Année 1986

Nº d'ordre: 1418

THESE

présentée

devant l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON I

pour obtenir

le grade de Docteur D'ETAT ES SCIENCES

par

G. FERRIERE

MOUVEMENTS NATURELS DES ELEMENTS DANS UNE PRAIRIE : QUANTIFICATION DES ECHANGES D'AZOTE ENTRE LOMBRICIENS, SOL ET PLANTES

soutenue le : 13 JUIN

JURY: Messieurs R. BARDIN

M.B. BOUCHE

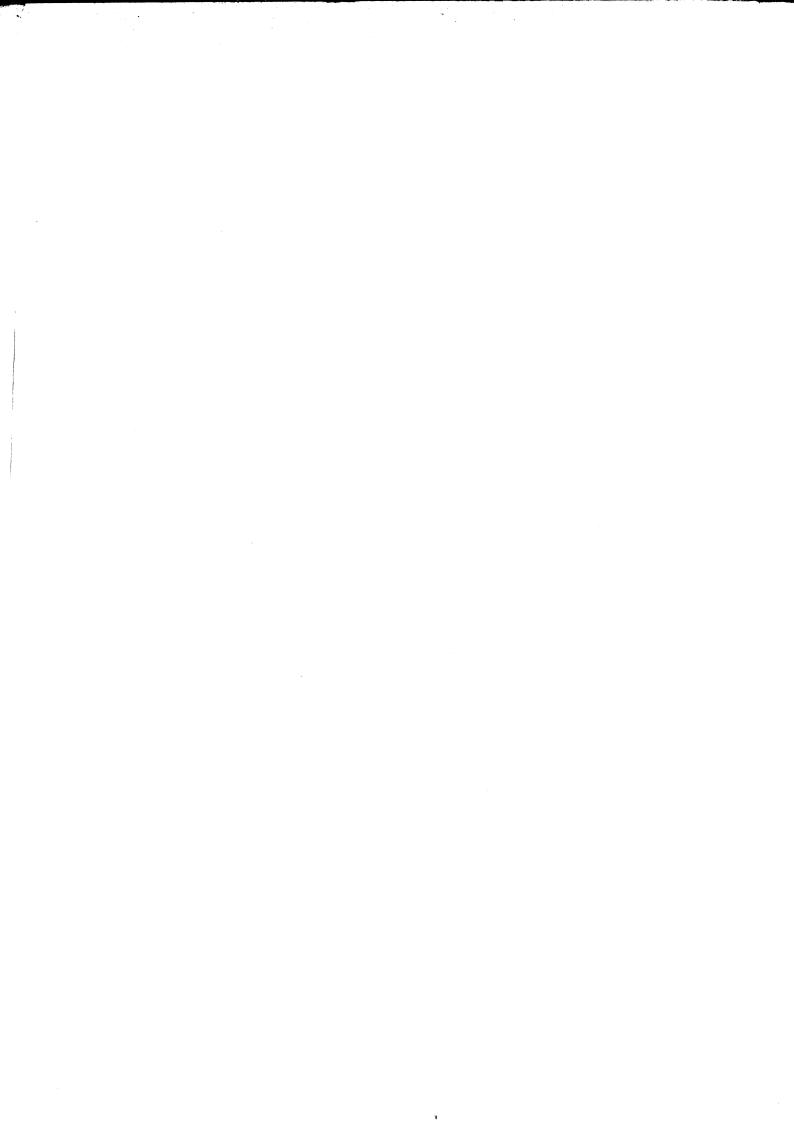
F. DI CASTRI

C. GASPAR

Madame A. GOUNOT

Messieurs L. SALSAC

F.R. WAREMBOURG



Les résultats originaux présentés dans cette thèse sont l'aboutissement de 7 années de recherches, sur un sujet proposé par Monsieur Bouché et conduites au laboratoire de zooécologie du sol de l'Institut National de la Recherche Agronomique, d'abord à Dijon puis à Montpellier au Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques Louis Emberger du C.N.R.S.

Ce sujet s'inscrit lui-même dans une démarche scientifique et méthodologique, progressivement élaborée depuis 1965, qui vise à une perception synthétique des positions et des rôles des lombriciens dans les systèmes écologiques.

La réalisation de cette thèse a été rendue possible grâce à l'enseignement, la collaboration et les conseils d'un grand nombre de personnes qu'il m'est impossible de citer toutes ici. Je remercierai notamment :

- Madame GOUNOT et Monsieur BARDIN, Professeurs à l'Université Claude Bernard de Lyon. Leur enseignement et leur critique m'ont aidé à mieux comprendre les problèmes posés par la recherche en écologie.
- Monsieur le Professeur DI CASTRI, Directeur du Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques Louis Emberger (C.N.R.S.); Monsieur GASPAR, Professeur à la chaire de zoologie générale et faunistique à la Faculté des Sciences Agronomiques de l'État à Gembloux (Belgique); Monsieur SALSAC, Professeur de Physiologie végétale à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, Chef du Département de Physiologie végétale à l'I.N.R.A.; Monsieur WAREMBOURG, Maître de recherches au C.E.P.E.

L'intérêt qu'ils portent à cette thèse en acceptant de participer au jury m'honore.

-Les membres actuels du laboratoire de zooécologie du sol (I.N.R.A.): Monsieur SOTO et Mademoiselle ALIAGA. Ils m'ont accueilli avec dévouement et sympathie. Monsieur HEIDET et Monsieur SORRENTINO, étudiants en thèse de 3ème cycle, se sont joints à l'effort collectif pour le traitement informatique des données.

- Monsieur MERMED-BOUVIER, chercheur au Centre d'Etudes Atomiques de Saclay ; Madame DOMENACH et Monsieur CHALAMET, chercheurs à l'Université de Lyon I m'ont initié à l'emploi du ¹⁴C et du ¹⁵N.
- Messieurs les dessinateurs du C.E.P.E. qui ont réalisé les figures avec un soin attentif.
- La Mairie de Dijon et plus spécialement les Services Communs qui se sont chargés du lourd travail de dactylographie.

J'adresserai une mention toute particulière à Monsieur BOUCHE, Maître de Recherches à l'Institut National de la Recherche Agronomique, Directeur du laboratoire de zooécologie du sol. Il n'est rien de mon travail qu'il n'ait pris le temps d'étudier et de discuter avec compétence et amitié.

PLAN DE LA THESE

INTRODUCTION	N	pag
Ière PARTIE:	Echanges métaboliques des vers de terre avec leur milieu : concept résultats acquis	s et
	1.1 Concepts concernant les échanges métaboliques	1.
	1.1/1 Notion d'individu biochimique	1.
	1.1/2 Ingestion, assimilation, excrétion1.1/3 Notion de débit	1
	1.2 Nature et ordre de grandeur des produits échangés par les lombriciens.	1
	1.2/1 Nature des produits échangés	1
	1.2/2 Ordre de grandeur	2
	1.3 Intégration des échanges métaboliques dans un modèle global	2
•	d'activité des lombriciens	
	1.4 Conclusions sur les résultats acquis	2
IIème PARTIE	: Mise au point d'une méthode pour l'estimation des débits azote et carl	one
	liés à l'émanation des lombriciens	
	2.1 Principe de la méthode	3.
	2.2 Choix du matériel	3:
	2.2/1 Choix des animaux	3:
	2.2/2 Choix de l'alimentation	3:
	2.2/3 Choix des marqueurs	30
	2.3 Marquage des lombriciens	3
	2.3/1 Préparation de l'aliment marqué	3
	2.3/2 Elevage des animaux	3
	2.4 Mesure des débits au laboratoire	4:
	2.4/1 Conditions expérimentales	4:
	2.4/2 Techniques utilisées pour le dosage de l'azote 15 et du carbone 14	4.
	2.4/3 Calcul des déhits	. 11

2	2.5 C	onclusions sur les débits mesurés au laboratoire	54
	:	2.5/1 Qualité des ajustements	54
	:	2.5/2 Importance des phénomènes	54
	. ;	2.5/3 Signification physiologique des ajustements	56
	:	2.5/4 Rapprochement des deux débits azote-carbone	56
∭ème PARTIE : A	Applic	cation de la méthode à la mesure écophysiologique du débit de l'a	zote
c	hez î	Nicodrilus longus longus (Ude, 1886)	
3	3.1 In	troduction	59
3	3.2 L	a station de référence : la prairie de Cîteaux	60
	:	3.2/1 Raisons de notre choix	60
		3.2/2 Principales caractéristiques de la station	61
3	3.3 M	léthode de mesure écologique des débits	64
3	5.4 R	ésultat et calcul du débit	68
3	.5 C	onclusions : comparaison avec le débit mesuré au laboratoire	71
IVème PARTIE : D	Destin	née de l'azote 15 d'origine lombricienne dans la prairie	
4	.l In	troduction	75
4	.2 D	élimitation, codification des compartiments et des transferts	76
	4	4.2/1 Délimitation des compartiments	76
	4	4.2/2 Codification des compartiments et des transferts	79
4	.3 In	nportance et dynamique des compartiments	82
	4	4.3/1 Résultats bruts et homogénéisation des données	82
	4	4.3/2 Turricules	87
		4.3/3 Le compartiment sol	88
	4	4.3/4 Compartiments plante	89
	4	4.3/5 le compartiment conventionnel : CTLP	95
4	.4. C	Cinétique des transferts	97
	4	4.4/1 Etude du transfert lombricien - CTLP	97
	4	4.4/2 Etude du transfert CTLP-> plante	99

4.4/3 Simulations des transferts (rapides et lents)	100	
lombriciens CTLP-plante		
4.4.3.1 Bases des simulations	100	
4.4.3.2 Première simulation	101	
4.4.3.3 Deuxième simulation	103	
4.4.3.4 Troisième simulation	105	
4.4.3.5 Quatrième simulation	107	
4.4/4 Essai d'interprétation des processus physiologiques	112	
et microbiologiques associés aux transferts		
vème PARTIE: Discussion sur l'importance des processus en cause		
5.1 Introduction	117	
5.2 Extrapolation des données aux peuplements lombriciens et	118	
importance des débits d'azote par rapport au compartiment plante		
5.3 Extrapolation temporelle	120	
VIÈME PARTIE : CONCLUSIONS GENERALES		
6.1 Conclusions sur les résultats	123	
6.2 Conclusions sur un plan épistémologique	124	
6.3 Conclusions sur un plan technique et développement futur de la méthode	126	
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES		
LISTE DES FIGURES	146	
LISTE DES TABLEAUX	148	
ANNEVEC		

INTRODUCTION

"Il est permis de douter qu'il y ait beaucoup d'autres animaux qui aient joué dans l'histoire du globe un rôle aussi important que ces créatures d'une organisation si inférieure".

Ch. Darwin, The formation of vegetable mould through the action of worms, 1881, 1882.

L'intéraction continue qui s'exerce entre facteurs abiotiques et organismes vivants d'un écosystème, s'accompagne d'une circulation de matières entre biotope et biocénose, sous forme de substances alternativement minérales et organiques.

A partir d'énergie lumineuse (rayonnnement solaire), d'eau et d'éléménts nutritifs, les plantes vertes (et plus particulièrement leurs cellules chlorophylliennes) possèdant la capacité de photo-réduction du gaz carbonique de l'air, élaborent de la matière organique. Puis, grâce à la complémentarité écophysiologique entre êtres autotrophes et hétérotrophes, la matière organique est ensuite transférée à toutes les composantes de l'écosystème. Elle subit alors une succession de transformation, impliquant l'action intégrée d'un ensemble très complexe de processus, qui in fine abouti au recyclage des principaux éléments biogènes indispensables aux cellules vivantes.

Dans les écosystèmes terrestres, il semble que la plus grande partie de la production primaire ne soit pas utilisée par les herbivores, mais par les décomposeurs ; c'est-à-dire les organismes du sol. A titre d'exemple, selon Macfadyen (1963), dans une prairie permanente paturée par le bétail, environ 75 % de la production végétale ferait retour au sol sous forme de matière organique morte. Afin d'apprécier ces processus de dégradation, de nombreuses études ont été conduites.

Le Programme Biologique International (P.B.I.) a apporté une contribution à cet objectif. Il a eu pour mérite de réunir, pendant une longue période sur les mêmes sites d'études, des chercheurs appartenant à diverses disciplines (Botanique, Zoologie, Pédologie, Microbiologie, etc...). L'objectif du

P.B.I., très vaste, était notamment de mieux comprendre et de mieux décrire les écosystèmes (au sens de système fonctionnel) du monde. Pour une part importante, les travaux se sont focalisés sur l'étude de la contribution de chaque organisme, ou groupe d'êtres vivants, au processus de transformation de l'énergie (photosynthèse, dégradation, néosynthèse,...) et de transfert des éléments chimiques (C, N, H, P,...) liés aux molécules organiques.

Pour les animaux du sol, et simplement pour les lombriciens, ces efforts de recherches ont pris une allure très diversifiée qui a fait l'objet d'une synthèse récente (Petersen et Luxton, 1982). Cette synthèse souligne l'effort important qui a permis l'estimation de nombreuses populations avec parfois des connaissances précises sur les variations saisonnières, les cycles, voire la démographie. L'approche énergétique, largement privilégiée a porté sur l'estimation de l'énergie consommée (C), l'énergie métabolisée au sens de respirée (R), l'énergie fixée (P) ou production de tissus propres, enfin les rejets (fécès, urines, métabolites) (FU), selon la formule dite "Equation Biologique de Production" (Luxton, 1982) proposée en 1966 dans l'atelier de Jabtonna "secondary productivity of terrestrial ecosystems" par Petrusewicz (1967) où : C = P + R + FU = A + FU avec A : assimilation.

Cette formulation a conduit très souvent au calcul de la valeur de R par respirométrie (Warburg, infrarouge,...) et de P par extrapolation de croissance pondérale qui par calcul des variations de biomasse. La consommation (C), de même que les rejets (FU) ont été classiquement estimés à partir de données d'élevage.

Remarquons que C, R, FU et A sont mesurés au laboratoire puis extrapolés au terrain ; seul P pouvant être déduit de données démographiques de terrain : ce qui n'a été calculé, pour les lombriciens, qu'une fois (Lavelle, 1975). Dès lors, les calculs de l'équation biologique, aussi précis soient-ils, conduisent à une extrapolation au terrain qui doit être vérifiée : les problèmes techniques de cette vérification se posent donc.

L'équation biologique présente par ailleurs une étrange anomalie, la consommation est confondue avec l'ingestion et les excrétats, issus du **métabolisme**, sont aussi confondus avec les éléments transitant dans le tube digestif (F, U). L'assimilation devient explicitement:

A = P + R = C - FU (Petrusewicz, 1967).

Cette formulation néglige totalement les phénomènes de vie microbienne intestinale, les dégradations énergétiques lors du transit intestinal, etc...

On comprend très bien qu'il était plus facile de globaliser l'animal et la portion de son milieu qu'il traite lors du transit intestinal et pratiquement de négliger les

P.B.I., très vaste, était notamment de mieux comprendre et de mieux décrire les écosystèmes (au sens de système fonctionnel) du monde. Pour une part importante, les travaux se sont focalisés sur l'étude de la contribution de chaque organisme, ou groupe d'êtres vivants, au processus de transformation de l'énergie (photosynthèse, dégradation, néosynthèse,...) et de transfert des éléments chimiques (C, N, H, P,...) liés aux molécules organiques.

Pour les animaux du sol, et simplement pour les lombriciens, ces efforts de recherches ont pris une allure très diversifiée qui a fait l'objet d'une synthèse récente (Petersen et Luxton, 1982). Cette synthèse souligne l'effort important qui a permis l'estimation de nombreuses populations avec parfois des connaissances précises sur les variations saisonnières, les cycles, voire la démographie. L'approche énergétique, largement privilégiée a porté sur l'estimation de l'énergie consommée (C), l'énergie métabolisée au sens de respirée (R), l'énergie fixée (P) ou production de tissus propres, enfin les rejets (fécès, urines, métabolites) (FU), selon la formule dite "Equation Biologique de Production" (Luxton, 1982) proposée en 1966 dans l'atelier de Jabtonna "secondary productivity of terrestrial ecosystems" par Petrusewicz (1967) où : C = P + R + FU = A + FU avec A : assimilation.

Cette formulation a conduit très souvent au calcul de la valeur de R par respirométrie (Warburg, infrarouge,...) et de P par extrapolation de croissance pondérale ou par calcul des variations de biomasse. La consommation (C), de même que les rejets (FU) ont été classiquement estimés à partir de données d'élevage.

Remarquons que C, R, FU et A sont mesurés au laboratoire puis extrapolés au terrain ; seul P pouvant être déduit de données démographiques de terrain : ce qui n'a été calculé, pour les lombriciens, qu'une fois (Lavelle, 1975). Dès lors, les calculs de l'équation biologique, aussi précis soient-ils, conduisent à une extrapolation au terrain qui doit être vérifiée : les problèmes techniques de cette vérification se posent donc.

L'équation biologique présente par ailleurs une étrange anomalie, la consommation est confondue avec l'ingestion et les excrétats, issus du **métabolisme**, sont aussi confondus avec les éléments transitant dans le tube digestif (F, U). L'assimilation devient explicitement:

$$A = P + R = C - FU$$
 (Petrusewicz, 1967).

Cette formulation néglige totalement les phénomènes de vie microbienne intestinale, les dégradations énergétiques lors du transit intestinal, etc...

On comprend très bien qu'il était plus facile de globaliser l'animal et la portion de son milieu qu'il traite lors du transit intestinal et pratiquement de négliger les

PREMIERE PARTIE:

ECHANGES METABOLIQUES DES VERS DE TERRE AVEC LEUR MILIEU:

CONCEPTS ET RESULTATS ACQUIS.

"Probably the most important ultimate objective of ecology is an understanding of community structure and function from the viewpoint of its metabolism and energy relationships"

PARK, 1945

I.I. - CONCEPTS CONCERNANT LES ECHANGES METABOLIQUES

1.1.1) Notion d'individu biochimique

Tout être a besoin, pour assurer sa vie, d'une quarantaine d'éléments chimiques régulièrement échangés avec le milieu extérieur. Plusieurs scientifiques ont essayé de représenter ces phénomènes à partir de modèles globaux (exemple: modèle universel d'Odum, 1959). Mais lorsque l'on aborde le sol, système où la nécromasse s'accumule et où les dégradations extramétaboliques sont nombreuses, ces modèles sont insatisfaisants.

Bouché (1978) a précisé la notion d'individu biochimique. Il appelle métabolon (M) l'ensemble des molécules constituant une unité soumise aux régulations d'un même génome et dont les chaînes réactionnelles interagissent sans discontinuité spatiale. Un métabolon peut se scinder en plusieurs (gamètes, boutures, etc...), ou fusionner avec un autre.

Le métabolon est donc un concept purement fonctionnel qui diffère parfois sensiblement de l'individu morphologique. Il permet d'éliminer les ambiguïtés propres à la définition du mot individu (exemple : Coenobes, colonies de Bryozoaires, etc...). Pratiquement, nous assimilerons le ver privé de son contenu du tube digestif (endentère) à un métabolon.

1.1.2) Ingestion, assimilation, excrétion

Les processus conduisant à des échanges entre le métabolon et le milieu extérieur, bien que complexes, comportent les phases suivantes (Bouché, 1978):

l'ingestion (c)

Elle correspond à la sélection de matières du milieu, au niveau d'organes spécialisés. Ces éléments (exemple : contenu du tube digestif des lombriciens, ou endentère) n'appartiennent pas encore au métabolon, mais sont simplement isolés du milieu extérieur à des fins digestives.

