels des lombrics pourront se développer et agir rapidement. Des structures lourdes, comme l'évoque Darwin (1881) avec l'exemple des mégalithes du Stonehenge qui s'enfonçaient dans le sol par gravité suite à l'activité des lombrics, qui sont eux-aussi sujets aux effets de la bioturbation. Le remaniement des sols par les invertébrés peut, comme évoqué plus haut, déplacer et enfoncer des petits artefacts dans le sol. De manière générale, des sols archéologiques dont la nature anthropiques mène inévitablement à une profusion de matière organique favorable au développement des invertébrés bioturbateurs, sont particulièrement exposés au risque de perturbation des couches stratigraphiques.

2.3 Comprendre les facteurs aggravants

Afin de pouvoir évaluer si un site archéologie est susceptible ou non d'accueillir la présence d'agents invertébrés bioturbateurs, il faut se pencher sur les conditions favorables à la présence de ces organismes. Quels sont les climats privilégiés ? Quels environnements sont appréciés par ces invertébrés ? Nous chercherons donc à identifier les conditions climatiques, environnementales, de pH et de structure des sols qui sont les plus favorables à la présence des organismes étudiés dans le présent travail.

2.3.1 Pour les lombrics

Les lombrics peuvent habiter dans une grande variété d'environnements, comme en témoigne la figure 5. Phillips *et al.* (2019) ont compilé des données de 6928 localisations dans 57 pays afin de proposer une quantification de la diversité écologique, de l'abondance et de la biomasse des lombrics dans le monde. Nous ferons ici une distinction entre abondance et biomasse : cette dernière étant le poids total des lombrics au m², alors que l'abondance sera le nombre de vers. Les figures 5.B et 5.C montrent par exemple qu'en Europe, bien qu'il y ait une forte abondance de lombrics au m², ceux-ci n'ont pas une forte biomasse ; ils sont donc nombreux, mais de petite taille. Cette étude, en plus de nous apporter des données sur la répartition des lombrics dans le monde selon leur abondance et biomasse, nous apprend que le climat est le facteur le plus important quant à la profusion des lombrics, plutôt que les propriétés du sol et les types d'environnements, qui

étaient alors considérés comme des facteurs dominants. Ils avancent que bien que le pH et la structure du sol soient des éléments importants quant à l'abondance et à la biomasse des lombrics, ces critères étaient éventuellement eux-même affectés par le climat. [Stein \(1983\)](#) a étudié les conditions optimales à la présence de vers de terre, et soutient que la température du sol idéale pour les lombrics était de moins de 10°C, ou bien entre 7°C et 10°C. Elle rappelle de plus que les lombrics peuvent supporter des températures plus extrêmes, en s'enfonçant plus profondément dans le sol. Ainsi, des climats constamment arides ou tropicaux ne seront pas des climats dans lesquels nous retrouverons des grandes quantités de lombrics, ni dans les couches supérieures du sol, ni plus profondément dans les couches sédimentaires. Un environnement limoneux et humide, avec 75 % de particules retenant l'eau, est propice à la présence de lombrics, plutôt qu'un sol sablonneux ne retenant que peu l'humidité ([Lavelle 1988](#)).

La communauté scientifique s'accorde de plus sur le fait qu'un pH neutre, proche de 7, serait idéal pour les lombrics, la plupart des espèces ne supportant pas un pH inférieur à 4,5 ([Edwards 2004;93](#)). [Armour-Chelu et Andrews \(1994\)](#), lors de leur expérience sur la vitesse d'enfouissement d'artefacts archéologiques par des lombrics, ont documenté un pH de 7.9 et 7.1. Un sol au pH bas impliquerait une diminution de la présence des lombrics, car défavorable à la conservation et formation de calcium.

En résumé, on retiendra que le climat est un facteur plus déterminant que la structure du sol vis à vis de la profusion de lombrics, et que la présence des vers de terre dans un sol est avant tout question des nutriments qu'il pourra y trouver. Plus largement, les sols limoneux et humides au pH neutre, en prairies ou en forêts de climat tempéré, seront des environnements propices au développement des lombrics, et c'est donc dans ces environnements que les risques de bioturbation seront les plus élevés.

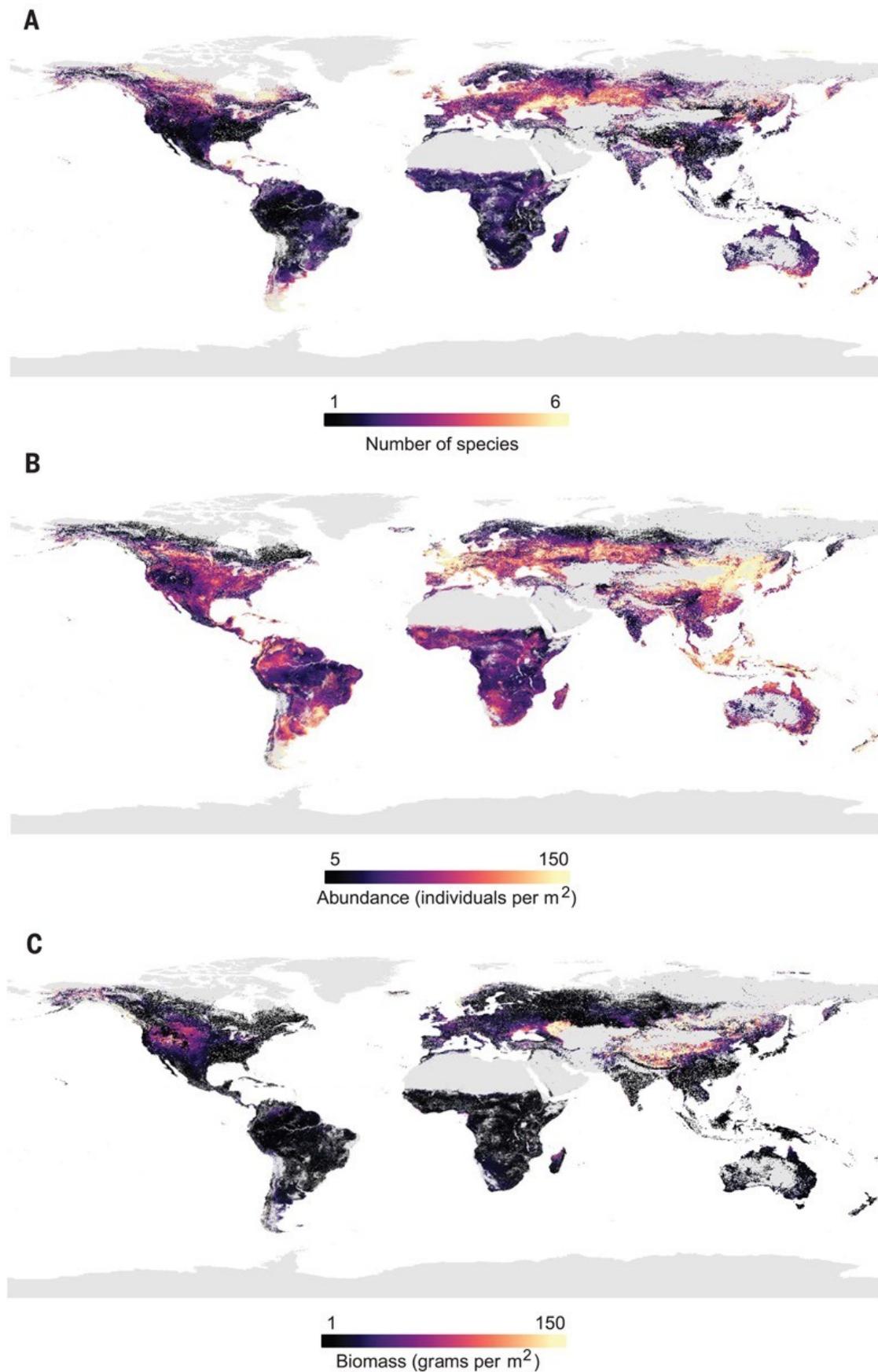
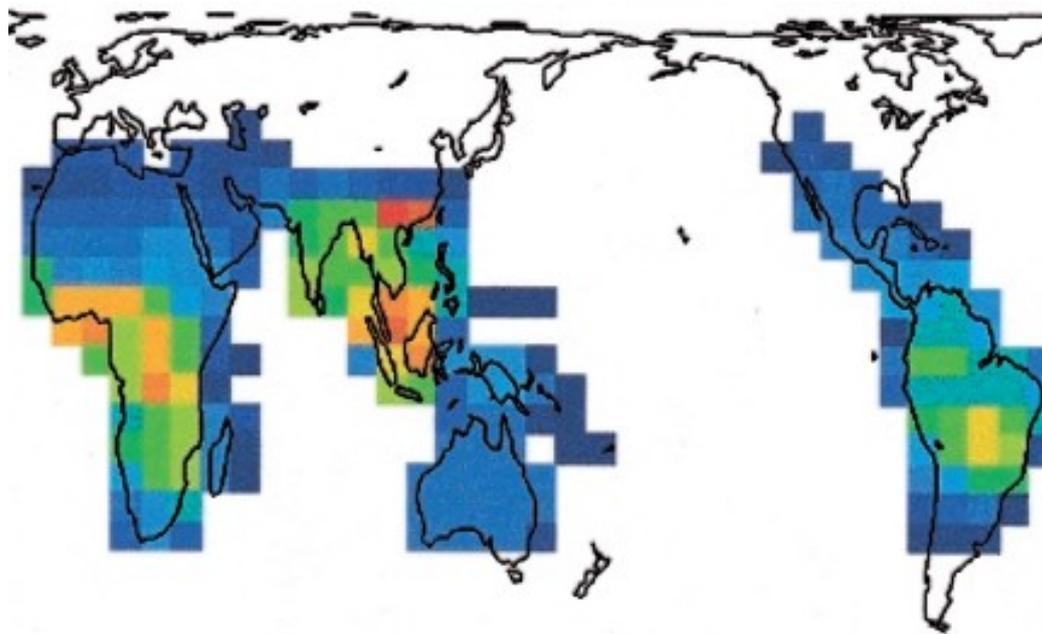


Figure 5: Distribution des lombrics dans le monde. (A) Nombres d'espèces (par localisation). (B) Abondance. (C) Biomasse. D'après Phillips *et al.* 2019

2.3.2 Pour les termites

Les termites sont elles aussi présentes dans une grande variété d'environnement, mais c'est principalement dans des environnements tropicaux ou subtropicaux que nous rencontrerons des termites fousseuses à la plus grande activité de bioturbation (voir *fig.5*). Le bois et les sédiments étant les seuls substrats pouvant faire office de nourriture ainsi que de matériaux de nidification, les régions arborées ou végétales, surtout en milieux arides ou semi-arides, sont plus à même d'accueillir des colonies. Tout comme les lombrics, les termites ont besoin de se développer dans un sol humide, et pourront trouver cette humidité de trois manières distinctes ; dans les bois et végétaux avoisinants, lors des saisons de pluies (ou l'humidité s'accumulera à l'intérieur de la termitière) ou bien en creusant profondément dans les sols à la recherche de sédiments humides proches de nappes phréatiques. [Venn \(2008\)](#) observe en Australie des termitières au pH allant de 5.5 à 6.5, légèrement plus acide que le pH neutre généralement apprécié des termites ([Li et al. 2017](#)). Malgré leur grande adaptabilité à de nombreux environnements, même en climats arides ou semi-arides des régions tropicales ou subtropicales, les termites cherchent des zones humides, proches de la végétation (qui est un apport aussi bien alimentaire que matériel), au pH neutre et à la structure limoneuse (car favorisant l'humidité). Dans une localisation réunissant ces critères, une potentielle colonie de termite aura des effets de bioturbation conséquents.



*Figure 6: Distribution des termites dans les régions tropicales et subtropicales.
D'après Eggleton et al. 2001*

2.3.3 Pour les fourmis

Dans une étude réalisée en 2022, *Kass et al.* documentent à l'aide d'une large base de donnée la distribution des fourmis dans le monde (voir *fig.6*). Cette étude témoigne de la forte présence de fourmis dans les régions tropicales humides, à l'inverse des régions arides. Cette figure nous informe de la profusion de fourmis dans le bassin amazonien, en Mésoamérique, en Afrique centrale, Asie du sud-est, Madagascar et en Australie. Bien que les fourmis soient réparties sur l'ensemble du globe, nous observons une nette disparité entre les climats tempérés et tropicaux. Tout comme les termites et les lombrics, les fourmis se retrouvent principalement dans des milieux limoneux, où elles peuvent nidifier en gardant à l'intérieur des colonies une certaine humidité. *Cammeraat et Risch (2008)*, dans une étude sur les compositions chimiques de diverses fourmilières à travers le monde, notent comme plus bas pH de sol occupé par les fourmis 4.2, et comme plus haut, 8.7, le pH moyen des fourmilières étudiées se situant aux alentours de 6,4. Les fourmis sont donc des invertébrés que l'on retrouvera en grande abondance dans des milieux tropicaux humides, dans des sols au pH légèrement acides. Des milieux boisés ou végétalisés sont propices à la bonne alimentation d'une colonie.