• l'assimilation (a)

C'est l'intégration au métabolon et sous son contrôle biochimique, d'une partie des produits ingérés ou non (échanges cutanés).

Classiquement, en physiologie, les produits assimilés ont deux fins :

- servir de matériaux de construction pour élaborer de la matière (anabolisme), afin d'assurer la croissance du métabolon et sa reproduction.
- servir de matériaux énergétiques, pour assurer la maintenance du métabolisme basal ou du métabolisme d'activité.

· l'émanation (e)

Elle comprend toutes sorties de matières du métabolon. Ces dernières, quittant le contrôle du génome, s'intègrent au milieu extérieur.

Les produits émanés proviennent :

- de la respiration (r), ou d'une fermentation. La respiration (dissimilation oxydo-réductive) libère de l'oxygène et de l'eau alors que la fermentation (anaérobiose) rejette en plus divers produits.
- de l'excrétion (ex) : sorties de produits variés, comme ceux issus du catabolisme (exemple : ammoniaque, urée), ou d'autres corps plus complexes (enzymes, mucus, ...),
- de l'élaboration (el) qui correspond à la libération de tissus morts (amputation, desquamation, cadavre à la mort du métabolon, etc...), aux enveloppes de cocons et aux produits séminaux (exceptés les gamètes).

Notons que la croissance ne fait pas partie de l'émanation, puisqu'elle ne correspond pas à une sortie de produits à l'extérieur du métabolon.

1.1.3) Notion de débit

bioquantités animales mises en jeu est nécessaire.

En écologie, il est essentiel de développer des techniques qui permettent de mesurer les phénomènes directement au terrain et non pas de faire appel à des extrapolations hazardeuses.

 l'animal, placé alors dans la nature, effectue des échanges réguliers de matière ou d'énergie avec les différentes composantes du milieu.
 Nous appellons débit toute quantité échangée par unité de temps (^{dq/}dt).

Cette précision est importante, la confusion existe souvent entre les termes débit et flux; ce dernier étant défini comme une vitesse par unité de surface.

. d'autre part, dans cette thèse, nous serons conduits à replacer les investigations au niveau des populations et non pas de l'individu isolé (c.f. 5.2.).

Nous appellons débit total : la somme des échanges des différents métabolons appartenant à une population ou à un peuplement ; c'est-à-dire la somme des échanges de métabolons fonctionnant "en parallèles". Pour arriver à ce résultat,

la connaissance simultanée des débits individuels (mesure d'une fonction) et des

I. II - NATURE ET ORDRE DE GRANDEUR DES PRODUITS ECHANGES PAR LES LOMBRICIENS

Globalement, les vers de terre peuvent être divisés en trois groupes :

- . Ceux qui ingèrent beaucoup de matière organique et peu de matériaux inorganiques (épigés de Bouché, 1971). Ils sont largement distribués dans les forêts du monde.
- Les espèces qui se nourrissent à la surface du sol et creusent de nombreuses galeries (Anéciques de Bouché, 1971). Elles ingèrent de la matière organique provenant surtout de la litière végétale et des quantités variables de matériaux inorganiques. Dans ce groupe sont inclus la majorité des Lombricidae. Leur rôle sur l'incorporation de la matière organique dans le sol et sur la pédogènèse est capital. Beaucoup d'espèces déposent leur fécès à la surface du sol, alors que d'autres les rejettent dans les galeries.
- . Ceux qui se nourrissent dans le sol (géophages). Ces espèces construisent des systèmes de galeries qui sont continuellement étendus (endogés de Bouché, 1971). Elles ingèrent, non sélectivement, les composantes du sol (matière organique mélangée à une grande quantité de matériaux inorganiques).

Leurs fécès sont déposés principalement dans des galeries où dans d'autres espaces du sol. Leurs effets sont probablement plus pédogénétiques que d'agir sur les cycles des éléments nutritifs.

1.2.1) Nature des produits échangés

Ingestion (c)

De nombreux travaux de laboratoire ont essayé de déterminer la nature des ingestats, notamment l'origine de la matière organique végétale consommée (Dunger, 1958; Perel et Sokolov, 1964; Satchell et Lowe, 1967). Il s'agissait de réaliser des élevages contrôlés, d'apporter une ou plusieurs sources de nourriture et de noter laquelle disparaissait. Maldage et Couture (1972) ont étudié, qualitativement et quantitativement, en utilisant un marqueur radioactif, les choix alimentaires de Lumbricus terrestris L. en présence de plusieurs sources de matières organiques. Mais ces résultats de laboratoire sont peu transposables au milieu naturel, où le comportement des lombriciens est nécessairement différent devant des ressources alimentaires multiples.

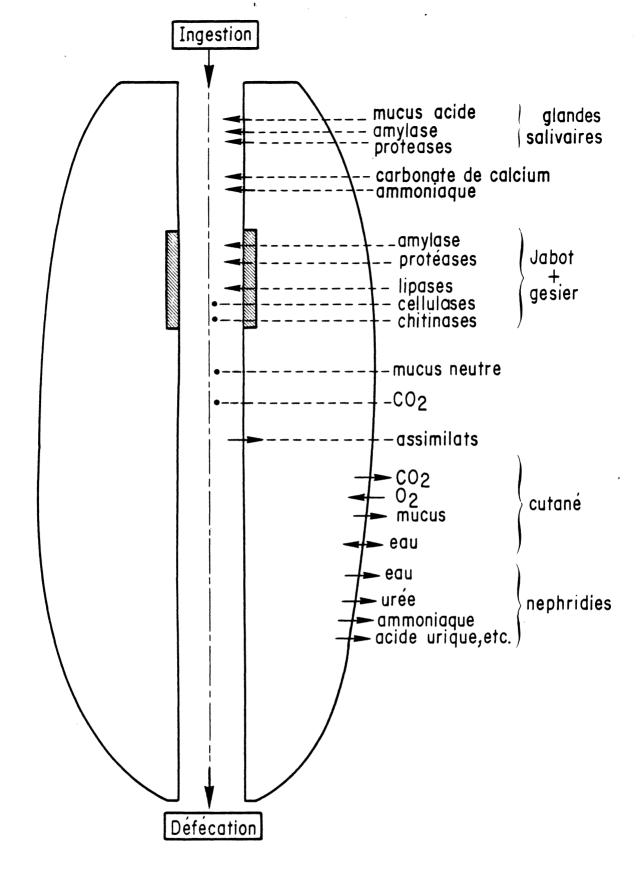


FIGURE nº 1: SCHEMATISATION DES EXCRETIONS ET DES ASSIMILATIONS DES LOMBRICIENS

D'après Abdel-Fattah, 1957; Bahl, 1947; Graff, 1971; Hora, 1946; Kambata et Bhat, 1953; Lavelle, Rangel et Kanyonyo, 1983; Massal, 1929; Needham, 1957; Parle, 1963a; Piearce, 1972; Przylechi, 1922; Ramsay, 1949; Robinet, 1883; Tracey, 1951.

Cette synthèse est donnée avec réserve (voir page 18). Parfois la présence dans le tube digestif d'une substance a été constatée, sans que l'on puisse en préciser l'origine (dans ce cas, les points remplacent les flèches dans la figure).

D'autres auteurs, dans le but d'estimer le rôle des vers de terre dans la décomposition de la matière organique, ont observé dans la nature, la disparition de litières variées sous l'influence des lombriciens (Kurcheva, 1960; Edwards et Heath, 1963; Dietz et Bottner, 1981).

Une autre approche consiste à prélever des vers de terre dans la nature ; les disséquer et analyser leur endentère, (contenu du tube digestif), témoignage des éléments choisis par les animaux dans les contraintes écologiques. Aux observations purement qualitatives de Piearce (1978), Bouché et Kretzschmar (1974) ont substitué un dispositif original de séparation de la matière organique libre. Cette matière organique, plus ou moins grossière se caractérise par des débris végétaux en début d'évolution ($^{\rm C/N}$ > 15). Ferrière (1976, 1977b), grâce à une méthode permettant d'observer les épidermes des fragments végétaux ingérés, a déterminé l'origine botanique de ces débris. Cette technique a précisé, en fonction des espèces, des catégories écologiques et des stades (adulte, juvénile), les aliments réellement ingérés par les animaux.

Assimilation (a)

Les ingestats vont subir au cours de leur transit intestinal des modifications pédologiques (Ramandriamamonzizaka, 1984), chimiques et enzymatiques (Rafidison, 1982; Bouché et al., 1983; Lavelle, Zaidi et Schaefer, 1983) très profondes.

- L'état actuel des connaissances ne permet pas de définir, avec précision, la nature des assimilats. Au cours de la digestion, des changements qualitatifs et quantitatifs de la microflore sont observés. Certaines bactéries, algues et parfois protozaires sont fortement lysées (Miles, 1963; Atlavinyte et Pocienne, 1973; Nekrasova et al., 1976; Rouelle et Pussard, 1981), mais ces processus ne nous renseignent pas de façon certaine sur la nature des assimilats.
- Classiquement, l'assimilation est située au niveau du tractus intestinal, mais ce fait est loin d'être assuré pour de multiples éléments comme l'eau et certains solutés (Mazaud, 1979).

Excrétion (ex)

. Nature de <u>l'excrétion</u>

- . De nombreuses études physiologiques ont essayé de déterminer la nature des produits excrétés. Nous synthétisons les résultats acquis dans la figure nº 1. En fait, la quasi totalité des études conduisant à cette synthèse ont été menées au laboratoire et des imprécisions importantes en résultent. De même l'origine de certaines enzymes n'est pas encore démontrée avec certitude (ex : cellulases, chitinases).
- Lavelle, Rangel et Kanyonyo (1983) ont constaté l'apparition d'hydrosolubles organiques dans le tube digestif, probablement liés à l'excrétion de mucus intestinaux. D'après Richards (1973), il semblerait que les mucus soient formés par un complexe polysaccharide-protéine-phospholipide, où les polysaccharides sont de type neutre et les phospholipides sont intimement liés à la fraction protéique.

Une production de mucus cutanés existe également (Needham, 1957; El Duweini et Ghabbour, 1971).

. Devenir des produits excrétés

. Activités microbiologiques des turricules déféqués

Les turricules sont les fécès épigés des lombriciens. Ils contiennent des débris organiques peu digérés par les vers, mélangés avec la partie minérale du sol, de l'azote et divers produits issus de l'excrétion. Ils sont le siège d'activités microbiologiques intenses.

Nowack (1977) suggère que l'effet le plus important des lombriciens sur le sol est la stimulation de l'activité microbiologue dans les turricules.

Plusieurs travaux montrent la richesse des peuplements microbiens existants dans les turricules par rapport au sol (Stockli, 1928; Kollmannsperger, 1952; Ruschmann, 1953; Schültz et Felber, 1956).

Parle (1963b) met en évidence l'augmentation de l'activité respiratoire dans les turricules produits par **Nicodrilus longus** pendant une période de 45 jours après leur production. Barley et Jenwings (1959) comparent la consommation d'oxygène (égale décomposition de la matière organique) et la production de nitrate et d'ions amoniums dans des boites d'élevage contenant des lombriciens par rapport à des témoins privés de vers. Au delà de 30 jours, ces auteurs notent une augmentation d'environ 20 % du taux de nitrate et d'ammonium dans les milieux où évoluent les lombriciens. Parle (1963b), dans une expérience similaire, montre

une augmentation des ions nitrates et ammoniums dans les turricules de N. longus. D'après cet auteur, 96 % de l'azote dans les turricules frais serait sous forme ammoniacale et 4 % sous forme de nitrate ; mais après 20 jours d'expérience, sous l'action des microorganismes, la forme ammoniacale ne représentait plus que 65 % alors que la forme nitrate atteignait 35 %.

Loquet (1978) calcule le taux de décomposition de la matière organique dans les turricules et le compare à un sol non ingéré en utilisant le coefficient de minéralisation de Dommergues (1968):

Les valeurs de ces coefficients sont pour les turricules respectivement de 3,5; 1,5; 2,0 pour des échantillons prélevés en automne, printemps, automne suivant. Par contre ils sont de 2,5; 0,9; 0,6 pour des échantillons correspondant à l'horizon 0-6 cm du sol.

. Activités microbiologiques dans les galeries :

Bouché (1975c) définit conventionnellement une zone de 2 mm d'épaisseur autour des galeries lombriciennes ; il l'appelle drilosphère.

Dans la prairie permanente de Cîteaux, comportant un peuplement lombricien de 12 espèces, Bhatnagar (1975) compare les peuplements de germes fixateurs d'azote et de germes dénitrifiants dans la drilosphère et dans le reste du sol. Il trouve que par rapport au sol total, environ 40 % des fixateurs aérobies, 13 % des fixateurs anaérobies et 16 % des dénitrifiants sont dans la drilosphère.

1.2.2) Ordre de grandeur

Ingestion

Les vers de terre jouent un rôle fondamental dans l'incorporation de la litière végétale au sol. Satchell et Lowe (1967) mettent en évidence cette propriété à partir de plusieurs essais en laboratoire et dans la nature. Ils concluent que dans les milieux riches en lombriciens, la quantité de matière organique consommée est limitée plus par la disponibilité que par la capacité d'ingestion des animaux.

Les observations de Frantz et Leitenberger (1948), sur une population de Lumbricus rubellus, de Van Rhee (1963) sur 6 espèces de lombricidés et de Needham (1957) sur L. terrestris indiquent que les vers de terre ingèrent environ 27 mg de litière (m.s.) par gramme de vers (m.p.h.) par jour et que dans des conditions optimales, la consommation serait probablement supérieure. Sur cette base (27 mg/g/jour), Satchell et Lowe (1967) estiment qu'une population de L. terrestris, placée dans une forêt mixte du nord de l'Angleterre, possède la capacité de consommer la totalité de la litière annuelle en 3 mois environ.

Raw (1962) place des feuilles de pommier à la surface du sol (200 g m.s./m²) dans un verger préalablement désherbé. Les feuilles sont enfouies par L. terrestris (biomasse : 168 g m.h./m²) au taux de 20 g/m²/jour et après 2 mois 99,5 % des feuilles ont disparu. L'incorporation rapide de litières variées par les vers de terre est démontrée par beaucoup d'autres scientifiques comme Zajonc (1972) en Tchécoslovaquie, Perel et Sokolov (1964), Kudrjaseva (1976) en Russie, Maldague (1970) au Canada, Nielsen et Hole (1964), Vimmerstedt et Finney (1973), Malone et Reichle (1973) aux Etats-Unis d'Amérique.

Dans les sols tropicaux le brassage du sol porte sur des tonnages beaucoup plus importants, par exemple à Lamto (Côte-d'Ivoire) 1000 à 1200 t/ha/an de sol, contenant environ 1/3 des réserves humiques sont ainsi traitées (Lavelle, 1975; Lavelle, Zaidi et Schaefer, 1983).

Pourtant, la disparition de litières à la surface du sol par l'intermédiaire des lombriciens n'implique pas forcément que celles-ci soient immédiatement consommées par les animaux. Plusieurs espèces, comme L. terrestris, entraineraient les feuilles ou les fragments végétaux dans leurs galeries et ne les consommeraient qu'après une décomposition partielle (Nielsen et Hole, 1964).

Stout et Goh (1980) mettent en évidence la distribution dans les horizons du sol de la litière consommée par les lombriciens. A partir de ¹⁴C, ils montrent que les 10 premiers centimètres de sol sont fortement enrichis en isotope sous l'influence de la faune lombricienne. Dietz (1979), puis Dietz et Bottner (1981), déposent de la litière marquée au ¹⁴C à la surface du sol et suivent son incorporation. La demie durée de vie (temps pour que la moitié du ¹⁴C disparaisse de la surface du sol) est de l'ordre de 5 à 7 semaines en présence de lombriciens et de 20 semaines en leur absence.

Assimilation

L'assimilation est présentement inconnue. Seules des mesures, s'appuyant sur les différences de composition entre ingestats et égestats, ont été réalisées (Lavelle, 1978). Mais ces résultats, ne tiennent pas compte des excrétions intestinales, ni des pertes dues à l'activité microbienne lors du transit digestif et aux hydrolyses subies par le sol avant prélèvement des échantillons d'analyses. D'ailleurs, les microorganismes jouent probablement un rôle important. Des études préliminaires ont enregistré une croissance de l'activité respirométrique du contenu du tube digestif de 8 à 10, après 1 à 2 heures de transit (Lavelle, Rangel et Kanyonyo, 1983). S'il n'est pas possible de préciser la nature énergétique des assimilats, il est parfois envisageable d'obtenir une reconstitution, au moins partielle, des assimilats élémentaires. Mais, même à ce niveau, les échanges assimilation-excrétion dans le tube digestif ne permettent que le calcul du bilan global de ces 2 processus (Bouché et al., 1983).

Emanation

L'émanation (e) correspond à la somme des produits issus de la respiration (r), de l'excrétion (ex) et de l'élaboration (el).

$$e = el + ex + r$$

- Actuellement, la respiration est calculée à partir de bilans respirométriques ou de marquage en enceinte contrôlée. Ils sont ensuite extrapolés au terrain, en corrigeant les valeurs obtenues en fonction des classes d'âges et du Q10 des animaux (Zinkler, 1966). Les significations écologiques de ces valeurs restent très aléatoires; un phénomène fondamental comme le travail mécanique (pouvant accroître de 5 à 100 fois l'action métabolique) n'est pas et ne peut pas être pris en compte par cette approche (Wallwork, 1975).
- En ce qui concerne **l'excrétion**, très souvent seules des données de laboratoires sont connues, puis extrapolées à la nature (Bahl, 1947; Needham, 1957; Ramsay, 1949; Satchell, 1963; Tillinghast, 1967; Tillinghast et al., 1969). Mais ces estimations ne tiennent pas compte de l'activité réelle des animaux et d'un facteur important modifiant les types d'excrétions: l'insaturation du milieu en eau (El-Duweini et Ghabbour, 1971). Le travail de Lavelle (1978) illustre la difficulté de ces interprétations.

La production de mucus intestinaux, d'après Lavelle, Rangel et Kanyonyo (1983), est estimée à plusieurs tonnes, voir plusieurs dizaines de tonnes/ha/an pour certains endogés tropicaux. Cette excrétion organique s'effectue conjointement avec de l'eau.

Tillinghast (1967) suggère que l'ammoniaque excrété dans le tube digestif peut être échangé avec d'autres cations dans le but de conserver des éléments, comme Na+, essentiels pour le contrôle du pH du sang et du tube digestif.

Le taux d'excrétion de l'urine dans des conditions naturelles n'est pas connu. Wolf (1940) trouve que **L. terrestris**, immergé dans de l'eau produit de l'urine à un taux d'environ 60 % de son poids par jour. Dans des conditions similaires, Bahl (1947) arrive à un taux de 45-50 % sur une autre espèce de vers de terre.

Laverach (1963) estime qu'environ la moitié de l'azote total émané par les lombriciens est excrété dans l'urine, principalement sous forme d'ammoniaque et d'urée à partir de néphridopores. Cette émanation aurait donc directement lieu dans les galeries et les turricules constitueraient probablement un rôle négligeable dans la libération de l'azote. Plusieurs travaux vont d'ailleurs dans ce sens (Aldag et Graff, 1975; Dash et Patra, 1977)

. Elaboration

L'estimation des amputats pose problème, en raison de la complexité de l'interprétation des régénérats observés qui dépendent de mécanismes variés encore insuffisamment décrits (Saussey, 1966; Min Ja Song et Saussey, 1976). Les transferts provenant des cadavres et des enveloppes de cocons pourraient être établis de façon précise, à condition de maîtriser les informations démographiques. Mais celles-ci, réalisées difficilement sur Millsonia anomala Omodeo (Lavelle, 1978), restent encore fragmentaires et l'interprétation des données démécologiques, acquises à partir de marquages colorés, (Mazaud et Bouché, 1980) n'est pas encore réalisée.

Bouché (1982) adopte un taux de renouvellement annuel de la biomasse de 2 fois l'an pour les épigés et de 1 fois l'an pour les anéciques et endogés. Lavelle (1978), pour les espèces tropicales, obtient un taux de renouvellement de 0,8 à 3,3. Satchell (1963) obtient un taux de 0,5 pour un épianécique : Lumbricus terrestris.

I. III - INTEGRATION DES ECHANGES METABOLIQUES DANS UN MODELE GLOBAL D'ACTIVITE DES LOMBRICIENS

Si présentement, aucun travail n'est capable d'intégrer sur un plan fonctionnel les 3 principales composantes massiques des écosystèmes (végétaux, microorganismes, lombriciens), des recherches pluridisciplinaires convergent dans ce sens (par exemple : Ecosystème prairial, Casimir, 1982).

En ce qui concerne les vers de terre, Bouché et Kretzchmar (1977) ont élaboré un modèle conceptuel traduisant les relations sol-lombriciens-microorganismes : modèle R.E.A.L. (Rôle Ecologique et Agronomique des Lombriciens).

Les résultats de notre thèse, ouvrant des perspectives nouvelles, permettront un début de simulation de ce modèle actualisé : modèle R.E.A.L.II (Bouché, en prép.).

Comme nous utiliserons des termes empruntés à R.E.A.L. I (cf. 4.2.2 : codification des compartiments et des transferts), nous allons brièvement le décrire (figure n° 2).

Quatre compartiments sont considérés (Bouché, 1980): lombriciens (L), endentère (E), turricules (T), sol (S). Pour turricules et sol, les fractions stables (trame non métabolisable, tels les minéraux du sol) sont distinguées des parties assimilables (susceptibles d'être incorporées au métabolon).

Ces compartiments et leurs transferts permettent d'envisager les conséquences métaboliques, mécaniques (Kretzschmar, 1978) et microbiologiques (Rouelle, 1977 ; Loquet et al., 1977 ; Loquet, 1980) de l'activité des vers de terre.

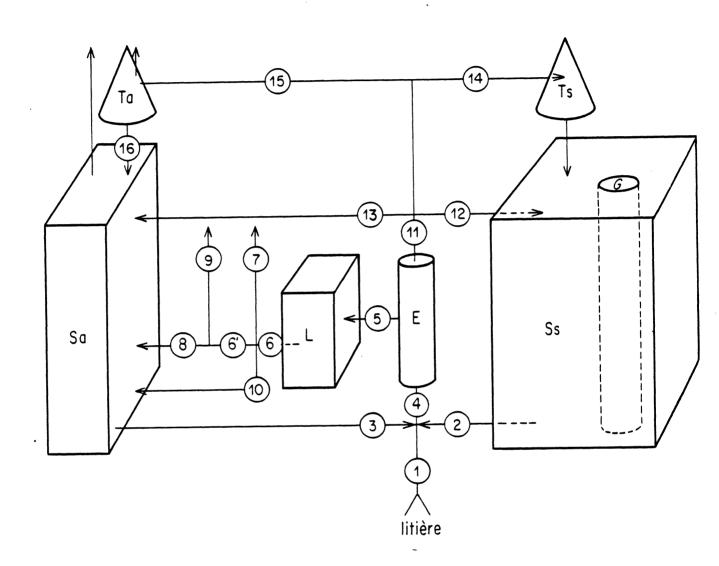


FIGURE nº 2: SCHEMA CONCEPTUEL DU MODELE R.E.A.L.I (BOUCHE, 1980)

- compartiments : E = endentère, L = lombricien (métabolon), G = galeries, S = sol, T = turricule. Les fractions stables (s) sont distinguées des fractions assimilables (a).
- .transferts: 1 = litière en incorporation (nécromasse), 2 = ingestats minéraux, 3 = ingestats organiques, 4 = ingestion, 5 = assimilation, 6 = émanation, 6' = élaboration, 7 = respiration, 8 = cadavérisation, 9 = prédation aérienne, 10 = excrétion, 11, 12, 13, 14, 15, 16 = défécations.

I. IV - CONCLUSIONS SUR LES RESULTATS ACQUIS

De nombreux scientifiques ont perçu le rôle fondamental joué par l'activité métabolique des lombriciens dans les écosystèmes (naturels ou agricoles). Les vers de terre, première masse animale, apporteraient une contribution non négligeable aux principaux cycles des éléments biochimiques.

Mais des phénomènes importants, telles que l'émanation carbonée ou l'excrétion azotée sont compris de façon partielle ou insatisfaisante. Par exemple, pour l'azote, il semble plus prudent de dire comme El-Duweini et Ghabbour (1971):

"It is not yet possible to make up estimations of the nitrogen contribution by an earthworm population at a given site".

Mais cette prudence n'est généralement pas de rigueur et il est souvent d'usage d'admettre, sur la base des spéculations intellectuelles paraécologiques critiquées plus haut, que les animaux jouent un rôle marginal dans les processus de dégradation de la matière organique comme peuvent en témoigner les travaux de Reichle et al., (1975):

"Of the total of 3086 g CO₂/m²/an respired by the decomposer community, invertebrates were responsable for approximately 0,3 %; Arthropoda 0,1 %, Annelida 0,02 %, Nematoda 0,1 % and Pulmonata 0,005 %. Microflora contributed toward 99,7 % of the decomposer respiration, although they constitued only 36 % of the standing crop" (Reichle et al., 1975).

DEUXIEME PARTIE:

MISE AU POINT D'UNE METHODE POUR L'ESTIMATION DES DEBITS AZOTE ET CARBONE LIES A L'EMANATION DES LOMBRICIENS.

"l'expérience aboutit à la science, l'inexpérience au hasard".

Pôlos (cité par Aristote), Vème siècle avant J.C.

Nous présentons dans cette deuxième partie, nos recherches conduites au laboratoire. Elles aboutissent à la mise au point de techniques et à l'estimation, en conditions artificielles, des débits azote et carbone liés à l'émanation et à l'assimilation des lombriciens.

La 3ème partie porte sur l'application de ces techniques au milieu naturel.

Nous exposons:

- d'abord le principe de la méthode,
- puis le choix du matériel expérimental,
- la description des techniques,
- enfin, la mesure des débits.

II. I - PRINCIPE DE LA METHODE

Pour étudier les cycles des éléments chimiques, l'utilisation des isotopes (stables ou radioactifs) permet de caractériser certaines étapes de ces cycles. Cette interprétation peut se faire :

- soit par l'étude du traçage isotopique naturel. Une telle démarche permet notamment une caractérisation des transferts géochimiques importants (Mariotti, 1982), ou au moins à un diagnostic des origines de l'azote.
- soit par un marquage isotopique artificiel; notamment pour suivre un isotope dont on postule un comportement identique (ou quasi identique) à l'ensemble de l'élément chimique.

Pour nos travaux, c'est ce deuxième principe qui est retenu.

La méthode est la suivante :

- Dans un premier temps, un lot de lombriciens est marqué de façon homogène (tous les tissus marqués de la même façon) à partir d'isotopes de l'azote ou du carbone. Ces isotopes sont en fait préalablement incorporés dans un végétal servant d'aliment aux lombriciens.
- Puis les animaux, placés dans un milieu normal (rapport isotopique voisin de ceux enregistrés dans la nature), vont perdre progressivement leur marquage initial. A partir de fractions aliquotes, régulièrement sacrifiées, le rapport isotopique des vers est suivi. La variation de ce rapport permet de calculer les débits d'émanation du carbone ou de l'azote.

Pour une période déterminée, l'émanation (e) ajoutée à la variation de masse du métabolon (croissance) est compensée par l'assimilation (a).

Si la biomasse et la composition tissulaire restent constantes :

II. II - CHOIX DU MATERIEL

2.2.1) Choix des animaux

Dans la plupart des écosystèmes rencontrés sous les climats tempérés, les vers de terre anéciques représentent environ 80 % de la biomasse lombricienne (Bouché, 1975 b).

Ce sont des animaux de taille moyenne, quelquefois géante (adultes de 10 à 110 cm), qui creusent des galeries profondes et rejettent sur le sol de nombreux turricules. Cette action verticale, essentielle, permet un transfert et un stockage important des fluides (gaz, eau) dans les galeries ; assure une remontée en surface d'éléments fins (turricules) et une pénétration dans la terre des substances organiques produites par les parties aériennes des végétaux. Les anéciques, dans leur tube digestif, brassent intimement matière organique, partie minérale et microorganismes.

D'autre part, la présence des anéciques est étroitement associée au mulls (Bouché, 1972 b).

Donc, du fait de leur importance numérique et de leur comportement, les anéciques ont un grand impact sur le sol. Pour ces raisons, nous retenons une espèce appartenant à cette catégorie. Nous avons choisi :

Nicodrilus longus longus (Ude, 1886), espèce pondéralement dominante dans la station de référence de Cîteaux, dans la perspective d'une application de la méthode au terrain.

La masse moyenne d'un individu adulte de ce taxon est de l'ordre de 2,2 g mph (mph = masse fraîche des animaux, tube digestif plein).

2.2.2) Choix de l'alimentation

Préférences alimentaires

Dans une autre étude, nous avons déterminé les préférences alimentaires des lombriciens en fonction des taxons, des catégories écologiques et des stades de développement (Ferrière, 1980). Rappelons brièvement la méthode utilisée. Elle consiste, dans un premier temps, à étudier de façon détaillée les épidermes des végétaux du lieu de prélèvement des animaux. De cette étude une clé de détermination, fondée sur la micromorphologie des plantes, est obtenue (Ferrière, 1977b; 1978). Dans une deuxième étape, les endentères des animaux sont décolorés, puis les épidermes des fragments botaniques ingérés sont identifiés à partir de la clé et dénombrés.

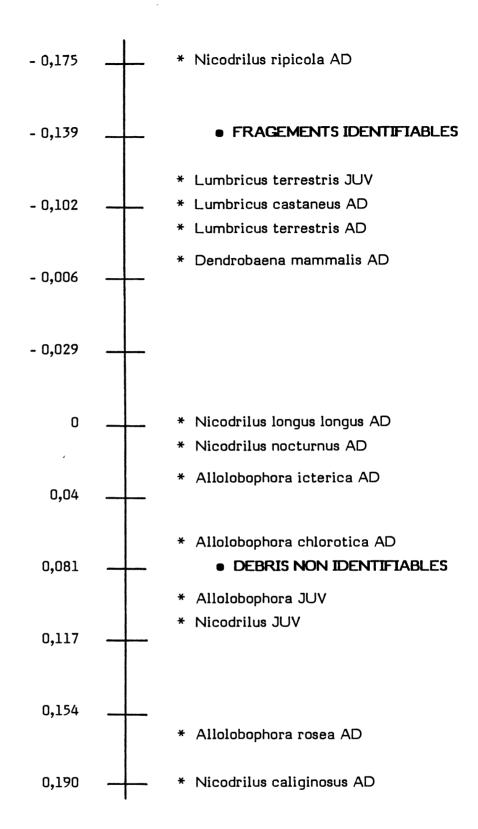


FIGURE nº 3: CLASSEMENT DES LOMBRICIENS PAR L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES D'APRES LES FRAGMENTS VEGETAUX IDENTIFIES ET LES DEBRIS NON IDENTIFIABLES.

Etude menée sur une prairie permanente (Cîteaux, Côte-d'Or) - (Ferrière, 1980). AD = adultes; JUV = juvéniles

De cette étude, menée sur une prairie permanente (Cîteaux, Côte-d'Or), il est ressorti (figure nº 3) que les formes straminivores (consommatrices de litières) correspondant aux épigés, épianéciques et anéciques s'opposent aux endogés.

Ces travaux ont également montré que les adultes effectuent des choix alimentaires différents des juvéniles (ou immatures)qui n'ingèrent que des débris de petite taille, non identifiables. L'endentère de Nicodrilus longus longus, quant à lui est riche en fragments de taille assez importante, provenant principalement du groupe des Fétuques de la prairie. Des travaux complémentaires conduits au laboratoire ont démontré que les juvéniles et les adultes de cette espèce sont capables de se nourrir d'algues microscopiques diverses (Ferrière et al., 1981).

Par ailleurs, nous avons effectué une étude de la flore algologique du sol de la prairie de Cîteaux et nous avons pu reconnaître de nombreux taxons (Ferrière et Jay, en prép.).

Pour ces raisons et comme nous désirons un aliment homogène, de production rapide et facile, nous choississons pour nos travaux une algue, présente à Cîteaux, appartenant au groupe des Cyanophycées : Synechococcus cedorum (Nägeli, 1849). C'est la souche 6908, de cette espèce non fixatrice d'azote, qui est utilisée. Cette souche est conservée dans des conditions standardisées (laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle) nous permettant éventuellement de nouvelles expériences.

. Culture de la souche d'algue

Sa culture (figure nº 4) se déroule en continu par cycle de production de 48 heures dans une enceinte étanche de 1 litre (pression variant de 450 à 750 mbars), éclairée par 16 tubes lumière du jour (6000 lux). Le maintien d'un Ph = 9 dans le milieu, indispensable à la croissance des algues, est assuré par une régulation en gaz carbonique effectuée par une pompe injectant ce gaz dans la fiole de culture. La disparition d'un ion carbonate dans la solution nutritive est accompagnée par la formation d'un ion OH- qui augmente le pH. Dès que la valeur pH = 9 est dépassée, du CO₂ est injecté, ce qui rééquilibre le milieu et permet d'assurer la croissance de la souche. Le milieu de culture (voir annexe nº 2) fait appel à plusieurs éléments chimiques dont la composition a été déterminée à partir de travaux précédents (Kratz et Myers, 1955; Tovey et al, 1974). L'ensemble des éléments (verrerie, solutions) est stérilisé au préalable. La récolte des algues s'effectue par centrifugation (10 mn à 5000 tours par mn); puis elles sont séchées à l'étuve à 105° C pendant 24 heures.

La production obtenue est de : 880 mg d'algues (masse sèche) par litre de solution.

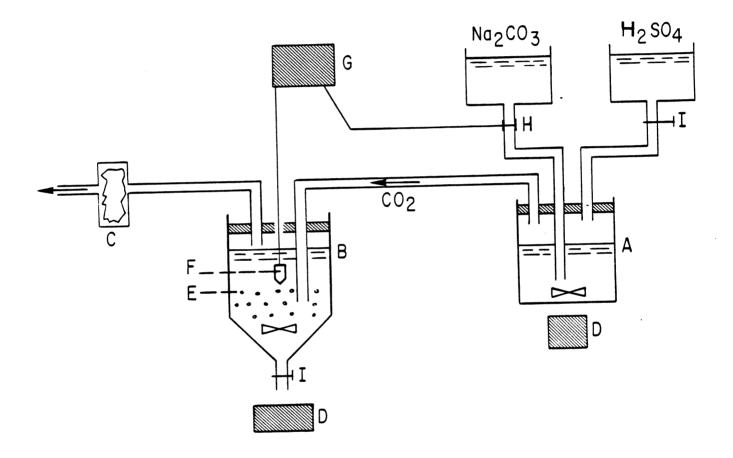


FIGURE nº 4: SCHEMA DE L'APPAREIL DE CULTURE UTILISE POUR LA PRODUCTION EN CONTINU D'ALGUES

A : réacteur, B : fiole de culture, C : filtre de coton, D : agitateur magnétique, E : algues, F : éléctrode, G : pH mètre, H : éléctrovanne, I : robinet.

2.2.3) Choix des marqueurs.

Nous choisissons comme marqueurs : l'azote 15 et le carbone 14 pour les raisons suivantes :

-L'utilisation des isotopes en biologie n'est pas récente. L'isotope 14 du carbone a été découvert par Kamen et Ruben (1940) lors de l'étude de la fixation du gaz carbonique par les végétaux. Depuis, cet élément a été utilisé maintes fois afin de suivre les transferts carbonés dans la végétation, ou entre la végétation et le sol. Citons par exemple, les travaux de Sauerberck et Führ (1963), Dahlman et Kucera (1969), Warembourg et Paul (1973), Warembourg (1977), Warembourg et al. (1979). Dietz (1979), puis Dietz et Bottner (1981) ont estimé, grâce au ¹⁴C, l'enfouissement de la litière et son remaniement occasionné par les lombriciens

En ce qui concerne l'azote, l'isotope 15, découvert par Naude (1930), a été utilisé en vue de la connaissance du métabolisme sur les animaux par Schoenheimer et al. (1938) et par Vickery et al. (1939) sur les végétaux. Sa première application en agronomie remonte aux travaux de Norman et Werkman (1943). Depuis, de nombreuses recherches dans ce domaine ont utilisé le ¹⁵N. Elles ont permis notamment de connaître certaines phases du cycle de l'azote et particulièrement l'immobilisation et la minéralisation (Jansson, 1958), la fixation symbiotique (Bardin et al., 1977).

- Les appareils d'analyses de ces deux isotopes sont très sensibles et autorisent la mesure rigoureuse des concentrations naturelles et de leur évolution dans le cas d'apports externes.
- Il est communément accepté que la séparation isotopique naturelle soit négligeable, bien qu'il a été démontré que les plantes exercent une faible discrimination envers le 14 C de l'atmosphère et présentent un rapport 14 C/ 12 C très légèrement inférieur à celui de l'air. De même, le rapport 15 N/ 14 N varie en fonction du type de plante, fixatrice ou non d'azote (Bardin et al., 1977). Il en est probablement de même pour divers organismes (Mariotti, 1982).
- Le 14 C du fait de son émission radioactive (radiation de type β) peut entraîner des effets biologiques sur le matériel génétique. Ce risque est considéré comme négligeable, si l'activité spécifique des tissus marqués ne dépasse pas $100~\mu$ Ci/g de carbone (Sauerbeck et Für, 1963). L'enrichissement de la composition en 15 N des organismes vivants ne présente pas d'inconvénient du fait de la stabilité électronique de cet isotope.

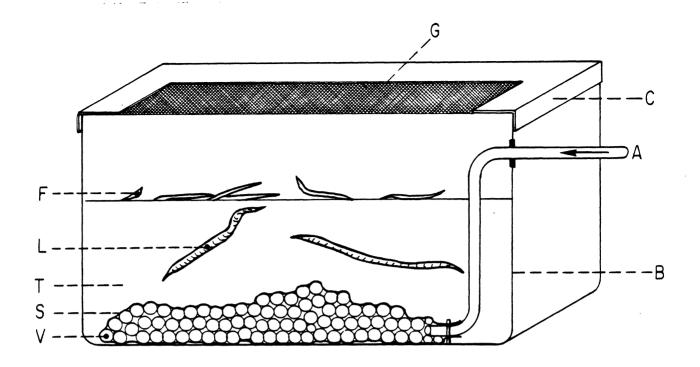


FIGURE nº 5: BOITE D'ELEVAGE POUR OBTENIR DES COCONS DE NICODRILUS LONGUS.

A = arrivée d'air chargé à 100 % d'humidité, B = boîte (50 x 30 x 20 cm), C = couvercle, F = feuilles séchées de fétuque, G = grillage , L = lombricien adulte, T = terre, S = sac, V = billes de verre (assure la porosité interne du sac).