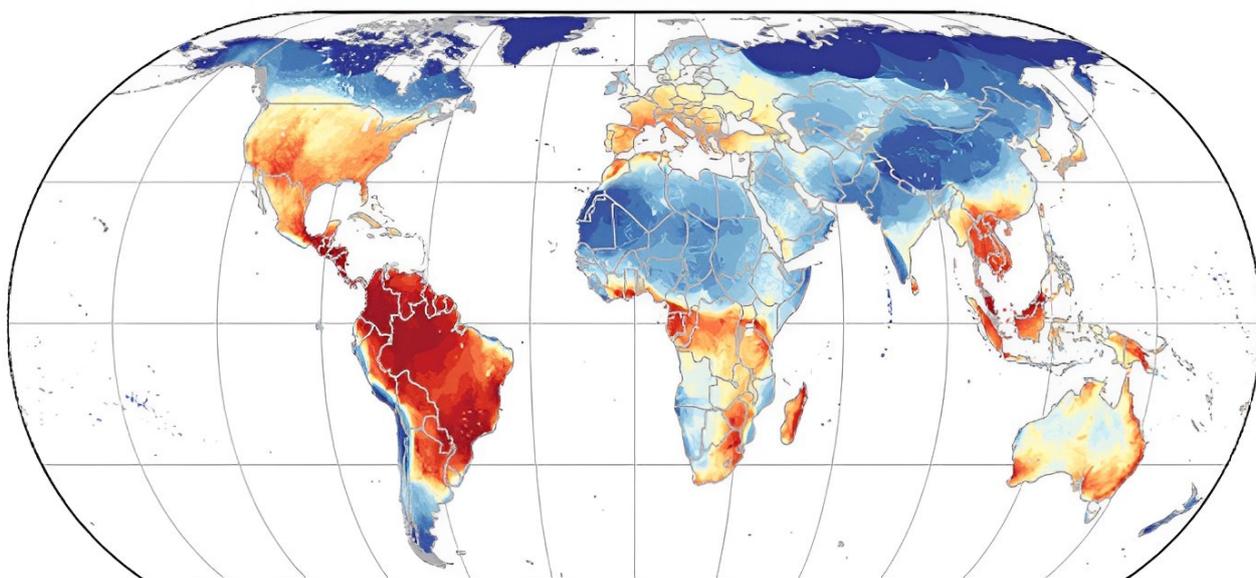


Figure 7: Distribution des fourmis dans le monde. D'après Kass et al. 2022

2.3.4 Pour les scarabées bousiers

Les scarabées bousiers se différencient des lombrics, termites et fourmis par le fait que la structure des sols sera moins, voire très peu, un critère de leur présence. Ce sont les apports nutritifs constitués par les excréments de mammifères qui déterminent la présence d'un scarabée bousier sur un site, leur régime coprophage les poussant à vivre au voisinage d'animaux d'élevage ou sauvages. Ainsi, les scarabées paracoprides (vivant directement sous les excréments d'animaux) et télécoprides (faisant des galeries non loin des excréments) sont inévitablement contraints de nidifier dans le sol là où se trouvent les excréments dont ils se nourriront. Cependant, le critère climatique est aussi un facteur déterminant ; parmi les espèces de scarabées bousiers, nous retrouvons une grande concentration dans le bassin méditerranéen, entre le sud de la péninsule ibérique, le sud de la France et la Grèce, et pouvant s'étendre jusqu'à la mer Caspienne (Hortal *et al.* 2011). Nous pouvons donc nous attendre, dans ces régions, à pouvoir témoigner de l'activité de scarabées bousiers dans des zones d'élevage agricole, qui sera le critère déterminant de la présence ou non de ces coléoptères.

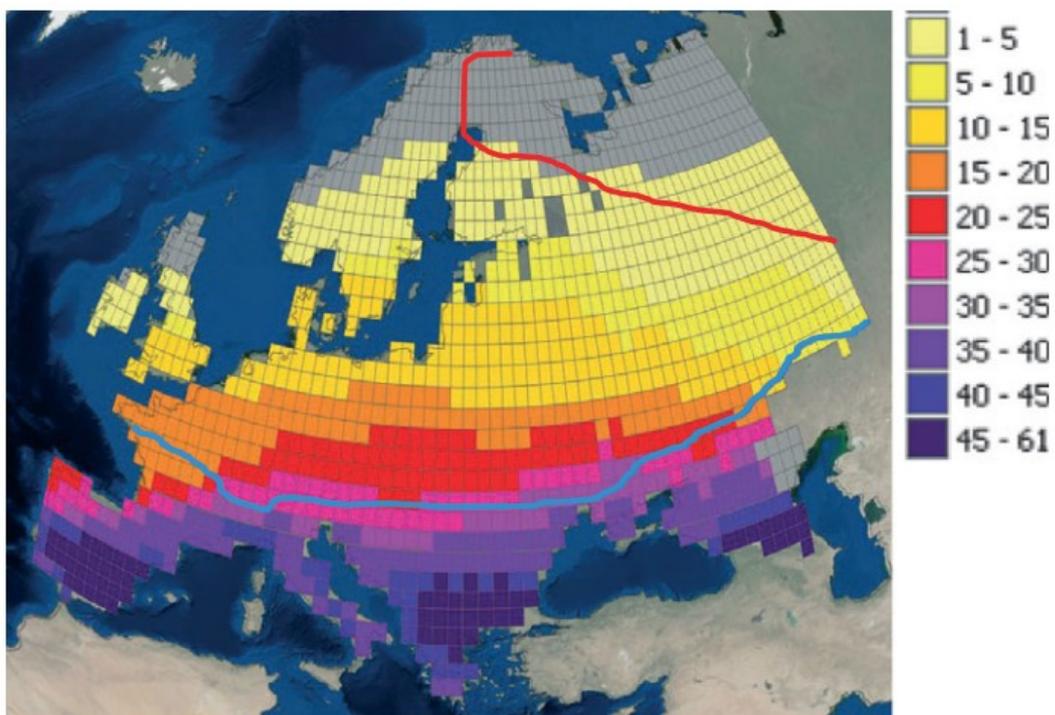


Figure 8: Répartition géographique des espèces de scarabées Scarabaeinae en Europe septentrionale et méridionale. D'après Hortal *et al.* 2011

III. Vers une typologie des traces de la bioturbation par les invertébrés

Notre dernière partie fournira une typologie de traces, d'abord à l'échelle micro avec l'analyse de lames minces, puis à travers l'observation de restes organiques (turricules, granules...) avant de nous porter sur des ichnotraces et traces taphonomiques directement observables, et témoignant de la présence, présente ou passée, d'organismes invertébrés bioturbateurs. Une typologie de ce type vise à présenter aux archéologues les premières indications de la présence de ces organismes.

3.1 Biosphéroïdes

Le terme « biosphéroïdes » est utilisé depuis les années 1990 pour désigner des granules de carbonate de calcium (CaCO_3) dont la cristallisation est radiale, c'est à dire développée à partir d'un point central, formant des structures en dendrites (Becze-Deak *et al.* 1997). D'abord associés aux arionidés (famille de limaces), il est ensuite prouvé que ceux-ci sont très largement le produit des lombrics (Canti 1998). Produit par les glandes de Morren – ou glandes calcarifères – l'on suppose que ces formations de CaCO_3 servent à l'évacuation du dioxyde de carbone (CO_2) en tant que carbonate. Cette évacuation, sous la forme d'excréments, est produite par les lombrics en grande quantité de manière quotidienne, et est visible lors de l'étude de lames minces en micromorphologie. Bien que nous observions une variabilité dans la taille des biosphéroïdes produits, la moyenne se situe entre 0,5 et 2 mm de forme ovoïde, dont l'extérieur est recouvert d'une fine couche (~50-250 μm) de cristaux prismatiques (voir *fig.9, 10, 11*) (Canti 2017). La conservation de ces granules assez fragiles va largement dépendre du type de sol où on les observe ; il a été prouvé qu'un sol, même archéologique, d'un pH d'un minimum de 7,5 amène à une bonne préservation des biosphéroïdes. Ceux-ci se retrouvent dans des sols humides, limoneux ou argileux, dont les particules sédimentaires sont assez fines, plutôt que dans une structure pédologique poreuse (sable, etc). En contexte archéologique, il convient d'observer en premier lieu la partie supérieure des sols enfouis (Preece *et al.* 1995), de par l'activité des lombrics dans ces zones pédologiques précises.

Au-delà, on peut se demander comment l'étude de ces biosphéroïdes peut nous aider à mieux comprendre un contexte archéologique. Preece *et al.* (1995) ont étudié ces granules afin d'identifier des horizons pédologiques enfouis. Plus tard, Canti *et al.* (2015) ont étudié des relevés sédimentaires provenant d'un dépôt mésolithique, et ont daté les biosphéroïdes qu'ils y ont trouvés.

Ainsi, ils prouvent l'utilité d'étudier les biosphéroïdes, en tant traces micromorphologiques de l'action des lombrics, en contexte d'études archéologiques.