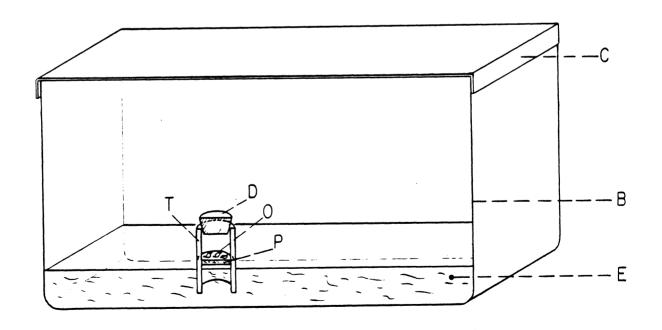


FIGURE nº 6: DISPOSITIF PERMETTANT L'ECLOSION DES COCONS

B: boîte (30 x 15 x 10 cm), C: couvercle, D: bouchon, E: eau, O: cocon (oothèque), P: paroi en verre fritté poreux, T: tube.

II. III - MARQUAGE DES LOMBRICIENS

2.3.1) Préparation de l'aliment marqué

Dans un premier temps, afin de maîtriser les techniques, nous réalisons séparément deux cultures d'alques :

- une faisant appel au 14C
- l'autre au 15N.

Elles serviront d'aliment pour le marquage des vers de terre, en l'un ou l'autre de ces deux éléments. Bien que nous ne l'ayons pas pratiqué, un comarquage de la culture nous semble tout à fait envisageable ; des animaux chargés à la fois en 14C et 15N seraient obtenus.

marquage des algues

En vue du marquage au ¹⁵N, la souche 6908 est mise en culture à l'aide du dispositif décrit précédemment (figure n° 4); exceptée la solution nutritive, où Na NO₃ est remplacé par K N*O₃ enrichi à 30 % d'azote 15.

Pour le ¹⁴C, le service de biochimie du Centre d'Etudes Nucléaires de Saclay nous fournit directement des algues de cette espèce, marquées de façon homogène en raison de 25 u Ci/g de matière fraîche. La culture a été conduite à partir d'un dispositif techniquement voisin du nôtre (annexe n° 3).

2.3.2) Elevage des animaux.

3.3.2.1) obtention de Nicodrilus longus (Ude, 1886) néonates

Faute de connaissance sur la vitesse de renouvellement de l'azote dans les tissus, il est essentiel que tous les tissus et les constituants des lombriciens soient marqués de façon homogène. La technique consiste à marquer des vers de terre, de la naissance (néonates) jusqu'au stade adulte.

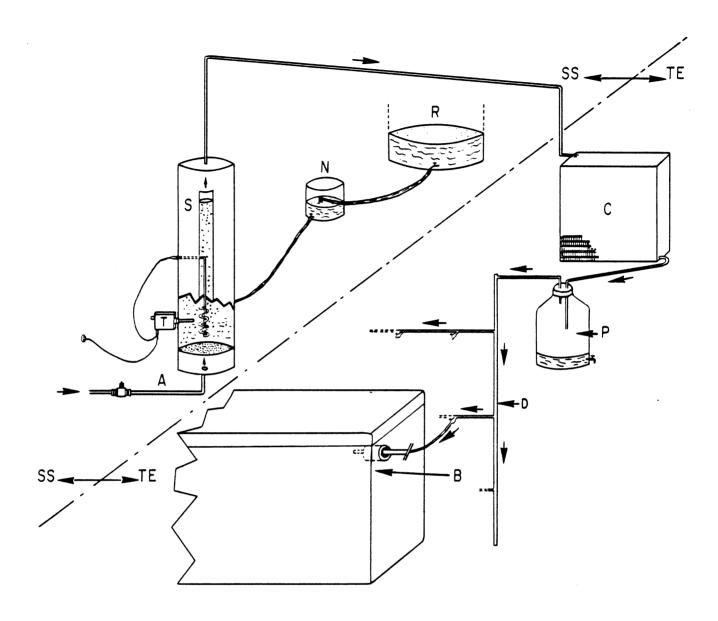


FIGURE nº 7: SCHEMA DU DISPOSITIF D'ALIMENTATION EN AIR SATURE D'HUMIDITE DES BOITES D'ELEVAGE.

L'air est d'abord quasi saturé dans une colonne saturante à bulles d'air (S) dont la température est supérieure à celle de la salle d'élevage. Le refroidissement intervenant au niveau du condensateur (C), permet de dépasser le point de rosée et d'être certain de la saturation du flux d'air.

SS: dispositif de saturation de l'air en humidité (100 %) TE: salle d'élevage thermiquement contrôlée à 15° C.

A : arrivée d'air comprimée, B : boîte d'élevage, C : condensateur (collecte l'excès d'eau dans l'air), D : canalisation pour la distribution de l'air chargé à 100 % d'humidité, N : bac à niveau, P : piège collectant l'excès d'eau dégagé par le condensateur, R : réserve d'eau, S : colonne saturante, T : thermocontrôle de S.

Mais, comme il est impossible de se procurer directement des juvéniles dans la nature en raison de leur taille minuscule et que d'autre part toute détermination taxonomique à ce stade est impossible, nous sommes contraints de collecter des cocons (oothèques) issus d'animaux identifiés. Dans ce but, nous conduisons un élevage au laboratoire de N. longus adultes (clitellum bien visible). Les vers sont placés, par lots de 20, dans des boîtes d'élevage remplies de terre et maintenues à 15° C à l'obscurité (figure n° 5). L'aération du milieu est assurée grâce à un sac plastique perforé, relié à un dispositif de saturation en humidité (figure n° 7). Sur la terre, des feuilles séchées de Festuca pratensis L. sont déposées régulièrement en quantité suffisante (0,1 g m.s./g de ver mph/semaine). Le choix de cette fétuque découle des travaux que nous avons menés par ailleurs (Ferrière, 1980) et qui ont déterminé que N. longus consomme principalement cette Poacée.

Dans ces conditions, la reproduction des animaux est satisfaisante et de nombreux cocons sont pondus.

Après collecte, les cocons sont introduits dans la partie supérieure de tubes, subdivisés par une paroi en verre fritté poreux (figure n° 6). Afin d'assurer une saturation en humidité, les tubes sont placés dans des boîtes remplies partiellement d'eau. Au bout d'une quinzaine de jours, l'éclosion des vers se produit. Les néonates sont délicatement recueillis à l'aide d'un pinceau.

3.3.2.2) Marquage des néonates

- Dispositif:

En raison de son étanchéité, un dessicateur modifié est utilisé (figure nº 8). Lors de l'utilisation de radioéléments, sa décontamination s'avère facile grâce à ses parois en verre lisse. Le dessicateur est relié au dispositif insuflant, dans sa partie inférieure, de l'air chargé à 100 % d'humidité (figure nº 7). Une aération correcte du milieu est obtenue. Le gaz carbonique dégagé par les animaux et par l'activité microbienne est piégé dans une solution de baryte. Un entonnoir, muni d'un robinet étanche, facilite l'apport régulier d'algues marquées 14C ou 15N. Afin de minimiser les apports de nourriture à partir du carbone natif du sol, le dessicateur est rempli de terre ayant subi au préalable une attaque par de l'eau oxygénée électrolytique (disparition de la matière organique). La technique est classique en agronomie, elle est rappelée dans l'annexe nº 4. Le dessicateur est à son tour enfermé dans une boîte à gants maintenue en dépression.

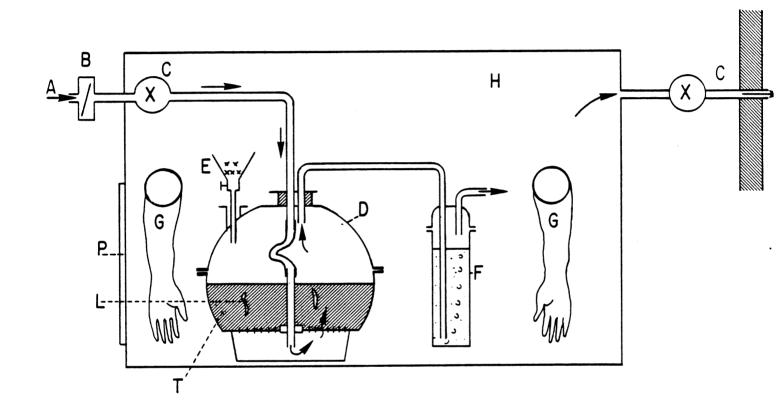


FIGURE nº 8: SCHEMA DU DISPOSITIF UTILISE POUR LE MARQUAGE AU 14C OU AU 15N DES JUVENILES.

A: arrivée d'air chargé à 100 % d'humidité, B: clapet anti-retour, C: pompe, D: dessicateur en verre (couvercle étanche), E: entonnoir permettant l'introduction des algues marquées (nourriture), F: piège à CO_2 (solution de baryte), G: gants permettant la manipulation, H: boîte à gants, L: lombricien juvénile, P: porte, T: terre exempte de matière organique.

- Elevage

Immédiatement après éclosion, les néonates sont introduits, par groupes de 10, dans le dessicateur et élevés pendant 3 mois jusqu'au stade adulte dont nous savons depuis Michon (1954) que la masse est quasi-constante. Plusieurs élevages en parallèles sont conduits. La nourriture est apportée chaque semaine ad libitum.

IL IV - MESURE DES DEBITS AU LABORATOIRE

Nous venons d'obtenir des lombriciens uniformément marqués. Nous allons maintenant placer les animaux dans des conditions qui vont nous permettrent de suivre les variations de leur rapport isotopique.

Nous décrivons d'abord les conditions expérimentales, puis les techniques utilisées pour le dosage du $^{14}\mathrm{C}$ et du $^{15}\mathrm{N}$ et enfin la méthode de calcul des débits.

2.4.1) Conditions expérimentales

Les lombriciens sont regroupés par lot de 4 animaux. La Biomasse de chaque lot est déterminée (mph): m 1. Les vers sont introduits dans une fiole en verre (diamètre 15 cm), remplie de terre prélevée dans la nature (rapport isotopique naturel). Chaque fiole est reliée au dispositif permettant une circulation d'air chargé à 100 % d'humidité dans le milieu (figure n° 7). Chaque semaine des feuilles séchées de Festuca pratensis L. sont déposées à la surface de la terre (en moyenne 1 g/semaine). Pour les expériences avec du ¹⁴C, le gaz carbonique dégagé par la respiration des animaux et des microorganismes est piégé dans une solution de baryte. Les élevages sont placés dans une boite à gants représentée dans la figure n° 8. L'expérience se déroule à 15° C, à l'obscurité. A des intervalles de temps déterminés (0, 1, 2, 4, 6, 14, 20, 26 jours) les 4 animaux contenus dans une même fiole sont capturés, pesés (mph) : m 2. Nous vérifions

(mph): m 2. Nous vérifions que m 1 = m 2, c'est-à-dire que pendant la durée de l'expérience la biomasse des lombriciens d'un même lot soit restée quasiment constante. Les animaux sont tués dans de l'eau chaude à 80° C, fixés au formol, puis pesés une nouvelle fois (masse individuelle). Le contenu de leur tube digestif est alors vidé grâce à une incision pratiquée sur la face ventrale (Bouché et Kretzschmar, 1974).

2.4.2) Techniques utilisées pour le dosage de l'azote 15 et du carbone 14

- le dosage de l'isotope 15 de l'azote s'effectue au centre de mesures isotopiques de Lyon I, à l'aide d'un spectromètre de masse AEI MS 20, nécessitant des échantillons gazeux. Il est nécessaire de transformer les composés azotés en N2. Pour cela, l'azote contenu dans la matière organique est minéralisé, distillé selon la méthode décrite par Bremner et Edwards (1965) et enfin oxydé à l'aide de l'hypobromite de sodium.

Les différentes phases de ce processus et les techniques utilisées sont décrites dans l'annexe n° 5.

Les échantillons présentant une teneur en ^{15}N supposée inférieure à 5 % sont directement introduits dans le spectomètre de masse. L'appareil est doté de mécanismes permettant l'obtention d'un vide poussé dans toutes les canalisations. Chaque échantillon est analysé deux fois et la lecture permet de calculer le δ ^{15}N , puis le pourcentage d'abondance en ^{15}N de l'échantillon par rapport à l'azote total.

$$\delta^{15}N = \frac{\frac{15N}{14N} \text{ de l'échantillon} - \frac{15N}{14N} \text{ standard}}{\frac{15N}{14N} \text{ standard}} \times 1000}$$

La précision des mesures est dans ce cas de 0,2 pour 1000.

Les échantillons dont la teneur présumée en ^{15}N avoisine ou dépasse 5 % sont dilués ; le spectromètre de masse utilisé ne fournissant des mesures rigoureuses que dans une gamme de concentration inférieure à 5 %. Pour cela, après dosage de l'azote total, une quantité connue x de sulfate d'ammoniaque provenant de l'échantillon est ajoutée à une quantité connue y de sulfate d'ammoniaque marquée naturellement (0,3651~%) de façon à ce que : x + y = 1 mg.

La teneur en 15N de l'échantillon peut alors se déduire facilement :

Y x 0,3651 % + X x % de
15
N de l'échantillon = X + Y x % calculé lors de la mesure au spectromètre

et
$$X + Y = 1 mg$$

La précision du résultat est alors la suivante :

pour obtenir 1 mg de mélange X + Y nous avons pesé (précision des pesées 1/1000) une quantité X de sulfate d'ammoniaque marqué naturellement et une quantité Y de sulfate d'ammoniaque provenant de l'échantillon pour obtenir 1 g de substance. Ce gramme est dilué dans un peu d'eau, puis 1 ml de cette solution est prélévé avec une pipette (précision 0,01 ml : soit 1 %). Cette erreur est de loin la plus importante commise lors de l'ensemble des opérations de dilution.

$$\times$$
 x % de 15 N + Y x 0,3651 % = X + Y x % de 15 N calculé à partir du à calculer spectromètre

erreurs:

1/1000 1/1000 0,2/1000 1/100 0,5/1000
Nos résultats seront donc exprimés avec une précision de 1 %.

- le carbone 14 contenu dans les échantillons est dosé par émission du rayonnement β à partir d'un compteur à scintillation liquide.

Le principe est simple (voir annexe n^o 6); les échantillons, une fois dissous, sont mélangés à un liquide de scintillement. L'énergie cinétique émise par le rayonnement β , contenu initialement dans les tissus, est transférée aux molécules du liquide scintillant. L'absorption d'énergie provoque une excitation du liquide, qui réémet des photons détectés dans l'appareil par une photocathode. La lumière émise est théoriquement proportionnelle à la radioactivité réelle de l'échantillon ; mais des composés non scintillants absorbent une partie de l'énergie d'excitation. La connaissance de cette atténuation de la scintillation (appelée "quenching") s'avère donc indispensable. L'atténuation se calcule à partir de l'efficacité de comptage (E), qui se lit sur un abaque obtenu à l'aide d'un témoin de radioactivité connue.

Les résultats sont alors exprimés en i.p.m. (impulsions par minute) qui mesurent la radioactivité relative en tenant compte de l'atténuation.

La radioactivité réelle exprimée en d.p.m. (désintégration par minute) est donnée par le rapport :

$$d_p.m_ = \frac{i_p.m_}{E}$$

Les résultats peuvent également être exprimés en Curie (Ci) ou μ Ci sachant que une μ Ci d'un composé radioactif fournit 2,22. 10^6 dpm.

2.4.3) Calcul des débits

- Principe

Rappelons le principe ; il consiste à suivre l'émanation (e) d'un élément (par exemple : l'azote), à partir d'un lot de lombriciens marqués de façon homogène par un isotope. Des animaux adultes ayant été utilisés, aucune variation notable de biomasse n'a été enregistrée dans toutes les expériences (tableaux n° 1, 2). Sachant que pour une espèce donnée, la composition azotée des lombriciens ne varie pas, aucune correction liée au poids n'est nécessaire et pour un élément donné les assimilats sont égaux aux émanats.

e = a

La représentation graphique des variations de la concentration en isotope, en fonction des jours pendant lesquels l'expérience s'est déroulée, est possible. Si l'animal se comportait comme un ensemble homogène dans lequel, à chaque instant, l'azote 15 est redilué dans l'azote total, les variations de la concentration en ¹⁵N seraient traduites par une loi exponentielle décroissante. En réalité et malgré le fait que la composition des lombriciens varie très peu entre espèces et entre stades (Chaudonneret, 1977), nous ne pouvons pas adopter à priori une telle loi. Le ver de terre possède une structure complexe et un élément émané provient de tissus et de fractions très diverses:

• métabolites qui viennent juste d'être assimilés et très rapidement dégradés en fournissant leur énergie chimique au métabolisme de base

exemple: NH4, urée, etc...

- métabolites qui après assimilation sont réorganisés selon des structures données (protéines par exemple) et excrétés sous cette forme (enzymes de l'endentère).
- métabolites qui après réorganisation selon des structures codées, sont incorporés dans des tissus relativement labiles (exemple : muscles) ou relativement stables (exemple : chitine des soies). Il existe entre ces catégories une multitude de formes intermédiaires.

Dans les structures labiles (durée de vie très courte), les éléments sont renouvelés de nombreuses fois pendant la durée de l'expérience; la quantité totale (Q) ayant transité par ces structures est donc considérable même si les quantités instantanées (q), présentes dans ces structures, sont faibles. Un raisonnement inverse s'applique pour les fractions les plus stables : une quantité importante d'azote stable de la biomasse peut se renouveler fort lentement et à donc peu d'influence dans les débits d'assimilation et d'émanation. Pour le calcul

des débits, à partir de la variation des concentrations, l'application du concept de demi-vie biologique est une démarche qu'il faut éviter; la première moitié de la quantité initiale de l'isotope émané possède un taux de renouvellement beaucoup plus grand que la seconde, en raison du fait qu'elle a trait surtout aux fractions labiles évoquées ci-dessus.

En fait, la mesure d'une concentration d'un isotope ne reflète que l'état de cet élément dans les tissus des lombriciens, et la connaissance du débit d'émanation (dq/dt) peut s'établir à partir de la variation de cette concentration pour un temps extrémement court tendant vers 0, c'est-à-dire la dérivée de la courbe de concentration. A chaque instant, le débit d'émanation dépend de l'état de l'isotope dans les tissus. Les fractions labiles se vident en premier très rapidement, puis le débit va en se ralentissant puisqu'il ne concerne plus que les fractions renouvelant le plus lentement leurs éléments. Comme nous nous intéressons au débit global de l'ensemble des fractions, quelque soit leur "labilité", nous devons donc considérer le moment où tous les tissus sont uniformément marqués. Ceci n'est vrai qu'au temps $\mathbf{t} = \mathbf{0}$. L'isotope est alors réparti dans tous les tissus et possède toutes les gammes de "labilité" de l'élément considéré. Le débit d'émanation correspond alors à la valeur de la pente de la courbe à l'origine (dérivée à $\mathbf{t} = \mathbf{0}$).

Nous n'avons pas vérifié tissu par tissu, l'homogénéité initiale d'un tel marquage. Par contre, comme nous effectuons au laboratoire un marquage total des lombriciens à partir de l'alimentation constante et à partir de néonates, tous les tissus de l'animal sont constitués essentiellement de l'apport isotopique que nous avons assuré.

Le calcul de la dérivée à t = 0 implique que la variation des concentrations observées en fonction du temps représentent une loi mathématique constante et ajustée aux données expérimentales avec une grande précision.

Divers chercheurs ont contribué à cet important travail d'ajustement. C'est en définitive un programme écrit par F. Sorrentino, d'après la méthode expliquée par Nelder et Mead (1965) qui a permis d'obtenir des ajustements quasi parfaits. Le principe consiste à ajuster les données expérimentales à une courbe théorique, dont les paramètres sont peu à peu optimisés en réduisant l'erreur entre les valeurs calculées et celles observées (voir annexe n° 7). Le dégré d'ajustement est apprécié par la somme des carrés des écarts (SCE). Chaque écart mesurant la distance entre le point ajusté et la valeur expérimentale.

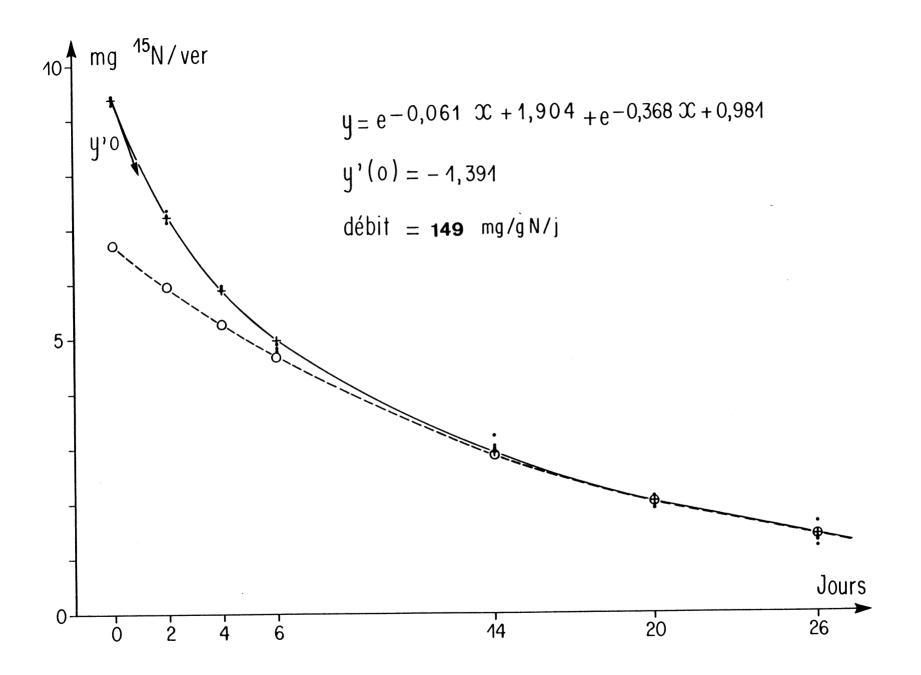


FIGURE nº 9: EMANATION AZOTEE - Ajustement des données expérimentales à partir d'une exponentielle double (trait plein) puis calcul du débit (au laboratoire à 15° C).

() - quantité individuelle d'azote 15 observé - (+) = valeur ajustée à chaque date. La courbe représentée par des tirets et les

masse (m 1) du lot à j = 0 mph mg	masse (m 2) du lot lors de la capture mph mg	masse individuelle mph mg	azote total mg	% 15 _N 14 _{N +} 15 _N	15 _N mg	15 _{N moyen} mg
		2205	34,9	27,0	9,4	
9340	9336	2513	39,0	24,0	9,4	2.4
		2248	35,5	26,4	9,4	9,4
		2370	37,6	24,6	9,3	
		2251	35,6	20,4	7,3	
8612	8673	2307	36,4	19,5	7,1	7,3
	•	2065	32,8	22,2	7,3	,,,,
		2050	32,5	22,6	7,3	
		2191	34,8	17,0	5,9	
8895	8921	2023	32,0	18,5	5,9	6,0
		2302	36,6	17,2	6,3	,
		2405	38,0	15,7	6,0	, ,
		2219	35,1	13,7	4,8	
8607	8599	2123	33,7	14,3	4,8	4,8
		2316	36,8	12,9	4,7	.,-
		1941	30,7	15,9	4,9	
		2518	39,8	7,4	2,9	
9082	9016	2250	35,9	8,9	3,2	3,0
		2144	33,9	8,5	2,9	·
		2104	33,2	8,1	2,7	
		2637	41,7	5,0	2,1	
9127	9050	1880	29,8	6,3	1,9	2,0
		2313	36,6	5,4	2,0	=,-
		2220	35,1	5,3	1,9	
		2462	39,0	2,9	1,1	
8900	8826	2390	37,7	3,3	1,3	1,3
	,— <u>-</u>	2018	32,0	4,1	1,3	-,-
		1956	31,4	5,2	1,6	

LEAU nº 1 : - EMANATION AZOTEE : résultats bruts de l'expérience conduite au laboratoire. mph = masse fraîche, tube digestif plein

- Débit d'azote

Les résultats bruts de l'expérience sont consignés dans le tableau n° 1. Pour ajuster ces données à une courbe théorique d'équation connue, nous avons essayé plusieurs modèles mathématiques:

Dans un premier temps, sachant que la loi de diffusion d'une masse m dans un liquide au repos, en fonction du temps est $y = ax^{-3/2}$, nous avons testé un modèle puissance $y = ax^b$, en cherchant à optimiser a et b. Les ajustements se sont avérés rapidement décevants (erreur de l'ordre de 10 % sur le premier point).

. Dans un second temps, un modèle exponentiel.

Après avoir pratiqué un ajustement à 1, 2, 3 termes exponentiels, c'est finalement la forme à 2 termes exponentiels qui s'est avérée de très loin la meilleure (figure n° 9).

$$y = e^{-0.061}x + 1.904 + e^{-0.368}x + 0.981$$

La qualité de l'ajustement est telle qu'elle permet un alignement quasi parfait de tous les points expérimentaux sur la courbe.

Connaissant la valeur de la dérivée à x = 0 (0 jour), nous pouvons calculer le débit d'émanation et par conséquent le débit d'assimilation (e = a):

$$y'(0) = -1,391$$

1,391 représente la quantité d'azote 15 quittant journellement le métabolon lombricien pour un marquage initial moyen de 9,4 mg.

A x = 0 jour, l'isotope possèdant les propriétés globales de l'azote (voir principe), le débit relatif peut être calculé. Nous appelons débit relatif, la quantité d'azote émanée (donc assimilée) par jour et pour 1 g d'azote total de biomasse lombricienne.

débit relatif :
$$\frac{1,391}{9,4}$$
 = 0,149 mg/mg N/jour

L'émanation correspondant à un adulte de **Nicodrilus longus** de biomasse moyenne 2334 mg (constitué de 36,8 mg d'azote), est la suivante :

149 x 36,8 x
$$10^{-3} = 5,5 \text{ mg N/jour/animal}$$
 à 15° C

- Débit de carbone

Le tableau n° 2 fournit les résultats bruts. Un excellent ajustement a été également obtenu à partir d'une exponentielle double (figure n° 10). Il conduit au calcul suivant :

$$Y = e^{-0.201x} + 2.979 + e^{-0.053x} + 2.702$$

y' (0) = -4,743 soit un débit relatif de :
$$\frac{4,743}{34,470}$$
 = 0,1376 mg/g de C/jour

se rapport nbre de mg C/jour est représentatif du 14 C qui lui même représente mg C total

le carbone total.

Donc les rapports:

$$\frac{\text{mg C}}{\text{mg C}} = \frac{14\text{C}}{14\text{C}} = \frac{\text{Carbone}}{\text{Carbone}}$$

Le débit relatif exprimé en carbone est donc :

Les adultes de **Nicodrilus longus** contenant en moyenne 173,5 mg de carbone (Chaudonneret, 1977) le débit d'émanation pour un animal est de :

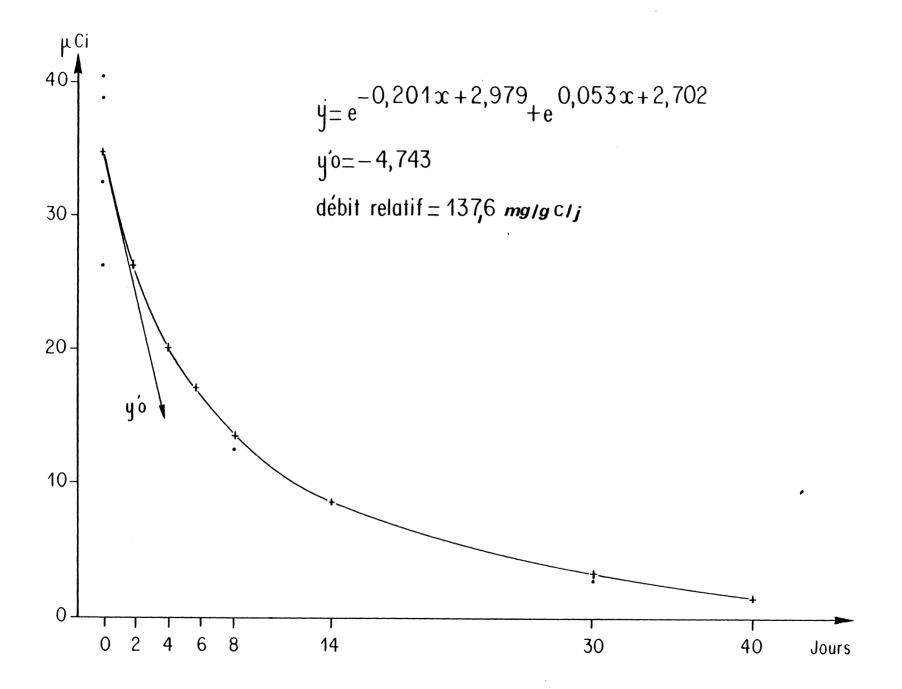


FIGURE nº 10: EMANATION CARBONEE - Ajustement des données expérimentales à partir d'une exponentielle double (trait plein) puis calcul du débit à 15° C au laboratoire.

		T	T	, 	+		·	,	
masse (m 1) du lot à j = 0 mph	masse (m 2) du lot lors de la capture mph	ipm	R	E	dpm = imp/E	dilution	dpm sans dilution	= Ci dpm/2,2.	moyenr
mg	mg							106	
	·	54545,0	0,06377	0,762	71581,4	103	71,5814.106	32,537	
9317	9312	66195,4	6158	0,745	88852,9	103	88,8523.106	40,388	34,470
		43327,2	6196	0,747	58001,6	103	58,0016.106	26,364	.,
		63335,4	6190	0,746	84900,0	103	84,9000.106	38,590	
		43716,7	6089	0,740	59076,6	103	59,0766.106	26,853	
8816	8804	44879,8	6365	0,760	59052,4	103	59,0524.106	26,842	26,842
	•	43985,8	6161	0,745	59041,4	103	59,0414.106	26,837	20,042
		43984,2	6163	0,745	59039,2	103	59,0392.106	26,836	
		33683,4	6186	0,746	45152,8	103	45,1528.106	20,524	
8703	8676	33200,2	5984	0,735	45170,4	103	45,1704.106	20,532	20,600
		34642,9	6377	0,763	45403,6	103	45,4036.106	20,638	20,000
		34807,7	6398	0,764	45559,8	103	45,5598.106	20,709	
		28090,8	6165	0,745	37705,8	103	37,7058.106	17,139	
1001	9037	28049,3	6052	0,738	38007,2	103	38,0072.106	17,276	17,144
2002	, , , ,	27230,2	6159	0,745	37356,0	103	37,3560.106	16,980	17,144
		28807,26	6368	0,762	37804,8	103	37,8048.106	17,184	
		22075,7	6198	0,748	29513,0	103	29,5130.106	13,415	
8874	8891	21283,5	6546	0,780	27286,6	103	27,2866.106	12,403	13,189
55.4	5571	23320,5	6713	0,790	29519,6	103	29,5196.106	13,418	12,107
		22456,7	6229	0,755	29744,0	103	29,7440.106	13,520	
		12889,2	5911	0,725	17778,2	103	17,7782.106	8,081	•
8726	8716	13099,2	5672	0,700	18713,2	103	18,7132.106	8,506	8,429
0.20	0.10	13805,8	5939	0,728	18964,0	103	18,9640.106	8,620	0,42)
		13014,8	5565	0,695	18726,4	103	18,7264.106	8,572	
		6490,4	7926	0,848	7653,8	103	7,6538.106	3,479	
9426	9325	5093,3	6604	0,788	6463,6	103	6,4636.106	2,938	3,275
		6395,6	7250	0,815	7847,4	103	7,8474.106	3,567	ر ۱ عور
		5744,7	7831	0,838	6855,2	103	6,8552.106	3,116	
		2830,0	6940	0,800	3537,6	103	3,5376.106	1,608	
8860	8980	2461,0	6587	0,785	3135,0	103	3,1350.106	1,425	1 E4F
0000	070U	2721,8	6603	0,788	3454,0	103	3,4540.106	1,570	1,545
		2879,3	7513	0,830	3469,4	103	3,4694.106	1,577	
		1		·	1		,	, i	

BLEAU nº 2: - EMANATION CARBONEE : Résultats bruts de l'expérience conduite au laboratoire à 15° C. mph = masse fraîche, tube digestif plein

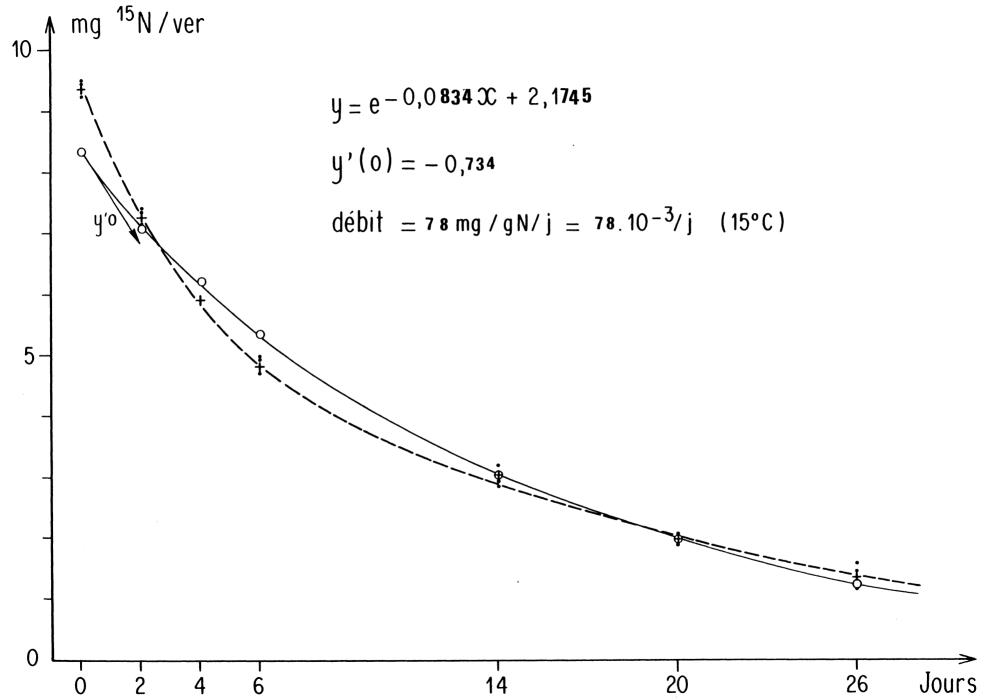


FIGURE nº 11: COMPARAISON DE L'AJUSTEMENT OBTENU A PARTIR D'UNE EXPONENTIELLE SIMPLE (TRAIT PLEIN) ET D'UNE EXPONENTIELLE DOUBLE (TIRETS).

IL V - CONCLUSIONS SUR LES DEBITS MESURES AU LABORATOIRE

2.5.1) Qualité des ajustements

Nous avons déjà signalé que nous nous sommes heurtés à des difficultés importantes pour obtenir ces ajustements et à titre d'illustration nous indiquons 2 étapes de l'ajustement des valeurs liées à l'émanation azotée.

- l'ajustement moyen obtenu à partir d'une simple exponentielle $y = e^{-0.0834x} + 2.1745$, conduit à une vitesse à l'origine de 0.734 et à un débit relatif de : 78 mg/g N/j (figure n° 11 et annexe n° 10).

Notons que cet ajustement est statistiquement considéré comme ayant un bon coefficient de corrélation (r = 0.989849); les erreurs entre données expérimentales et ajustées étant faibles.

- l'ajustement obtenu à partir d'une double exponentielle conduit à une vitesse à l'origine de 1,391 (r = 0,999557) et à un débit relatif de : 149 mg/g N/j (figure n° 9 et annexe n° 11).

Nous voyons immédiatement la différence de résultat obtenu : l'ajustement quasi parfait mené à partir d'une double exponentielle conduit à un doublement du débit observé.

La qualité de l'ajustement est un point aussi important que l'établissement de mesures précises. Le coefficient de corrélation ne semble pas un bon indicateur de l'erreur commise. Entre la simple et la double exponentielle, il y a 47,23 % de différence (1,391 - 0,734) sur les vitesses à l'origine, alors qu'il 1.391

y a moins de 1% de différence sur les coefficients de corrélation (0,999557-0,989849)

0,999557

Le choix d'un modèle adéquat optimal est indispensable. Il ne faut pas se satisfaire d'un bon "coefficient de corrélation".

Par ailleurs, les figures montrent clairement que se sont les premiers points qui déterminent la forme de la courbe. La dérivée étant calculée à l'origine, <u>les débits pourraient être alors estimés de façon satisfaisante à partir d'une expérience conduite sur quelques jours.</u> Ce point peut être important dans les conditions écologiques naturelles fluctuantes : la durée de la lecture devenant contradictoire avec précision, en raison de la variation des conditions du milieu.

	CONSTITU	JTION	EMANATION			
	Proportion	mg	débit relatif	débit		
	%		(mg/mg/jour)	(mg/g mvh/jour)		
TOTAL		,				
С	100	72	0,138	9,907		
N	100	15	0,149	2,227		
C/N		4,8		4,45		
Fraction "LABILE"						
С	57,06	41,08	0,201	8,253		
N	28,47	4,27	0,369	1,574		
C/N		9,62		5,24		
Fraction "STABLE"						
С	43,25	31,14	0,050	1,529		
N	71,66	10,75	0,061	0,654		
C/N		2,90		2,33		

TABLEAU nº 3: IMPORTANCE RELATIVE DES DEUX FRACTIONS "LABILE" ET "STABLE" DANS LA CONSTITUTION ET L'EMANATION CARBONEE ET AZOTEE DE Nicodrilus longus a 15° C.

La constitution est ramenée à 1 g (mvh : masse tube digestif vide d'animaux frais). 1 g mvh = 150 mg mvs = 15 mg N (10 %) = 72 mg C (48 %).

2.5.2) Importance des phénomènes

Un lombricien adulte de l'espèce Nicodrilus longus longus (Ude, 1860) renouvèle dans les conditions de l'expérience, la quasi totalité de son azote et de son carbone en 30 jours, y compris les fractions peu labiles.

Chaque jour, environ 14 % du carbone ou de l'azote est remplacé. Ce résultat a priori peut surprendre, mais il faut garder à l'esprit que les vers de terre sont composés à plus de 70 % de leur masse sèche de protéines , parmi lesquelles il y a peu protéines à longues chaînes (Chaudonneret, 1977). Le taux de renouvellement de ces protéines est probablement très élevé.

2.5.3) Signification physiologique des ajustements

L'ajustement des données expérimentales s'est effectué de façon excellente à partir d'une exponentielle double. Ce résultat vérifié dans les deux cas (carbone et azote) signifie que :

- l'émanation d'une substance répond à une loi exponentielle. Cette constation n'est pas étonnante ; le métabolisme des animaux étant sous le contrôle de réactions enzymatiques, de cinétique traduite par des exponentielles (Louisot, 1969).
- la physiologie de l'azote et du carbone est liée globalement à deux régulations ou groupes de régulation:
- une première, à flux métabolique rapide (possédant la plus forte pente)
 - . une seconde, à renouvellement plus lent.