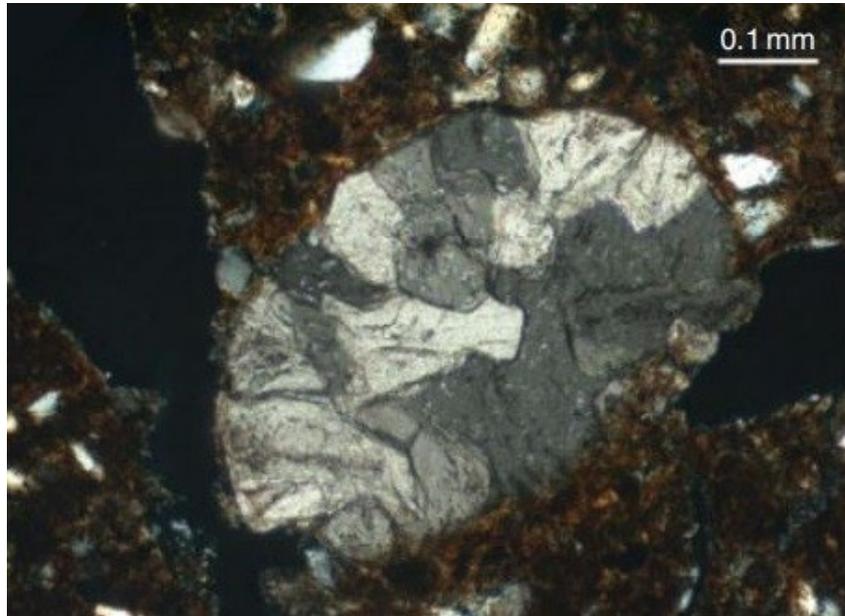


Figure 9: Biosphéroïde, de Uffington, Angleterre. XPL. (c) Photo Matthew G. Canti

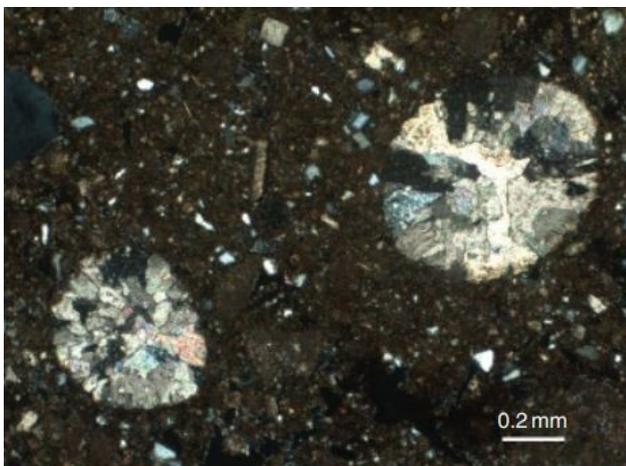


Figure 10: Biosphéroïde, de Solesbridge, Angleterre. XPL. (c) Photo Matthew G. Canti 2017

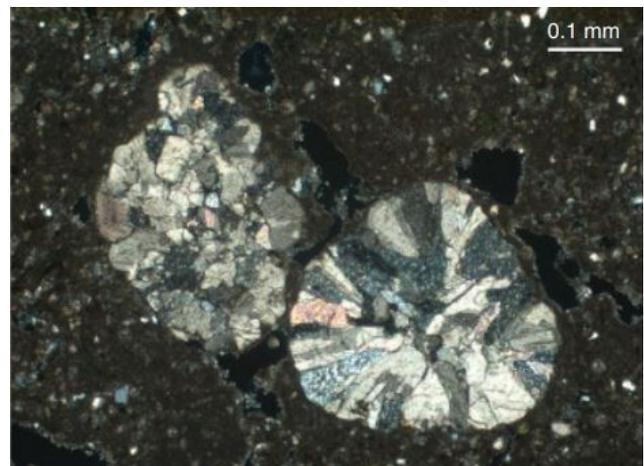


Figure 11: Biosphéroïde, de Wantage, Angleterre. XPL. (c) Photo Matthew G. Canti 2017

3.2 Turricules et granules

Les turricules (voir *fig.14, 15*) de vers de terre sont des structures de petite taille, allant généralement de quelques millimètres à quelques centimètres. Elles sont déposées à la surface du sol et sont le résultat du comportement bioturbateur des lombrics, à travers leurs actions de creusement, de digestion et de biodéposition, qui forment ces amas organiques. Selon [Baize et al. \(2013\)](#) il est communément admis que 40 % des fèces de vers de terres se trouvent à l'intérieur des sols, laissant les 60 % restant sous formes de turricules à la surface. Ces fèces sont enrichies en éléments nutritifs et matériaux organiques fin, et on y trouve les biosphéroïdes mentionnées plus tôt. Ces turricules sont les premières preuves de la présence de Lombriciens dans un milieu, mais portent aussi une importance en micromorphologie et en datation au ^{14}C .

Parmi les agrégats du sols formés par les invertébrés, nous retrouvons chez les fourmis et les termites des « granules », formés lors du réarrangement des particules sédimentaires minérales et organiques du sol lors de la bioturbation (voir *fig.13*)

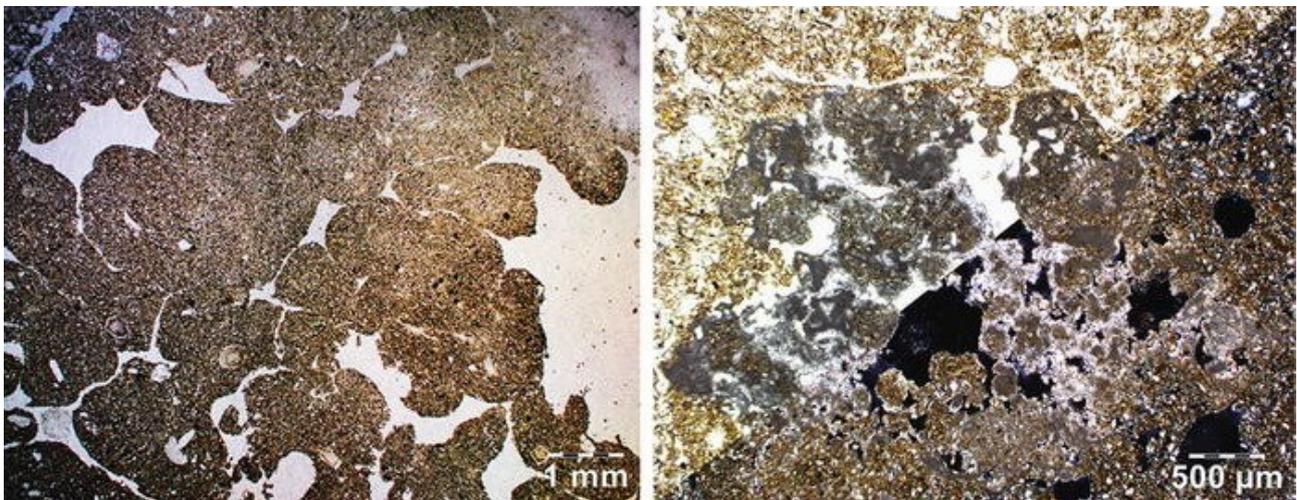


Figure 12: (**gauche**) fèces de lombrics formées dans une turricule, Cambisol du Plateau Suisse, Suisse. (**droite**) fèces de lombric formant un vide partiel dans une turricule, Plateau de Loess, Chine. © photos Eric P. Verrecchia et Luca Trombino



Figure 13: Apport en surface d'agrégats fabriqués au sein de la fourmilière. (gauche) vue générale. (droite) fourmis transportant les agrégats. Djérid, Tunisie. (c) Photos J.-M. Gobat



Figure 14: Turricule globulaire du vers de terre *Amyntas khami*. Hauteur approximative de 15cm. Dong Cao, Vietnam. © Photo P. Jouquet



Figure 15: Turricule de vers de terre. Diamètre de la pièce : 27mm. Zurich, Suisse. © Photo C. Le Bayon

3.3 « Stone-lines »

Les « stone-lines », déjà évoquées plus haut, sont un des effets visibles majeurs du déplacement d'artéfacts par l'action de bioturbation d'invertébrés. Celles-ci peuvent être observées suite à l'action des lombrics, des termites et des fourmis (Keith 1942, Wood et Johnson 1978, McBrearty 1990, Nkem 2000, Venn 2008), et sont le résultat direct du déplacement des particules sédimentaires. Lors de la nidification et du déplacement dans les sols des lombrics, termites et fourmis, les sédiments les plus fins sont transportés vers la surface, et les plus lourds sont enfouis en profondeur. De cela résulte une stratigraphie, où les objets les plus lourds présents dans le sol vont s'enfoncer entre les particules fines de la surface, et venir reposer sur la partie supérieure des particules lourdes, créant visuellement une dense couche d'artéfacts. La présence de « stone-line » est un fort indicateur de bioturbation passée par les lombrics, termites et fourmis.