Ces fractions physiologiques "labiles" et "stables" recouvrent évidemment de multiples phénomènes qui ne peuvent pas être identifiés avec précision à des organes ou à des fonctions. Nous nous sommes contentés d'illustrer la cinétique de la fraction labile (figure n° 9, page 47) et de calculer les débits relatifs à ces deux fractions (tableau n° 3).

En ce qui concerne la fraction "stable", son rapport C/N (2,90) est à rapprocher de celui calculé à partir du travail de Chaudonneret (1977) sur les acides aminés constitutifs de **N. longus longus** (C/N = 3,96). Ces valeurs voisines sembleraient indiquer que cette fraction soit en majeure partie formée de protéines mettant en jeu des acides aminés à C/N bas (telle la lysine) par rapport aux acides aminés de chaîne longues ou aromatiques.

2.5.4) Rapprochement des deux débits azote - carbone

Les débits relatifs d'azote et de carbone mesurés dans les mêmes conditions fournissent des valeurs très proches l'une de l'autre (148,6 mg N/g N/jour - 137,6 mg C/g C/jour). Ramené au niveau du métabolon, le rapport des débits d'émanation C/N (23,8/5, 5 = 4,3) est comparable à celui calculé sur la biomasse des lombriciens (4,8) (tableau n° 3). Le débit d'émanation reflète donc assez fidèlement la composition des lombriciens. Remarquons qu'il est différent de celui beaucoup plus élevé que l'on pourrait déduire (difficilement il est vrai) du bilan de la digestion intestinale : excrétion intestinale observée directement au terrain sur Nicodrilus velox (Bouché, 1976), (Bouché et al., 1983).

Cela indique clairement qu'en aucun cas les bilans de la digestion doivent être confondus avec ceux du métabolisme intrinsèque. D'ailleurs, un certain nombre de faits indirects vont dans le sens de cette constatation :

- recyclage interne au tube digestif de l'azote excrété antérieurement

- production probable d'un abondant mucus cutané, riche en N et C (mucoprotéines), jouant un rôle de protection mécanique. Ce mucus cutané est révélé par l'abondance des germes protéolytiques dans les parois des galeries des **Nicodrilus** anéciques de Cîteaux : **N. longus** et **Nicodrilus nocturnus**, (Evans, 1946), (Loquet et al., 1977).

TROISIEME PARTIE:

APPLICATION DE LA METHODE A LA MESURE ECOPHYSIOLOGIQUE DU DEBIT DE L'AZOTE CHEZ NICODRILUS LONGUS (Ude, 1886)

"La méthode expérimentale, considérée en elle-même, n'est rien autre chose qu'un raisonnement à l'aide duquel nous soumettons méthodiquement nos idées à l'expérience des faits."

Claude Bernard, Leçon d'ouverture du cours de médecine du Collège de France, 1864.

III. I - INTRODUCTION

La partie précédente nous a montré qu'il est possible à partir de concepts précis, d'étudier les débits d'émanation et d'assimilation des lombriciens en utilisant des isotopes. Toutefois, ces débits aboutissent à des mesures ne pouvant pas être considérées comme écologiques, puisque leur application à des populations naturelles n'est possible qu'en formulant des hypothèses sur les paramètres régulant l'activité des lombriciens.

L'extrapolation in situ de ces résultats est donc délicate. L'écologie étant une science, il nous paraît indispensable d'adopter une procédure expérimentale qui nous permette de vérifier ces résultats.

Nous sommes donc obligés de mettre au point des techniques directement applicables au terrain. Pour cela, nous avons choisi une station de référence : la prairie permanente de Cîteaux.

Dans un premier temps, nous justifions le choix de cette station, avant de la décrire brièvement.

Dans un second paragraphe, nous modifions nos techniques pour les rendre applicables en écologie.

Enfin, nous calculons le débit d'émanation des lombriciens. Nous avons conduit l'expérience avec un seul isotope : l'azote 15 ; pour des raisons de sécurité et faute de moyens, le ¹⁴C n'a pas été employé dans la nature.

III. II - LA STATION DE REFERENCE : LA PRAIRIE DE CITEAUX

3.2.1) Raisons de notre choix

Nous avons choisi de travailler dans la prairie permanente de Cîteaux (Côte-d'Or, station P343, du P.B.I.) pour diverses raisons que nous allons exposer tour à tour :

- Raisons économiques

- De façon générale, la prairie permanente joue en France un rôle économique non négligeable (1/3 du territoire). Elle est le siège d'élevages et de productions variés.
- La prairie, comme la forêt ou les cultures, est un milieu anthrophisé. Elle offre toutefois l'avantage d'être en situation "médiane" :
- entre les cultures intensives de plantes annuelles qui subissent de très nombreuses interventions humaines (travaux aratoires, apports d'engrais ou de pesticides, etc...) et où l'équilibre est insaisissable.
- et la forêt climax, à Cîteaux, probablement la hêtraie.

L'extrapolation des résultats obtenus sur une prairie permanente, en direction des cultures est de plus facilitée par le fait qu'il existe de nombreuses situations intermédiaires : prairie permanente récente, prairie temporaire, culture sans labour, etc.... A l'opposé, les landes, les séries de végétation conduisant au climax, les forêts jardinées, donnent un autre gradiant vers des milieux moins anthrophisés. Il est d'ailleurs remarquable que les peuplements lombriciens des prairies se retrouvent à la fois dans les terres labourées et dans les forêts ; les changements observés étant surtout d'ordre quantitatif, les mêmes espèces étant observées pour un type de sol donné (Bouché, 1972 b).

- Raisons scientifiques

• En ce qui concerne les peuplements lombriciens, la prairie de Cîteaux est très probablement avec la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) (travaux de Lavelle) le milieu le mieux connu sur un plan taxonomique, mésologique et fonctionnel.

La dynamique des populations et les paramètres régulant l'activité des lombriciens sont en cours de dépouillement. Nous possédons par ailleurs, une relativement bonne connaissance des structures pédologiques (Kretzschmar, 1975; 1977; 1978) et microbiologiques (Rouelle, 1977) liées aux vers de terre. Cet ensemble de données, ajouté aux résultats présentés dans cette thèse, s'inscrit dans la perspective d'un modèle conceptuel (R.E.A.L. I), puis factuel (fondé sur des faits simulables): R.E.A.L. II.

• Les recherches menées sur ce site se sont rapidement inclues dans le cadre du Programme Biologique International (voir introduction), puis ont bénéficié d'un autre apport coopératif : celui du groupe Casimir qui étudie plus particulièrement les cycles C et N dans l'écosystème prairial (Casimir, 1982).

- Raisons techniques

. Lors d'études fondamentales, il est indispensable de travailler dans des composantes de l'écosystème les principales conditions telles que (microorganismes, végétaux, lombriciens) soient en équilibre. A cet égard, la prairie retenue est inclue dans le domaine de l'abbaye de Cîteaux. Elle offre l'avantage d'être très ancienne, comme en témoigne les archives monastiques déposées à la bibliothèque municipales de Dijon : elle remonterait à Saint-Bernard (XIIème siècle), (Anonyme, 1426). Depuis 1840, elle est soumise à une gestion quasi constante : son exploitation consiste normalement en une alternance fauche-pâture, bien qu'actuellement la pâture (bovins) tend à devenir prépondérante.

• Malgré les relations complexes qui existent entre les différentes composantes d'une prairie, leur étude prise séparément est relativement aisée : permanence du système, cycle annuel, échantillons (voir définition de ces termes dans l'annexe n° 1) pouvant être limités à quelques mètres carrés.

3.2.2) Principales caractéristiques de la station

La prairie permanente de Cîteaux est située à une trentaine de kilomètres au Sud-Est de Dijon ; c'est une propriété de l'abbaye de Cîteaux.

Sa surface est de 2 hectares 50, ses coordonnées géographiques sont :

longitude:

3 gr 06 Est

latitude:

52 gr 37 Nord

altitude:

230 m

• <u>La roche mère</u> est un limon appartenant aux basses terrasses de la plaine de Saône. Le sol, presque horizontal, se rattache au type brun calcique lessivé. Sa texture est fine (90 % de limons) avec une porosité faible et un pH voisin de 7 (6,8 à 7,5 selon la profondeur).

La richesse en carbone et en azote de l'horizon 0 - 20 cm est respectivement de 9,5 % et de 1,1 %, ce qui conduit à C/N = 8,6.

- Les conditions météorologiques ayant règné pendant l'expérimentation (13 Avril 23 Mai 1983) sont décrites dans le tableau n° 4. Les relevés ont été effectués à partir d'une petite station appartenant à l'abbaye et placée à proximité de la prairie; sauf ceux de la température du sol (à -10 cm), que nous avons assurés. La température moyenne de l'air, pendant l'expérience, est de 9,9° C et celle du sol, à 10 cm, de 8,1° C.
- <u>La végétation</u> appartient à l'association du **Lolio-cynosuretum** (Tuxen, 1947) et plusieurs inventaires phytosocioécologiques (Daget, com. pers.; Ferrière, 1977a) ont permis de conclure à un caractère équilibré et homogène de la flore.
- Des renseignements sur les invertébrés épigés et endogés sont fournis par Bouché (1976). En ce qui concerne les lombriciens, leur biomasse est estimée à 1,5 t/ha (mph), (Bouché, 1975b). Cette valeur apparaît comme moyenne par rapport à d'autres prairies.

	PLUIE	TEMPER	Température du sol à-10 c			
D -1	pluviométrie	Mini	Maxi	à 14 heures		
Dates	mm et dixième	degrés et dixième	degrés et dixième	degrés et dixième		
Avril 13 Avril 14 Avril 15 Avril 16	3 7 2 2 0 trages	+ 2 0 + 1 5 + 1 8 - 1 3	11 6 11 8 12 6 8 0	6 9 6 8 7 3 6 2		
Avril 17 Avril 18 Avril 19 Avril 20	2 0 3 0 0 5 8	+ 0 1 + 0 2 + 2 5 + 1 6	10 2 9 7 10 9 11 3	6 4 6 2 6 7 6 6		
Avril 21 Avril 22 Avril 23 Avril 24 Avril 25 Avril 26	12 1 30 0 13 6 9 7 0 3	+ 3 0 + 4 4 + 3 3 + 6 8 + 7 3	12 6 12 0 14 7 15 7 15 3 18 0	5 4 7 5 7 8 9 9 7 5 7 1		
Avril 27 Avril 28 Avril 29 Avril 30	0 0 3 6	+ 8 3 + 7 7 + 8 1 + 8 6	14 2 15 7 21 8 20 3	8 8 9 2 11 0 13 2		
Mai 1 Mai 2 Mai 3 Mai 4 Mai 5 Mai 6 Mai 7 Mai 8 Mai 9 Mai 10 Mai 11 Mai 12 Mai 13 Mai 14 Mai 15 Mai 16 Mai 17 Mai 18 Mai 19 Mai 19 Mai 20 Mai 21 Mai 22 Mai 23	3 7 6 5 trades 0 0 0 0 2 2 1 6 12 0 30 0 4 1 0 0 2 9 18 0 14 3 0 0 0 0 0 0	+ 3 8 7 7 1 10 2 8 0 6 3 0 6 1 3 9 5 6 5 7 7 7 7 7 7 7 7 7	10 0 10 5 11 3 14 5 14 6 18 3 15 6 16 0 13 4 11 9 15 4 14 2 13 0 14 3 15 0 14 3 15 0 14 7 15 6 12 3 15 6 12 3 15 6	6 5 8 7 8 9 9 4 10 1 10 2 9 3 10 3 7 1 8 0 8 1 7 6 7 3 7 1 8 0 8 0 7 6 8 3 8 1 7 6 7 7 7 7		

TABLEAU nº 4: CONDITIONS METEOROLOGIQUES AYANT PREVALUES DURANT L'EXPERIMENTATION

Relevés effectués à partir de la Station de Cîteaux.

III. III - METHODE DE MESURE ECOLOGIQUE DES DEBITS

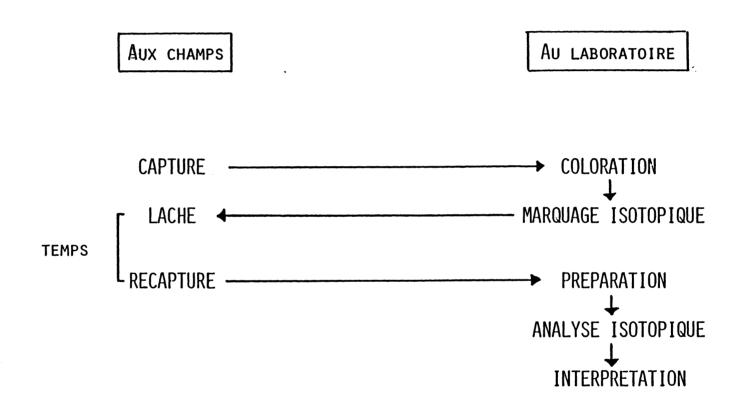
Les connaissances acquises sur les débits, dans la partie précédente, ont montré que les lombriciens renouvellent pratiquement la totalité de leur composition tissulaire en 40 jours. Le marquage des animaux dès le stade juvénile est donc inutile et un **élevage d'adultes pendant 50 jours** suffit pour obtenir une substitution quasi totale de l'azote. D'après la courbe obtenue au laboratoire, à 50 jours, il ne reste plus que 2 % de l'azote initialement apporté ($y_{50} = e^{-0.061}$: $50 + 1.904 + e^{-0.368} \cdot 50 + 0.981 = 0.3179$).

D'autre part, la mise en condition naturelle des animaux entraîne plusieurs modifications de la procédure, qui devient la suivante (figure n° 12):

- 1 Capture dans la prairie de Cîteaux, à la fin de l'hiver, lors d'une journée sans gel, d'adultes de l'espèce N. longus par la méthode au formol qui évite de blesser les individus (Bouché, 1969a; 1969b). Lavage immédiat des animaux. Ils sont ensuite emportés au laboratoire, où ils sont pesés.
- 2 Coloration des vers, afin de les distinguer une fois relâchés au terrain. Cette opération se déroule selon la technique décrite par Mazaud (1979) qui préconise, à la suite des travaux de Meinhardt (1976), une immersion des lombriciens dans une solution colorante : vert menthe.

La procédure est la suivante :

- anesthésie: les animaux sont placés dans de l'eau, avec un petit sac contenant de l'acétone chloroforme diffusant lentement. Les lombriciens sont retirés, dès que leurs mouvements deviennent très faibles.
- séchage à l'air libre, sur papier buvard, pendant 2 à 3 minutes, en retournant les vers manuellement. Cette opération facilite la pénétration ultérieure du colorant.
- coloration : les vers sont disposés sur un panier grillagé immergé 3 minutes dans la solution colorante dosée à 1 g de poudre pour 10 ml d'eau.
- égouttage des lombriciens, puis séchage sur papier buvard avec retournement manuel jusqu'à un flétrissement notable des individus. Cette phase est également importante, la pénétration du colorant en dépend.



- . remise dans un sol frais (15°C) où les animaux se réveillent et se réhydratent lentement.
- contrôle de l'activité en boîte d'élevage, pendant 2 jours.

Mazaud (1979) a montré que la pénétration du colorant est transcutanée et probablement forcée par le flux d'eau des deux réhydratations successives. Après une diffusion intramusculaire pariétale de quelques heures, le colorant s'accumule dans les vacuoles des chloragocytes péri-intestinaux. Cette coloration, péri-intestinale, s'observe aisément et se maintient pendant plus d'une année.

- 3 Les vers sont marqués au ¹⁵N selon la méthode décrite précédemment (cf. 2.2), excepté la durée (50 jours) et le stade (adulte).
- 4 Au bout de cette période, les lombriciens sont pesés (masse moyenne : 2,3 g, mph), transportés au terrain en fin d'après-midi et relâchés par groupe de 4 à la surface de parcelles délimitées par des cubes métalliques (figure n° 13) de 50 cm de côté, ouverts sur les faces inférieures et supérieures et enfoncés dans le sol de la prairie depuis 2 ans (milieu peu perturbé et réseau racinaire reconstitué). Les migrations horizontales sont ainsi impossibles, bien qu'il ait été démontré qu'elles soient très réduites (Mazaud et Bouché, 1980). Au moment du lâcher, les lombriciens sont recouverts d'un peu de terre pour éviter leur déssèchement et protégés des oiseaux par un filet. En raison de cette introduction, une légère surpopulation de la faune existe dans la zone expérimentale. Pour compenser les conséquences throphiques de cette surpopulation, des feuilles séchées de fétuque sont ajoutées à la surface des parcelles en raison de 1 g (ms) par semaine.
- 5 A des intervalles de temps fixés, les animaux d'un même cube sont recapturés à l'aide d'une bêche, reconnus grâce à leur coloration, pesés, tués immédiatement dans de l'eau chaude à 80° C, puis fixés au formol.
- 6 Analyses isotopiques : la procédure analytique du dosage de l'azote 15 est la même que celle décrite précédemment (cf. 2.4.2).

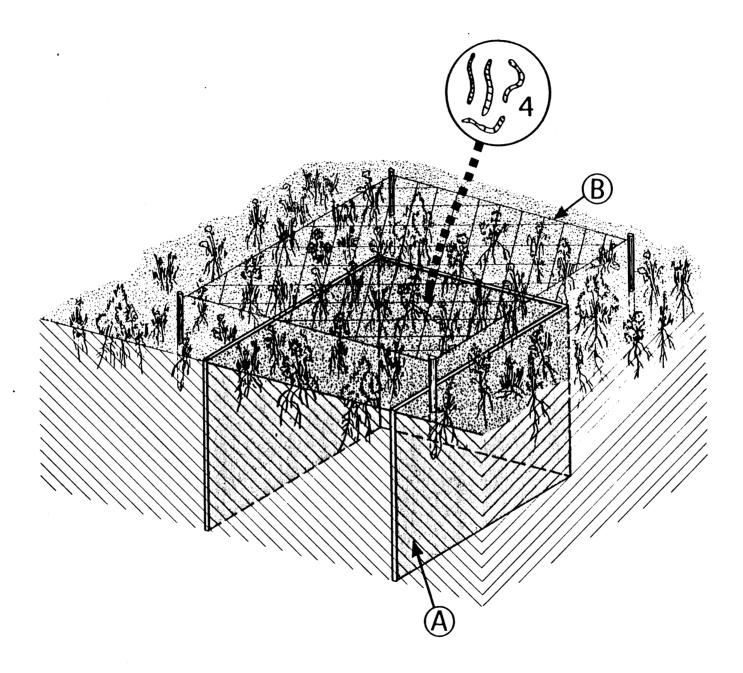


FIGURE nº 13: COUPE DU DISPOSITIF MIS EN PLACE DANS LA PRAIRIE DE CITEAUX POUR LA MESURE ECOPHYSIOLOGIQUE DU DEBIT D'EMANATION AZOTEE DES LOMBRICIENS.

A - cubo métallique ouvert sur les faces inférieures et supérioures (aêté - 50 am). De cailles de monte et

III. IV - RESULTATS ET CALCUL DU DEBIT

Les résultats bruts sont présentés dans le tableau nº 5. Au cours de l'expérimentation, la biomasse (mph) totale des animaux de chaque lot n'a pas varié.

Dans le cube correspondant au 20ème jour, nous avons retrouvé seulement 3 vers sur les 4 relâchés (prédation ?). Les calculs pour ce point sont alors extrapolés à un lot normal en multipliant par 4 la valeur moyenne de ¹⁵N calculée à partir des 3 autres animaux.

Suivant la méthode développée lors des expériences conduites au laboratoire (cf. 2.4.3), nous ajustons les données expérimentales à une courbe théorique. Le meilleur ajustement, une nouvelle fois, a été obtenu à partir d'un équation constituée par la somme de 2 exponentielles (figure n° 14)

$$y = e - 0.218x + 5.571 + e - 0.064x + 6.613$$

SCE = 1835

Ce qui conduit à un débit relatif de :

$$y'(0) = -1,019$$

soit: 105 mg/g N/jour

L'émanation correspondant à un adulte de biomasse moyenne de 2211 mg (constitué de 35 mg d'azote) est la suivante :

$$105 \times 35 \times 10^{-3} = 3,7 \text{ mg/Jour/animal}$$

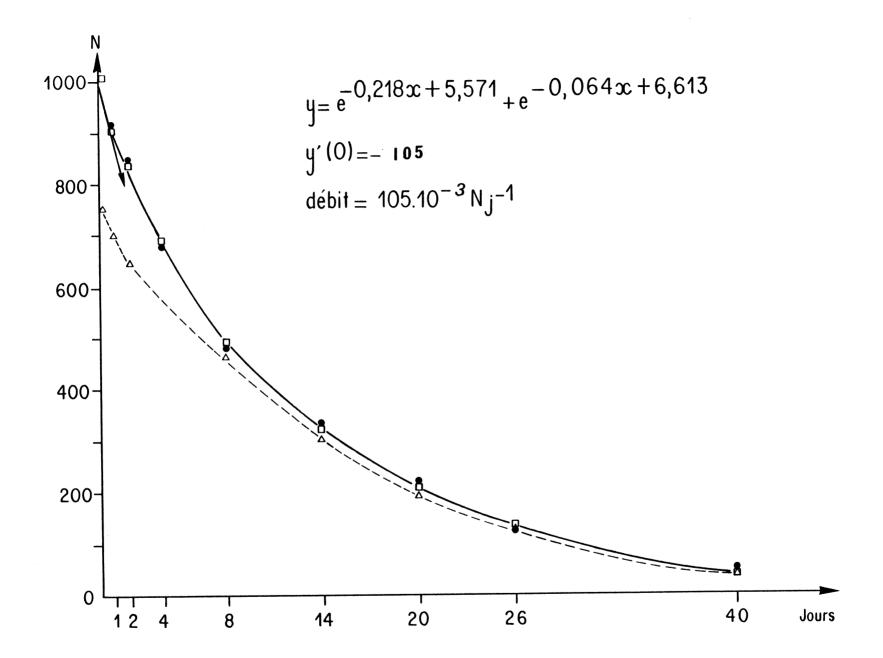


FIGURE nº 14: MESURE ECOPHYSIOLOGIQUE DE L'EMANATION AZOTEE:

Ajustement des données expérimentales à partir d'une exponentielle double (trait plein) puis calcul du débit.

() - valeurs movennes observées à chaque date - () • valeur significa

masse (m l) du lot avant laché au terrain mph - mg	Jours Nb de jours écoulés entre le lacher et la recapture	masse (m 2) du lot au moment de la recapture mph - mg	masse individuelle mph mg	N total mg	% 15 _N 14 _{N +} 15 _N	15 _N mg	¹⁵ N moyen mg
	·		2196	34,7	28,4	9,9	
2050		8844	2218	35,1	24,1	9,9	9,7
8850	0	8844	2305	36,4	24,4	8,9	9,7
			2125	33,6	29,6	10,0	
			2210	34,9	25,9	9,0	
8806	1	8823	2188	34,6	25,3	8,8	8,9
3333	-	3025	2174	34,4	25,9	8,9	
			2251	35,6	25,0	8,9	
			2196	34,7	23,6	8,2	
8312	2	8715	2213	35,0	23,0	8.1	8,1
		2.25	2149	34,0	23,8	8,1	
			2157	34,1	23,3	7,9	
			2741	43,3	15,6	6,8	
9301	4	9316	2130	34,5	20,1	6,9	6,9
	·		2169	34,3	20,5	7,0	
			2226	35,2	19,3	6,8	
			2163	34,2	12,9	4,4	
8804	8	8787	2151	34,0	13,8	4,7	4,6
	-		2195	34,7	13,3	4,6	,,-
			2278	36,0	12,6	4,5	
			2223	35,1	9,3	3,3	
8855	14	8804	2210	35,0	9,1	3,2	3,2
			2207	34,9	9,5	3,3	
			2164	34,2	9,4	3,2	
			2167	34,3	6,2	2,1	
8784	20	6590	2203	34,8	6,1	2,1	2,1
			2220	35,1	5,9	2,0	
			ve I	r non retrouv	é		
			2165	34,2	3,7	1,3	
8638	26	8753	2138	33,8	3,5	1,2	1,2
	-		2274	36,0	3,2	1,2	
			2176	34,4	3,5	1,2	
			2190	34,6	1,6	0,6	
8814	40	8808	2218	35,1	1,7	0,6	0,6
		3333	2159	34,1	1,7	0,5	0,0
			2241	35,4	1,8	0,6	

*ABLEAU n° 5: MESURE ECOPHYSIOLOGIQUE DU DEBIT D'EMANATION AZOTEE - RESULTATS BRUTS mph = masse fraîche, tube digestif plein

III. V - CONCLUSIONS : COMPARAISON AVEC LE DEBIT MESURE AU LABORATOIRE

De ces résultats nous pouvons tirer, dès à présent, plusieurs conclusions:

- 1) Les débits obtenus en conditions artificielles (laboratoire) et en conditions écologiques sont **cohérants.** En effet :
 - Ils sont en relation étroite avec les températures. Il sont plus rapides au laboratoire : 149 mg/g N/jour (température constante de 15° C) qu'au terrain : 105 mg/g N/jour (température moyenne du sol à -10 cm = 8° C). On notera d'ailleurs, que par chance, l'expérience dans la nature s'est déroulée avec une humidité convenable du sol et que les variations thermiques à -10 cm sont apparues comme faibles (voir tableau n° 4, page 63).
- Dans les deux cas, le meilleur ajustement s'est fait à partir d'une double exponentielle (et non pas une simple, ou une triple). Les débits mesurés sont donc bien le reflet de la physiologie du lombricien.
- 2) Il est couramment admis que les activités physiologiques (dans la gamme des températures compatibles avec des activités physiologiques normales) répondent aux variations de température selon une loi de Q₁₀.

En fait, dans le cas des lombriciens :

- nous ignorons le Q10 exact
- nous savons que les anéciques possèdent un comportement d'optimisation hygro-thermique (Heidet et Bouché, en prép.), c'est-à-dire une tendance à choisir un optimum hydrique et thermique dans le profil ; N. longus entretenant précisément des galeries verticales sur environ 0,50 m à 1,20 m de profondeur.

En admettant que N. longus se place en moyenne, à une température semblable à celle prévalant à -10 cm (8° C), nous pouvons établir la valeur du Q_{10} en rapprochant les débits mesurés au laboratoire (15° C) et relevés au terrain.

$$Log \ Q_{10} = \frac{10}{Q_2 - Q_1} \ Log \frac{D_2}{D_1}$$

D₁ = Débit mesuré à la température O₁ (8° C)

D₂ = débit mesuré à la température Θ_2 (15° C)

$$Log Q10 = \frac{10}{15 - 8} \qquad Log \frac{149}{105} = 1,6$$

Or, nos connaissances sur le Q_{10} , aussi faibles soient-elles, ne sont pas nulles. Nous devons à Maldague (1970) une étude sur 2 groupes de lombriciens qui montre que les Q_{10} observés se placent dans l'intervalle 1,7 à 2,8. Il retient d'ailleurs, comme base de calcul, un Q_{10} de 2. Nous pouvons alors calculer, réciproquement à partir de ce Q_{10} de 2, la température moyenne à laquelle les lombriciens se sont placés pour vérifier si celle-ci est plausible.

$$\text{Log } 2 = \frac{10}{15 - \Theta_1}$$
 $\text{Log } \frac{149}{105}$

$$\Theta_1 = 9,9$$
° C soit environ 10° C

Ce résultat est plausible, car dans les conditions printanières ayant prévalu lors de l'expérience, le sol se réchauffe en surface (température moyenne de l'air = 9,9° C) et la couche superficielle peut atteindre une telle valeur. De plus nous savons, grâce au travail de Ranc (1980), que les lombriciens tendent à se placer vers un optimum thermique de 12 - 13° C.

Ne pouvant pas attendre de la loi du Q₁₀ une rigueur très grande, il nous est donc impossible de conclure à la non vraisemblance de l'une ou l'autre interprétation : un Q₁₀ de l'ordre de 1,6 à 2 et une température corporelle de 8° C à 10° C apparaissent cohérants avec nos données.

3) Une critique de notre expérience est malgré tout à formuler. Par définition, la mesure du débit porte principalement sur les premiers points de la courbe ; or pendant cette période le lombricien placé au terrain a dû creuser un système de galerie et par voie de conséquence son comportement a sans doute été modifié. Pour pallier cet inconvénient, nous envisageons lors de travaux ultérieurs, de capturer des vers de terre d'une parcelle donnée à l'aide d'une méthode non perturbante (vibrations) et de substituer ces animaux par des vers marqués.

QUATRIEME PARTIE:

DESTINEE DE L'AZOTE 15 D'ORIGINE LOMBRICIENNE DANS LA PRAIRIE

"Apprécier le rôle des organismes endogés dans les cycles biogéochimiques reste mal compris malgré les efforts importants coordonnés notamment dans le cadre du Programme Biologique International. Ce constat est grave car ces implications humaines, économiques et agronomiques sont considérables,..."

Bouché, 1977 b

IV. I - INTRODUCTION

Initialement, notre objectif était la mesure en conditions écologiques, du débit d'un élément émané par les lombriciens. Cette perspective était déjà en soit une difficulté qui n'avait jamais été surmontée sur aucun animal du sol. Accessoirement, nous avions considéré que cette expérience nous permettait de "situer" les mouvements naturels de l'azote issu des vers de terre, dans les autres compartiments du sol (microorganismes, matière organique morte, racines végétales).

L'absence de moyens de recherche, nous a empêché de caractériser le compartiment microbien ; caractérisation qui de toute manière pour l'azote, reste très délicate (Mneimne, 1981).

Nous avons donc été obligés d'effectuer cette recherche exploratoire sur le sol total, moins les racines considérées séparément. De plus, nous avons observé les parties aériennes des plantes.

Les résultats nous ont immédiatement démontré que l'essentiel de l'azote d'origine lombricienne (que nous appelons pour simplifier : azote lombricien) migrait rapidement dans le sol et s'accumulait dans les plantes avec un rendement étonnant. Nous étions en présence d'un système écologique simple : les vers de terre, dans cette expérience, servent de "source" d'azote observable et les plantes, en cours de croissance, jouent le rôle de "puisard".

Nous entreprenons alors une série de recherches sur la cinétique des échanges en cause.

Dans un premier temps, nous posons avec précision la codification des compartiments et des transferts entre ceux-ci, puis nous étudions la dynamique de chaque compartiment et enfin la cinétique des transferts.

IV. II - DELIMITATION, CODIFICATION DES COMPARTIMENTS ET DES TRANSFERTS

4.2.1) Délimitation des compartiments

- compartiment lombricien:

Comme nous l'avons déjà indiqué, il est constitué par la masse fraîche totale des 4 animaux vidés de leur endentère (m.v.h.).

- compartiment endentère :

C'est la somme des contenus de tube digestif des 4 animaux. Chaque endentère est recueilli après incision du ver sur sa face ventrale (Bouché et Kreztschmar, 1974). Les endentères sont séchés, pesés (m.s.). La composition azotée est déterminée sur l'ensemble des 4 contenus de tube digestif. Nous sommes obligés de regrouper les endentères des 4 animaux en raison de la petitesse des prélevats. (pour la définition du mot prélevat, voir annexe n° 1).

- compartiment turricules frais

Les turricules, fécès déposés à la surface du sol (à ne pas confondre avec l'ensemble des défécations), évoluent rapidement au cours du temps (Beugnot, 1978) et vont se désagréger pour se réincorporer au sol.

Nous retenons les turricules frais, c'est-à-dire arbitrairement âgés de moins de 2 jours. Pour cela, deux jours avant une date de collecte, nous écrasons les turricules anciens. Au moment de la mesure, nous récoltons l'ensemble des turricules frais et nous les déposons dans des sacs stériles avant de les tansporter au laboratoire où ils sont immédiatement séchés à 105° C pendant 24 heures, puis pesés (m.s.). La composition en azote est calculée sur cette masse.

- compartiment sol

Il comprend le squelette du sol (minéraux), la microfaune, la microflore, les débris végétaux libres et toutes les formes de dégradation de la matière organique (y compris les formes liées à la strate minérale).

Sa délimitation dans l'espace, en raison du caractère exploratoire de l'étude, est en surface celle des cubes utilisés $(1/4~{\rm de~m^2})$ et 25 cm de profondeur.

Son prélèvement s'effectue à la bêche et sa teneur en azote est calculée à partir de 4 échantillons de 10 gr (moyenne des 4 échantillons), après avoir retiré les racines (voir compartiment végétal), fragmenté et homogénéisé le bloc. Le résultat obtenu est ensuite extrapolé au cube de 0,0625 m³ grâce à la connaissance de son poids (87,5 kg) déterminé à partir de la densité apparente du sol (1,4 à Cîteaux).

- compartiment végétal

Nous distinguons les parties aériennes des parties racinaires. Les parties aériennes sont récoltées avant prélèvement du bloc de terre à l'aide d'un sécateur (limite : niveau du sol).

Pour les parties racinaires, le bloc de terre contenu dans le cube est prélevé à la bêche jusqu'à -25 cm, puis déposé dans un bac de 100 l rempli d'eau additionnée de 150 cm³ d'hexamétaphosphate de sodium et de 300 ml de formol (dispersion des colloïdes et blocage des fermentations). Après 48 heures, le tout est d'abord délicatement fragmenté manuellement puis passé au tamis (mailles de 0,4 cm). Les racines comme les parties aériennes sont séchées (105° C, 24 heures) et pesées (m.s.).

Cette procédure nous a déjà donné satisfaction dans d'autres expériences; nous décrivons par ailleurs ses avantages et ses limites (Ferrière, 1977a).

La composition en azote des racines, ou des parties aériennes, est déterminée à partir d'un échantillon de 10 g de matière sèche.

- compartiments extrapolés:

+ compartiments racinaires profonds

Comme nous le constaterons lors de la présentation de nos résultats, une grande partie de l'azote lombricien a été repris par les végétaux du système étudié. Pourtant, une fraction de cet élément n'est pas retrouvée dans l'ensemble des compartiments que nous venons de définir.

Par ailleurs, grâce à des mesures hebdomadaires effectuées sur cette prairie et pendant 3 ans, nous disposons de l'appréciation de la distribution racinaire à Cîteaux, en moyenne saisonnière (Bouché et Beugnot, 1972). Malheureusement, celle-ci ne coı̈ncide pas exactement avec l'horizon échantillonné:

 $0 - 20 \text{ cm} = 756,5 \text{ g ms/m}^2$

 $20 - 40 \text{ cm} = 52,3 \text{ g ms/m}^2$

 $40 - 60 \text{ cm} = 15.9 \text{ g ms/m}^2$

Cette distribution est marquée par une forte accumulation dans les 5 à 6 premiers centimètres (le "mat" racinaire), puis par une diminution plus régulière. Faute d'une meilleure connaissance nous admettons que la distribution est linéraire entre - 10 cm et - 100 cm. Pour son estimation, nous disposons de deux valeurs établies dans cette zone : 20 - 40 cm et 40 - 60 cm, soit respectivement : 52,3 et 15,9 g ms/m².

Le calcul de la distribution racinaire est donc le suivant :

$$\frac{(52,3-15,9)}{2} = 18,2$$

$$\frac{18,2}{2} = 9,1$$

Entre 20 et 25 cm, la masse racinaire représente en moyenne : (14,2 + 9,1)/2 = 13,65.

Pour 5 cm (1/4), la biomasse est : (52,3 + 13,65)/4 = 16,5.

Pour nos calculs, la distribution racinaire retenue est donc :

Cette approximation grossière a pour but d'approcher la part d'azote stockée sous 25 cm, en considérant la concentration de celle-ci comme identique à celle de l'échantillon observé sur 0 - 25 cm. Cet échantillon mesuré représente, en tout état de cause, la part essentielle du système racinaire.

Pour 0-25 cm : 756,5 + 16,5 = 773. En dessous de 25 cm, la biomasse représenterait donc : $\underline{569 \times 100} = 7,4$ % des racines de l'horizon 0-25 cm $\underline{773}$

L'expérience étant exploratoire et comme nous supposions initialement (et classiquement) que l'azote lombricien devait être retrouvé dans les microorganismes, le sol et accessoirement les plantes, nous avons précédemment défini un compartiment sol se rapportant à l'horizon 0-25 cm de la prairie. En fait, lors de la distribution de l'azote lombricien dans tous les compartiments observés (figure n° 19, page 93), nous nous apercevrons qu'apparemment le système total observé perd de l'azote jusqu'au 20ème jour et qu'ensuite cet azote "revient" au 26ème et 40ème

jour. Si nous tenons compte de la biomasse racinaire inférieure à l'horizon 0-25 cm (cf. compartiments racinaires profonds), ce phénomène ne s'atténue pas (figure n° 20, page 95). Force est de constater que au cours de l'expérience, une partie de l'azote lombricien a été entraînée ou libérée dans des horizons profonds et qu'ensuite par un mouvement ascendant cet élément est revenu dans la strate 0-25 cm et dans les parties aériennes effectivement échantillonnées. Ce mouvement ascendant est probablement attribuable à l'activité racinaire, car la remontée capillaire est certainement négligeable pendant la période de forte pluviométrie qui a prévalu au cours de l'expérience (cf. tableau n° 4, page 63).

En raison de la faible proportion d'azote lombricien non retrouvé en fin d'expérience (la dynamique du phénomène indique que cette quantité tend vers 100 % au delà du 40ème jour) et du fait qu'en définitive l'azote passe, quasiment totalement, dans les plantes avec un délai relativement bref, nous avons défini pour cet élément un compartiment de transfert des lombriciens aux plantes (CTLP). Le CTLP, représentant l'azote en cours de transit dans le sol, correspond à chaque instant au complément de l'azote lombricien non retrouvé dans les animaux, l'endentère et les plantes.

Autrement dit:

CTLP = azote initialement contenu dans les lombriciens - (azote initial restant dans le compartiment lombricien + azote initial retrouvé dans l'endentère + azote initial retrouvé dans les parties aériennes des plantes et les parties racinaires comprises entre 0-100 cm).

4.2.2) Codification des compartiments et des transferts

codification des compartiments

- La complexité de l'interprétation nous oblige à une codification précise des données sur lesquelles les opérations sont conduites. Ce code est celui de la chimie : N pour l'azote, ¹⁵N pour l'isotope 15 et du modèle R.E.A.L. I (cf. 1.3) pour les compartiments, soit :

E = endentère, L = lombricien, P = plantes, Pa = parties aériennes, Pr = parties racinaires, Pr₁ = partie racinaire du niveau 0-25 cm, Pr₂ = 25-40 cm, Pr₃ = 40-60 cm, Pr₄ = 60-100 cm, S = sol, Tf = turricules frais, CTLP = compartiment de transfert lombricien-plante.