Figure 16: "Stone-Line" attribuée à l'action des termites, sur un sol tropical en Afrique (Wood et Johnson 1978). Photo (c) James Thorp

3.4 Taphonomie et ichnotraces

Nous distinguerons ici les traces taphonomiques des ichnotraces. Les premières font références aux altérations subies par un matériel après son dépôt final, et comprendront le processus post-mortem (pour un animal ou un être humain), la fossilisation, la décomposition, la diagénèse, ainsi que les marques d'érosion, de fracturation, ou d'effets météorologiques. Les ichnotraces, quant à elles, désignent des traces fossiles marquant l'activité biologique d'organismes, sous la forme d'empreintes (empreintes de déplacement, fouissages, terriers...). Les ichnotraces nous informent sur le comportement et l'écologie d'organismes du passé, sans forcément que ceux-ci aient été préservés.

3.4.1 Galeries

Quant à la bioturbation et ses traces en archéologie, on peut observer des ichnotraces de scarabées, sous forme de galeries dans les sols, ainsi que des traces d'abrasion contre des céramiques par des scarabées et des lombrics (Plume 2020). Des perforations peuvent être observées par l'action de termites fouisseuses. Malheureusement, des structures souterraines trop fines, comme des galeries de fourmis ou termites, ne sont pas conservées dans le temps. Nous pouvons témoigner de leur présence récente ou actuelle, mais pas de potentiels effets de bioturbation passé. Cependant, même si aucune trace n'est conservée, il convient de tenir compte du dérangement potentiel d'un contexte archéologique passé, si la connaissance que nous avons du paléoenvironnement de la zone indique un risque de bioturbation.

Pour les galeries que nous pouvons observer, nous trouverons des traces par des scarabées, comme sur le site de La Silla del Papa, en Espagne, où des galeries observées dans les couche stratigraphiques ont été attribuées à l'espèce *Thyphaeus thyphoeus* (scarabée minotaure) (Plume 2020). Cette espèce avait déjà été étudiée par Brussaard (1983, 1984) qui avait identifié des formations identiques (voir fig.17).

De manière similaire, les ichnotraces laissées par les lombrics s'observent sous la forme de galeries de 1 à 3cm de largeur, remplies d'un sol supérieur foncé (Canti 2003) (voir fig.18, 19).

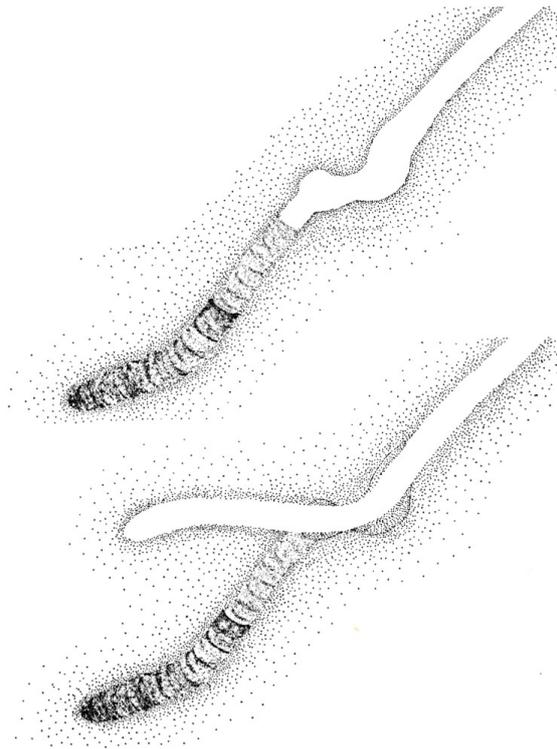


Figure 17: Ichnotrace de scarabée minotaure (*Thyphaeus thyphoeus*). (**gauche**) schéma d'une galerie (c) Brussaard 1983. (**droite**) photo d'une galerie attribuée au scarabée minotaure. Site de La Silla del Papa, Andalousie, Espagne. (c) Photo P. Moret



Figure 18: Galeries de lombrics, Newark, Angleterre. (c) Photo M. G. Canti



Figure 19: Galeries de lombrics. On observe une homogénéisation par l'action des vers, Essex, Angleterre. (c) M. G. Canti

3.4.2 Sur les artefacts

On peut trouver sur des artefacts (ossements et céramiques, mais pas lithiques) différentes traces du passages des invertébrés lors de la bioturbation, à travers des abrasions, des perforations, qui témoignent de l'activité d'agents bioturbateurs. Chez les lombrics, [Armour-Chelu et Andrews \(1994\)](#), lors de leur expérimentation sur les effets de la bioturbation sur la vitesse d'enfouissement d'objets archéologiques, documenteront différentes traces d'abrasions causées sur des os de micromammifères par l'activité des lombrics.

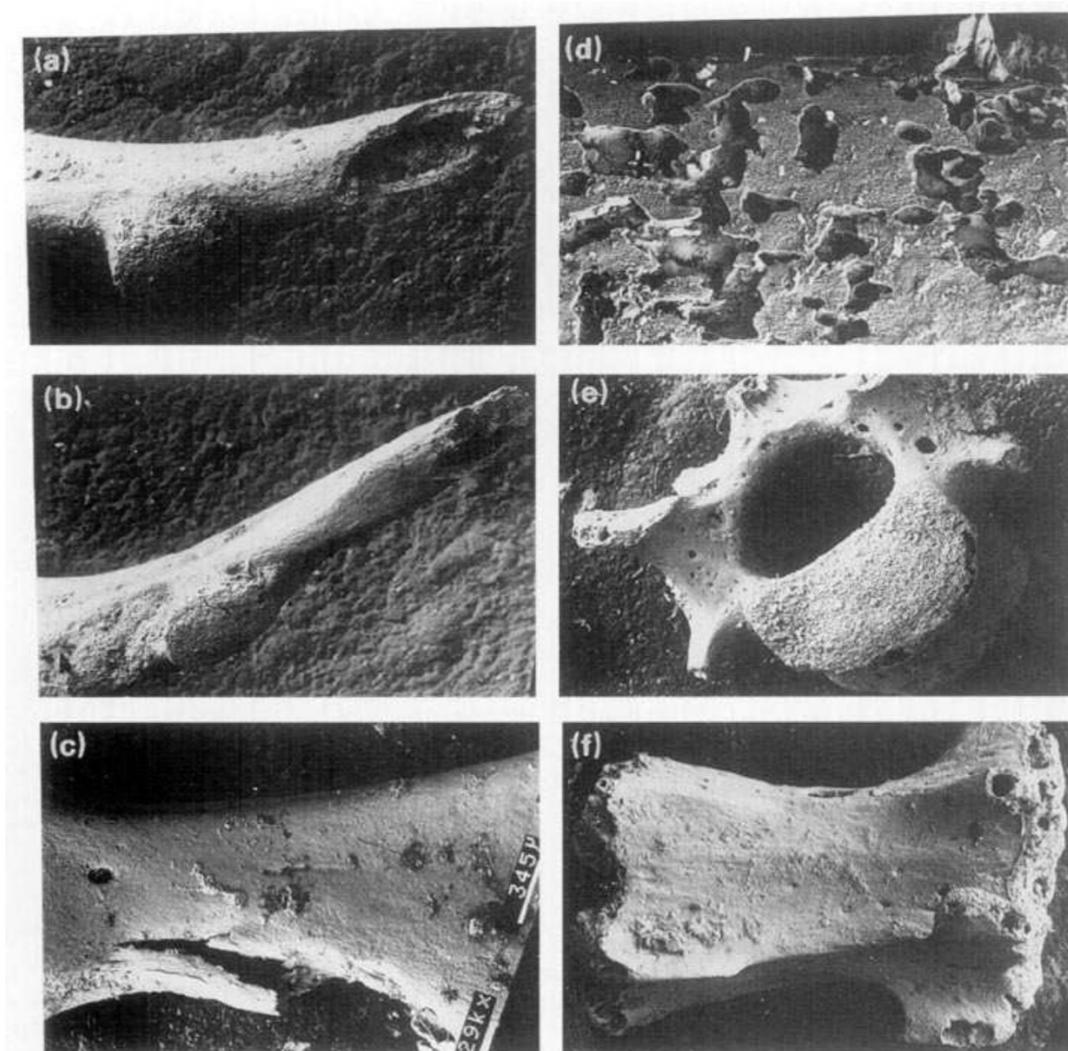


Figure 20: SEM d'ossements abrasés et fracturés par l'expérience. (a) extrémité de côte, fracture oblique. (b) extrémité de côte abrasée et fracturée. (c) bord inférieur fracturé d'omoplate. (d) métatarse montrant des effets de larves d'insectes. (e) vertèbre lombaire abrasée. (f) vertèbre caudale abrasée. (c) Photos Armour-Chelu et Andrews

Sur le site de La Silla del papa, en Espagne, où des ichnotraces de galeries avait été attribuées à l'activité du scarabée minotaure (*Thyphaeus thyphoeus*), on retrouve sur plusieurs céramiques des traces de perforations dues à ce même bousier (voir *fig.21*), comparables à celles que [Huchet \(2014\)](#) a documenté sur des ossements, et qu'il attribue à l'activité de pupation des *Dermestes*. Sur le même site, nous trouvons de plus des traces de stries parallèles sur certaines des céramiques, attribuées au frottement des tibia des scarabées contre les artefacts (voir *fig.22*).



Figure 21: Perforation attribuée à l'action d'un scarabée bousier, Site de La Sila del papa, Espagne. (c) Photo P. Moret



Figure 22: Stries attribuées à l'action d'un scarabée bousier, site de La Sila del papa, Espagne. (c) Photo P. Moret

[Huchet \(2014\)](#) documente de plus des traces superficielles de « galeries-tunnels » de termites souterraines sur la surface d'un crâne daté du méroïtique (Île de Saï, Soudan) (voir *fig. 23.1*). Ainsi, bien que des ichnotraces de galeries de termites ne puissent pas être observées dans les coupes stratigraphiques à la manière des galeries de lombrics ou de scarabées, il est possible de retrouver de tels altérations dues à l'activité de fouissage dans le sol par les termites.

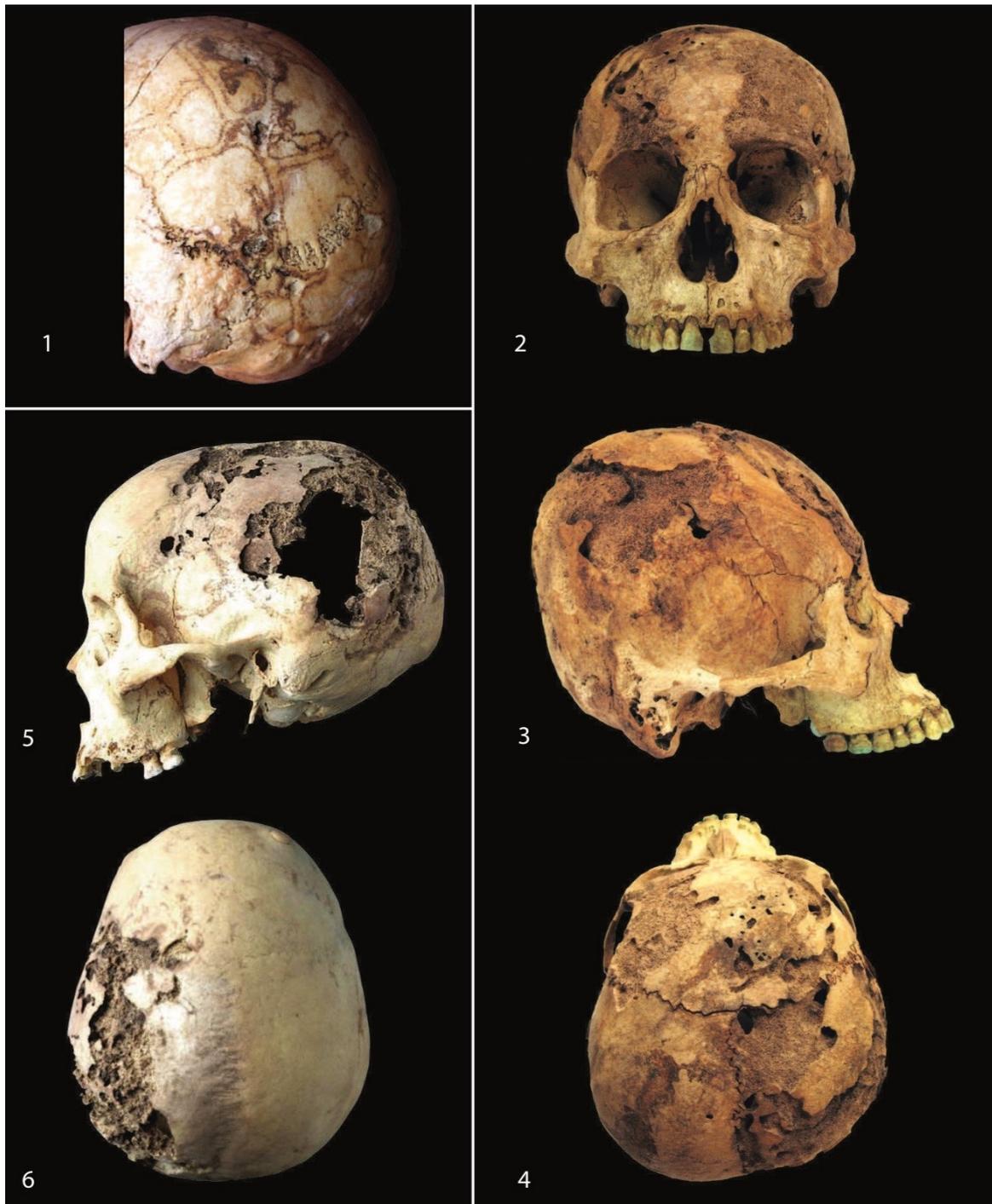


Figure 23: (1) Traces superficielles de “galeries-tunnels” de termites souterrains sur un crâne d’époque méroïtique (Île de Saï, Soudan) (photo B. Maureille). On note également la présence de multiples perforations (cupules) au niveau des pariétaux et de l’occipital. (2-4) Différentes vues d’un crâne de la civilisation mochica (Pérou) présentant des atteintes ostéolytiques majeures dues au Termite souterrain *Amitermes lunae* Scheffrahn. On relève la forte abrasion de l’os frontal et du pariétal droit, la présence de nombreuses perforations et de galeries subcorticales caractéristiques de l’activité des isoptères (photos D. Deverly, J.-B. Huchet). (5-6) : Crâne égyptien du Moyen Empire (Dayr al-Barsha /c. 2055–1650 BC) présentant de sévères dégradations et une destruction partielle du pariétal consécutivement à l’action de termites souterrains. La topographie des lésions, affectant uniquement le côté gauche du crâne, indique que cette partie reposait sur le sol au moment de l’infestation (photo Dr. Tosha Dupras (University of Central Florida) et Dayr al-Barsha Expedition (Katholieke Universiteit Leuven, Belgique))

Conclusion

En clôture de cette étude sur les effets de la bioturbation par les invertébrés sur des contextes archéologiques, nous rappellerons le manque de littérature approfondie sur le sujet. Le présent travail a tenté d'apporter sur cette question un double regard, archéologique et écologique, dans le but d'arriver à une meilleure compréhension des risques de la bioturbation lors de l'interprétation d'un contexte archéologique. Comme évoqué précédemment, les lacunes en archéologie sur ce thème sont probablement largement dues à un manque de connaissances sur les invertébrés, leur écologie et leurs comportements, et c'est donc cet aspect que nous avons souhaité développer en introduisant une approche biologique. Mais c'est avec un regard archéologique que nous avons fait une revue de littérature des effets observés de la bioturbation attribués à l'action des invertébrés.

L'interpénétration des unités stratigraphique, des horizons pédologiques, l'enfouissement mécanique d'objets archéologiques dans le sol, pouvant aller jusqu'à 20 cm verticalement en moyenne en quelques années pour les lombrics, 30 cm verticalement en 10 ans pour les termites, 20 cm horizontalement en 1 an pour les fourmis, comme le montrent les expériences menées sur le sujet. Nous soulignons cependant la nécessité de réaliser de nouvelles études afin d'obtenir des résultats plus précis. La digestion et l'élimination d'éléments botaniques, ainsi que l'altération de la chimie des sols, sont aussi des effets reconnus des invertébrés lors du processus de bioturbation. Des traces ichnologiques et taphonomiques sont aussi observées, entre abrasions dues aux frottements de lombrics contre des céramiques, des perforations ou des stries attribuées à des coléoptères coprophages sur des céramiques, ou encore des traces de galeries de termites sur des ossements,

Les effets potentiels de l'action des invertébrés sont donc nombreux et significatifs sur les sites archéologiques, et pourtant on constate une sous-évaluation générale de ce risque par les archéologues. Avec un regard écologique, nous avons alors cherché à rassembler des informations permettant d'estimer si un site rassemble des conditions favorables à la présence – et donc à l'activité – d'invertébrés bioturbateurs. Ces informations concernent le pH, la structure du sol, les climats et les environnements préférés par chacun des organismes étudiés dans le présent travail. Pour les lombrics, on doit être attentif aux milieux humides, surtout forestiers, où l'abondance de végétation et d'animaux entraîne un apport en matière organique constant. Un pH légèrement basique ou neutre est favorable à ces invertébrés. Une structure limoneuse - qui garde donc bien l'humidité – sera plus à même d'accueillir des espèces de lombrics. Chez les termites, des milieux tropicaux de préférences humides sont susceptibles d'accueillir des colonies importantes. Un pH

légèrement basique et une structure limoneuse sont préférés. Il en va de même pour les fourmis. Chez les coléoptères coprophages, la structure du sol ainsi que son pH importe peu, il faut pour ces insectes la présence d'animaux, afin de nidifier dans, sous, et proche de leurs déjections. On observe une forte présence de scarabées bousiers dans le bassin méditerranéen. Une autre approche est à prendre en compte ; quels sont les types de sites archéologiques les plus à même d'être bioturbés ? L'observation de Darwin sur les mégalithes du Stonehenge amène à souligner que plus une structure archéologique est massive, plus elle risquera de s'enfoncer sous la force de la gravité dans un sol remanié, donc poreux. De même, comme évoqué plus haut, les coléoptères coprophages dépendent de la présence d'animaux pour nidifier ; des espaces de pâture seront alors des lieux favorables à la présence de ces scarabées.

En somme, cette étude nous amène à reconnaître le besoin impérieux d'approfondir les recherches concernant les effets de la bioturbation par des invertébrés dans des contextes archéologiques. A travers cette étude, nous avons embrassé une perspective à deux volets, en désirant offrir l'opportunité de mieux saisir à la fois les enjeux de ce sujet, mais aussi comprendre à quel degré un site peut-être susceptible d'avoir été remanié. En clôture, cette étude cherche à offrir un éclairage pour guider de futures recherches et pour enrichir notre compréhension des interactions entre les organismes invertébrés bioturbateurs et les vestiges passés.

Bibliographie

- ABE T., HIGASHI M., 1997, « Global Diversification of Termites Driven by the Evolution of Symbiosis and Sociality » dans ABE T. *et al.* « Biodiversity » Springer Science+Business Media, p. 83-112
- ARMOUR-CHELU M., ANDREWS P., 1994, « Some Effects of Bioturbation by Earthworms (Oligochaeta) on Archaeological Sites » *Journal of Archaeological Science*, vol. 21, p. 433-443
- ATKINSON R. J. C., 1957, « Worms and Weathering » *Antiquity*, vol. 31, p. 219-233
- BAIZE D., DUVAL O., RICHARD G., 2013 « Les sols et leurs structures, Observations à différentes échelles », Éditions Quæ, p. 40-41
- BALEK C., 2002 « Buried artifacts in stable upland sites and the role of bioturbation : a review. » *Geoarchaeology*, vol. 17, p. 41-51
- BASTER F.P., et HOLE F. D., 1967, « Ant (*Formicida cinerea*) pedoturbation in a prairie soil » *Soil Science Society of America Proceedings*, vol. 31, p. 425-428
- BECZE-DEAK *et al.*, 1997, « Small scale secondary CaCO₃ accumulation in selected sections of the European loess belt. Morphological forms and potential for environment reconstitution ». *Geoderma*, vol. 76, p. 221-252
- BOUCHE M.B., 1972, « Lombriciens de France. Écologie et systématique », INRA, p. 376
- BOTTINELLI N. *et al.*, 2020, « An explicit definition of earthworm ecological categories – Marcel Bouché's triangle revisited. » *Geoderma*, vol. 372
- BRIESE D. T., 1982, « The effects on ants on soil of a semi-arid saltbush habitat » *Insectes Sociaux*, vol. 29, p. 375-386
- BRUSSARD L., 1983, « Reproductive behaviour and development of the dung beetle *Typhaeus thyphoeus* (Coleoptera, Geotrupidae) » *Tijdschrift Voor Entomologie*, vol. 126, n° 10, p. 203-231
- BRUSSARD L., RUNIA L. T., 1984, « Recent and ancient traces of scarab beetle activity in sandy soils of the Netherlands » *Geoderma*, vol. 34, n° 3-4, p. 229-250
- BUTT K. R., *et al.*, 2016, « Action of earthworms on flint burial – a return to Darwin's estate » *Applied Soil Ecology*, vol. 104, p. 157-162

- CAMMERAAT E. L. H., et RISCH A. C., 2007, « The impact of ants on mineral soil properties and processes at different spacial scales » *Journal of Applied Entomology*, vol. 132, p. 285-294
- CANTI, M. G., 1998, « Origin of calcium carbonate granules found in buried soils and Quaternary deposits ». *Boreas*, vol. 27, p. 275-288
- CANTI, M. G., 2003, « Earthworm Activity and Archaeological Stratigraphy: A Review of Products and Processes » *Journal of Archaeological Science*, vol. 30, p. 135-148
- CANTI, M. G., *et al.*, 2015, « Chronometry of pedogenic and stratigraphic events from calcite produced by earthworms ». *Quaternary Geochronology*, vol. 28, p. 96-102
- CANTI, M. G., 2017, « Biospheroids Produced by Earthworms » *Archaeological Soil and Sediment Micromorphology*, vol. 1
- CAPOWIEZ Y., *et al.*, 2022, « Faut-il continuer à utiliser les catégories écologiques de vers de terre définies par Marcel Bouché il y a 50 ans ? : une vision historique et critique » *Étude et gestion des sols*, vol. 29, p. 51-58
- CARLSON S. R. et WHITFORD W. G., 1991, « Ant mound influence on vegetation and soils in a semi arid mountain ecosystem » *American Midland Naturalist*, vol. 126, p. 125-139
- DARWIN C., 1881 « Rôle des vers de terre dans la formation de la terre végétale » traduit de l'anglais par LEVEQUE M., Paris
- DOSTAL P., *et al.*, 2005, « Ant-induced soil modification and its effect on plant below-ground biomass » *Pedobiologia*, vol. 49, p. 127-137
- EDWARDS C. A., 2004, "Earthworm Ecology" CRC Press LLC, Etats Unis d'Amérique
- ENCYCLOPAEDIA UNIVERSALIS, 2016, « Pédologie, les grands articles d'Universalis », p. 8
- ESCOSTEGUY P., FERNANDEZ A. E., 2017, « The Effects of Bioturbation by Earthworms. Preliminary Results of an Actualistic Taphonomy Experiment » *Journal of Taphonomy*, vol. 15, p. 11-27
- GABET E., REICHMAN O. J., SEABLOOM E. W., 2003, « The effects of bioturbation on soil processes and sediment transport », *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, vol. 31, p. 249-273
- HOLE F. D., 1981, « Effects of animals on soil » *Geoderma*, vol. 25, p. 75-112
- HORTAL J., *et al.*, 2011, "Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of European dung beetles" *Ecology Letters*, vol. 14, p. 741-748

- HUCHET J. B., 2014, « Approche ichnologique et taphonomique des altérations ostéolithiques dues aux insectes en contexte archéologique », p. 185-207, dans PATOU-MATHIS M. et DENYS C., 2014, "Manuel de taphonomie" *Collection Archéologiques*, Edition errance, Arles
- HUMPHREYS G. S., 1981, « The rate of ants mounding and earthworm casting near Sydney, New South Wales » *Search*, vol. 12, p. 129-131
- HUMPHREYS G. S., et MITCHELL P. B., 1988, « Bioturbation, An Important pedological and geomorphical process » Abstract, vol. 1, 26th Congress of the International Geographical Union, Sydney, Australia
- JAHN R. *et al.*, 2006 « Guidelines for soil description. Fourth edition » Food and Agriculture organization of the United Nations, Rome, p. 9-19
- KASS J. M., *et al.*, 2022, « The global distribution of known and undiscovered ant biodiversity » *Science Advances*, vol. 8
- KEITH A., 1942, « A postscript to Darwin's « Formation of vegetable mould through the action of worms » » *Nature*, vol. 149, p. 716-720
- KORB J., 2008, « The Ecology of Social Evolution in Termites » dans KORB J. et HEINZE J. « Ecology of Social Evolution », Springer-Verlag, Berlin, p.151-174
- LANGMAID K. K., 1964, « Some effects of earthworm invasion in virgin podzols » *Canadian Journal of Soil Science*, vol. 44, p. 34-37
- LAVELLE P., 1988, « Earthworm activities and the soil system » *Biology and Fertility of Soils*, vol. 6, p. 237-251
- LEPAGE M., 1984, « Distribution, Density and Evolution of *Macrotermes bellicosus* Nests (Isoptera : Macrotermitinae) in the North-East of Ivory Coast » *Journal of Animal Ecology*, vol. 53, n° 1, p. 107-117
- LI Y., *et al.*, 2017, "Effect of Termite on Soil pH and Its Application for Termite Control in Zhejiang Province, China" *Sociobiology*, vol. 64, n°3, p. 317-326
- LOBRY DE BRUYN L., 1990, « The role of termites and ants in soil modification : a review » *Journal of Soil Biology and Biochemistry*, vol. 28, p. 55-93
- MATTHEWS R. W., MATTHEWS J. R., 2005, « Biological Notes on Ground-Nesting Digger Wasps from Western Nebraska » *The Prairie Naturalist*, vol. 37, p. 62-71

- MALLYE J. B., 2007, « Les restes de blaireau en contexte archéologique : taphonomie, archéozoologie et éléments de discussion des séquences préhistoriques » Thèse de doctorat, UFR Sciences de l'Homme et Société. Université Sciences et Technologies, Bordeaux I
- MCBREARTY S., 1990, « Consider the humble termite ; termites as agents of post-depositional disturbance at African archaeological sites » *Journal of Archaeological Sciences*, vol. 17, p. 111-143
- MUSTAJÄRVI L. *et al.* 2019 « How Important is Bioturbation for Sediment-to-Water Flux of Polycyclic Aromatic Hydrocarbons in the Baltic Sea ? » *Environmental Toxicology and Chemistry*, vol. 38
- NKEM J., *et al.*, 2000, « The impact of ant bioturbation activities on surrounding soil properties » *Pedobiologia*, vol. 44, p. 609-621
- PERRIN W., 2019, « Influence de la pression pastorale sur l'écologie des communautés de coléoptères coprophages et leurs rôles fonctionnels associés. Implication pour la gestion des espaces naturels », Thèse de doctorat, Université Paul-Valéry Montpellier 3
- PHILLIPS H. R. P., *et al.*, 2019, « Global Distribution of Earthworm Diversity » *Science*, vol. 366, n°6464, p. 480-85
- PLUME L., 2020, « Les scarabées bousiers: des agents bioturbateurs des sols archéologiques? », Rapport de stage de fin d'étude, Faculté des sciences Université de Montpellier
- POMEL S., 2008 « La mémoire des sols » Presses Universitaires de Bordeaux, p. 22
- PREECE, R. *et al.*, 1995, « A late-glacial colluvial sequence at Watcombe Bottom, Ventnor, Isle of Wight, England ». *Journal of Quaternary Science*, vol. 10, p. 107-121
- ROBINS R, et ROBINS A., 2011, « The antics of ants ; ants as agent of bioturbation in a midden deposit in south-east Queensland » *Environmental Archaeology*, vol. 16, n° 2, p. 151-161
- SCULLY N. J., 1942, « Root Distribution and Environment in a Maple-Oak Forest » *Botanical Gazette*, vol. 103, p. 492-517
- SHALER N. S., 1891, « The origin and nature of soils, Twelfth Annual Report » Washington, DC : US, Geological Survey
- STEIN K. J., 1983, « Earthworm Activity ; A Source of Potential Disturbance of Archaeological Sediments » *American Antiquity*, vol. 48, p. 277-289

- THORNE B. L., GRIMALDI D. A., KRISHNA K., 2000, « Early Fossil History of the Termites » dans ABE T. *et al.* « Termites : Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology », Springer Science+Business Media, p. 77-93
- TURNER J. S., 2001. « On the mound of *Macrotermes michaelseni* as an organ of respiratory gas exchange » *Physiological and Biochemical Zoology*, vol. 74, p. 798-822
- TURNER J. S., 2006, « Termites as mediators of the water economy of arid savanna ecosystems » dans D'ODORICO P. *et al.*, 2006, « Dryland Ecohydrology » Springer International Publishing, p. 401-414
- VENN C., 2008, « Disturbing Effects, Towards an Understanding of the Impact of Ants and Termites Activity on Australian Archaeological Sites » Mémoire d'étude. School of Social Science, University of Queensland, Australia
- VERRECCHIA E. P., et TROMBINO L., 2021, "A Visual Atlas for Soil Micromorphologists" Springer Cham
- WHITFORD W. G., et ELDRIDGE D. J., 2013, « Effects of Ants and Termites on Soil Geomorphological Processes » *Treatise on Geomorphology*, vol. 12, p. 281-292
- WOOD W.R., JOHNSON D.L., 1978 « A survey of disturbance processes in archaeological site formation. » *Archaeological Method and Theory*, vol. 1, p. 315-381
- WOOD T. G., 1988, « Termites and the soil environment » *Biology and Fertility of Soils*, vol. 6, p. 228-236
- WORLD REFERENCE FOR SOIL RESOURCES, 4^e EDITION., 2022, IUSS Working Group WRB, International Union of Soil Science, Vienne