L'étude portera donc sur des compartiments précis, avec un code d'écriture qui suit l'ordre du langage parlé par des indices indiqués en bas à droite.

Nprl signifie azote des parties racinaires du niveau 1

- L'étude cinétique conduit à nous intéresser à une fraction d'un compartiment dont on connaît l'origine dans un autre compartiment, celle-ci est alors indiquée en haut à droite.

 N_{Prl} indique que nous nous intéressons à l'azote issu du compartiment lombricien et retrouvé dans le système racinaire compris entre 0-25 cm.

- Enfin, nous serons amenés à suivre l'évolution (en nous appuyant sur la fraction de ¹⁵N apportée lors du marquage des animaux) d'1 gr d'azote total (¹⁵N + ¹⁴N) libéré par les lombriciens (voir 4.3.1). Nous appellerons cet azote issu des lombriciens : azote initial et nous l'indiquerons par un indice i placé en haut à qauche.

ⁱN_{Prl} correspond à la fraction d'azote total de 1 gr, initialement contenu dans les lombriciens et recherché dans le compartiment racinaire Prl. Cet azote initial va être émané et progressivement remplacé par de l'azote renouvelé (rNL) issu de l'assimilation.

Nous appelerons azote débité (dNL) la somme :

$$dNL = rNL + iNL$$

- Les unités suivent le système métrique international (SMI) et sauf précision explicite, tous les compartiments en cause sont rapportés à 1 m² de surface. En complément du SMI, nous avons adopté j pour les jours et oj pour les degrés jours (ou somme des températures journalières moyennes).

codification des transferts

Pour les transferts le même code est adopté, en indiquant les 2 compartiments pris en considération et reliés par une flèche signalant le sens du transfert.

Dans certains cas (cf. 4.4, cinétique des transferts) nous serons amenés à préciser la date ou la durée du transfert : la date par (j = 1) et la durée par : (j = 1, j = 3).

	masse sèche	masse sèche	variation		
jours	individuelle	moyenne	du rapport		
Jours	mg	mg	15		
	9	9	14 _{N +} 15 _N		
	19,9	·			
0	20,3	20,22	26,6		
J	21,4	20,22	20,0		
	19,3				
	20,1				
1	18,9	19,82	21,2		
	19,8	·	·		
	20,5				
	19,0				
2	20,1	19,58	11,9		
	19,5				
	19,7				
	25,0				
4	19,8	21,17	8,3		
	19,7 20,2		1		
	20,2				
	19,6				
8	19,5	19,92	5 , 6		
	19,9 20,7				
	20,2 20,1				
14	20,1	20,02	3,6		
	19,7				
	20,2 20,1				
20	20,1	20,01	3,2		
	non retrouvé				
	10.7				
20	19,7 19,4	10.0	2.4		
26	20,7	19,9	2,4		
	19,8				
	20,0				
40	20,2	20,05	2,3		
	19,6	25,55			
	20,4				
		A	L		

TABLEAU nº 6: VARIATION DU RAPPORT ¹⁵N / (¹⁴N + ¹⁵N) dans l'endentère des lombriciens à Cîteaux.

IV. III - IMPORTANCE ET DYNAMIQUE DES COMPARTIMENTS

Après avoir homogénéisé les données, nous allons étudier l'évolution (c'est-à-dire la dynamique) de chaque compartiment au niveau de sa composition globale et azotée pendant les 40 jours d'expérience.

4.3.1) Résultats bruts et homogénéisation des données

+ Résultats bruts

Les tableaux nº 6, 7, 8 résument les données brutes ayant trait aux compartiments endentère, turricules frais, sol, plantes.

L'endentère, peu riche en azote (quantité totale d'azote contenu dans les 4 échantillons inférieurs à 1 mg) ne permet pas, par la méthode utilisée, le dosage de celui-ci et par conséquent l'expression des quantités d'azote 15. Nous nous sommes contentés dans le tableau n° 6 de signaler les variations du rapport % $15_{\rm N}$ / $(14_{\rm N} + 15_{\rm N})$.

Par ailleurs, nous avons dosé les quantités d'azote 15 naturelles contenues dans chaque compartiment; elles sont respectivement à Cîteaux:

0.3666 % pour l'endentère

0,3666 % pour les turricules frais

0,3663 % pour le sol

0,3676 % pour les parties aériennes végétales

0,3676 % pour les racines

Nous avons effectué ces mesures dans des parcelles non soumises à expérience.

+ Homogénéisation des données

Le tableau n° 9 présente les données brutes détaillées se rapportant aux biomasses lombriciennes, puis à l'azote issu des vers de terre et ayant circulé dans le système L-T-S-CTLP.

Toutes les quantités d'azote 15, libérées par les vers de terre, sont ramenées à 1 g d'azote total lombricien par m². Pour corriger les disparités (très faibles, mais réelles) liées aux différences de biomasse lombricienne introduite dans chaque parcelle, toutes les valeurs d'échange d'azote sont multipliées par un coefficient K.

DATE	14/04	15/04	18/04	21/04	27/04	3/05	9/05	24/05	
JOUR5	1	2	4	8	14	20	26	40	
Température moyenne entre 2 mesures à (- 10 cm)		6,85	7,05	6,93	6,26	7,57	9,10	8,33	6,53
	Masse sèche (mg)		66 681	60 730	60 583	64 693	60 103	65 537	40 256
TURRICULES	Azote total (mg)		642,0	548,0	584,2	5 9 6,0	550,0	595,1	364,0
	% 15N total - % 15N naturel		0,0154	0,0114	0,3657	0,0034	0,0023	0,0011	0,0001
	enrichissement en 15N provenant des lombriciens		0,10	0,06	2,14	0,02	0,01	0	0
	moyenne azota total (mg) dans 4 échantillons de 10 g	9,880	9,903	9,840	9,873	9,981	9,947	9,985	9,852
SOL	azote total dans la parcelle expérimentale	86 450	86651,25	86 100	86388,75	87333,75	87036,25	8736,75	86 205
	% 15N/azote total (moyenne des 4 échantillons de 10 g)	0,3663	0,3679	0,3705	0,3707	0,3711	0,3676	0,3664	0,3663
	¹⁵ N total (mg)	316,7	318,8	319,0	320,2	324,0	320,0	320,1	315,8
	¹⁵ N naturel (mg)	316,7	317,4	315,4	316,4	320,0	318,8	320,0	315,8
	15N - 15N naturel (mg) = enrichissement en 15N provenant des lombriciens	0,0	1,4	3,6	3,8	4,0	1,2	0,1	0

TABLEAU nº 7: AZOTE 15 ISSU DES LOMBRICIENS ET RETROUVE DANS LES TURRICULES ET LE SOL.

15N naturel des turricules = 0,3666 %, 15N naturel du sol = 0,3663 %

TEMPERATUR	6,85	7,05	6,93	6,26	7,57	9,10	8,33	6,53	
	Masse sèche (mg)	117 018	113 391	124 570	120 638	152 452	195 413	210 382	233 091
PARTIES	Azote total (mg)	1872,2	1790,9	2242,4	2170,5	2591,7	3322,3	3595,0	3729,5
RACINAIRES	% 15N/azote total	0,3676	0.5238	0,5497	0,7510	0.7853	0,8752	0,9282	1.0374
	15 _{N total} (mg)	6,9	9,4	12,3	16,3	20.4	29,0	33,4	38,7
	15N naturel (mg)	6,9	6,6	8,2	8,0	9,5	12,2	13,2	13,7
	15N enrichissement provenant des lombriciens (mg)	0,0	2,8	4,1	8,3	10,9	16,8	20,2	25,0
	Masse sèche (mg)	24 338	25 787	26 314	26 608	29 863	42 025	52 190	58 610
PARTIES	Azote total (mg)	413.7	438,7	472,5	478,9	477,8	714,4	887,2	996,3
AERIENNES	% 15N/azote total	0,3676	0,5237	0,5494	0,7517	0,7850	0,8721	0,9285	1,0374
	15 _{N total (mg)}	1,5	3,0	2,6	3,6	3,8	6,2	8,2	10,3
	¹⁵ N nature! (mg)	1,5	1,6	1,5	1,8	1,8	2,6	3,3	3,7
	15N enrichissement provenant des lombriciens (mg)	0,0	1.4	1,1	1,8	2,0	3,6	4,9	6,6
JOURS		1	2	4	8	14	20	26	40

Le mode de calcul de K est le suivant :

. initialement 8844 mg, mph (masse fraîche totale des lombriciens lâchés à t = 0) de ver apportent dans 1 m² 139,8 mg d'azote total (voir tableau n° 5), dont 38,7 mg d'azote 15.

1 q (1000 mg) d'azote total est injecté dans la prairie par

$$\frac{8844 \times 10^3}{139.8} = 63261.8 \text{ mg de biomasse lombricienne}$$

Ce gramme d'azote total apporte $\frac{38700 \times 10^6}{139800}$ = 276824 µg d'azote 15

. Mais toutes les parcelles n'ont par reçu exactement la même biomasse de lombriciens. Sur la base de la lère parcelle, 63,262 q de lombriciens (mph) apportent 1 g d'azote total ou 276824 µg d'azote 15. La biomasse réelle introduite ayant été de 8844 mg (mph) pour rapporter à 1 g d'azote total les échanges, toutes les valeurs concernant l'azote observé dans les différentes parcelles doivent être multipliées par : 63,262

1 g d'azote total, initialement apporté, est observé pour 276824 μg d'azote 15 ; autrement dit toute valeur d'azote 15 multipliée par 106 et divisée par 276824 représente 1 q d'azote initial lombricien.

Donc, dans chaque parcelle, pour représenter 1q d'azote initial lombricien (INL), toute valeur de ¹⁵N doit être multipliée par : 63,262

ou en développant, à partir des données initiales, nous avons :

$$\frac{8844 \times 10^6}{139800}$$
 \times $\frac{139800 \times 10^6}{38700 \times 10^6}$ \times $\frac{1}{mph}$ = K

soit, en simplifiant:

$$\frac{8844 \times 10^6}{38700 \times mph} = \frac{228527}{mph} = K$$

Toutes les valeurs d'échange d'azote obtenues dans une parcelle sont alors multipliées par le coefficient K. Ce coefficient, ne dépendant que de la biomasse introduite, permet de suivre le devenir, dans 1 m², de 1 g d'azote total initial lombricien (iNL).

	JOURS	0	1	2	4	8	14	20	26	40
1	Lâché	2 196 2 218 2 305 2 125	2 210 2 188 2 174 2 251	2 196 2 213 2 149 2 157	2 741 2 180 2 169 2 226	2 163 2 151 2 195 2 278	2 223 2 210 2 207 2 164	2 167 2 203 2 220 2 196	2 165 2 138 2 274 2 176	2 190 2 218 2 159 2 241
2		8 844	8 823	8 715	9 316	8 787	8 804	8 786	8 753	8 808
3	x	2 211	2 205,75	2 178,75	2 329	2 196,75	2 201	2 196,5	2 188,25	2 202
4	K	25,8	25,9	26,2	24,5	26,0	26,0	26,0	26,1	25,9
5	iNL	998 460	922 040	846 260	673 750	473 200	338 000	215 800	127 890	59 570
6	iNTf	0	-	2 620	1 470	780	520 、	260	0	0
7	iNs	0	-	36 680	88 200	98 800	104 000	31 200	2 610	0
8	i _{NS+Tf}	0		39 300	89 670	99 580	104 520	31 460	2 610	0
9	i _{NPa}	0	-	36 680	26 950	46 800	52 000	93 600	127 890	171 600
10	i _{NPrl}	0	-	73 360	100 450	215 800	283 400	436 800	527 220	650 000
11	iNPa+Prl	0	-	110 040	127 400	262 600	335 400	530 400	655 110	821 600
12	iNPr2+3+4	0	-	5 135	7 032	15 106	1 984	3 058	36 905	45 500
13	ⁱ Np	0	-	115 175	134 432	277 706	337 384	533 458	692 015	867 100
14	$^{i}N_{x}$	0	-	4 400	109 180	164 620	222 080	222 340	214 389	118 600
15	^I NCTLP	0	-	38 565	191 818	249 094	375 384	250 742	180 095	73 330

TABLEAU nº 9: CIRCULATION DE L'AZOTE LOMBRICIEN DANS LE SYSTEME EXPERIMENTAL A PARTIR DES DONNEES HOMOGENEISEES.

LEGENDE DU TABLEAU Nº 9

1.	Lâché	mph - masse fraîche individuelle des animaux lâchés, tube digestif plein, exprimée en mg/individu
2.		somme des 4 individus lâchés (mg)
3.	₹	moyenne des 4 individus lâchés (mg)
4.	к	toute valeur de ¹⁵ N dans le compartiment doit être multipliée par
		$K = \frac{228527}{\text{mph}}$
5.	د iNL µg/m²	azote initial retrouvé dans les tissus lombriciens (données observées x K)
6.	iNTf µg/m²	azote initial retrouvé dans les turricules accumulés pendant 2 jours avant la date de collecte (données observées \times K)
7.	iNs μg/m²	azote initial retrouvé dans le sol 0-25 cm (données observées x K)
8.	iNS+Tf µg/m²	azote initial retrouvé dans le sol 0-25 cm et dans les turricules (6 + 7)
9.	iNPa µg/m²	azote initial retrouvé dans les parties aériennes des plantes (données observées \times K)
10.	t iNP _{r1} μg/m ²	azote initial retrouvé dans les parties racinaires des plantes de 0-25 cm (données observées x κ)
11.	iNPa+Prl µg/m²	azote initial retrouvé dans les parties végétales échantillonnées (9 + 10)
12.	iNP _{r2+3+4} µg/m ²	azote initial estimé dans les racines à 25-40 cm, 40-60 cm et extrapolé à 60-100 cm d'après les données moyennes globales annuelles de Cîteaux (données estimées x K) (voir 421)
13.	t iNp µg/m²	azote initial retrouvé dans le compartiment plante (11 + 12.)
14.	iN _x µg/m ²	azote initial non retrouvé à partir des données expérimentales 1 mg x 10^6 -(5 + 8 + 11)
15.	iNCTLP µg/m²	azote initial présent dans le CTLP 1 mg \times 10 6 -(5 + 13)

4.3.2) Turricules

Le compartiment turricules frais (Tf) est mesuré conventionnellement selon la méthode exposée dans le paragraphe : délimitation des compartiments (cf. 4.2.1).

Les résultats bruts, ayant trait à la production des turricules, sont présentés dans le tableau n° 7 de la page 83.

La figure n° 16 (page 87) représente la dynamique des turricules et la dynamique des quantités d'azote total et d'azote initial transitant dans ce compartiment. Les valeurs sont ramenées en moyenne journalière; c'est-à-dire, les résultats sont divisés par 2 et pour une période de 2 jours la date médiane est retenue: 1 j, 3 j, 7 j, 13 j, ...

Nous observons que la production des turricules et les quantités d'azote total sont relativement constantes, sauf en fin d'expérience (t = 39 j), où une très forte baisse est enregistrée.

Cette évolution correspond à un ralentissement général de l'activité des lombriciens (Heidet et Bouché en prép.). Même si les conditions thermiques et hydriques sont favorables, un facteur mésologique intervient : l'augmentation de la "durée du jour" qui provoque l'entrée en diapause des animaux (cf. 5.3).

En excluant ce dernier point, la production moyenne de turricules est de 126,1 g/j/m² (masse sèche). Ce résultat est légèrement supérieur à celui enregistré par Beugnot (1978), sur cette même prairie au printemps : 57 à 120 g/j/m².

En ce qui concerne la dynamique de l'azote lombricien dans ce compartiment (tableau n° 9, page 85), l'ajustement des valeurs s'est effectué à partir d'une double loi exponentielle :

$$y = e^{-0.0905x + 0.1220} + e^{-0.673x + 0.7440}$$

le débit journalier est de 1,5 mg iNL/j/m².

Nous avons calculé à partir des données du tableau n° 7, mais en ne tenant pas compte du dernier jour d'expérience (entrée en diapause des animaux, cf. 5.3), la défécation journalière moyenne de l'azote total pendant la période 0-26 jours. Celle-ci, par m², est de $\frac{585,9 \times 4}{2}$ = 1171,8 mg/jour/m².

Cela signifie que
$$\frac{1,5}{1171,8}$$
 = 0,00128, soit

1,3 pour mille de l'azote total des turricules provient du métabolisme des lombriciens.

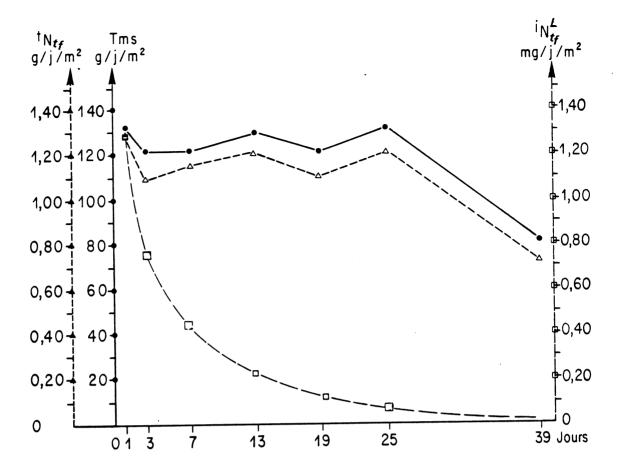


FIGURE n° 16: LES TURRICULES: Production journalière en masse sèche (—et •)

Azote total d'origine lombricienne ou non (- - - et Δ)

Azote d'origine lombricienne et ajustement des valeurs à une double exponentielle (- - - et \Box)

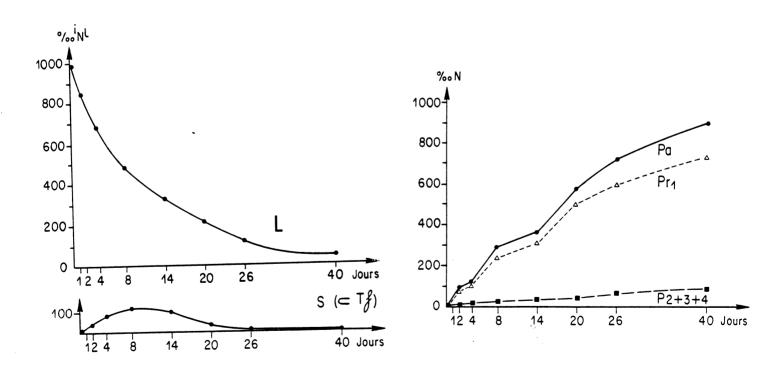


FIGURE nº 15: AZOTE INITIAL RETROUVE dans les tissus lombriciens (L), le sol + les turricule (S + Tp), les plantes (Pa = parties aériennes, Pr1 = parties racinaires comprise entre 0-25 cm, P2+3+4 = parties racinaires comprises entre 20-100 cm).

Ce rapport, très faible, souligne que quelle que soit la production de fécès endogés par les lombriciens, celle-ci n'est pas la voie privilégiée de libération de l'azote à partir du métabolon lombricien.

Deux conséquences découlent de cette constatation :

- Ramandriamamonjizaka (1984) a observé dans les turricules de tout âge, des fractions relativement importantes d'azote minéralisé. Ces formes ne proviennent donc pas directement du métabolisme lombricien, mais sont issues de l'azote de la matière organique consommée, digérée dans l'ensemble, puis incubée dans les turricules (activité microbiologique des fécès).
- Les excrétions ammoniacales, se produisant au début du transit digestif (Hora, 1946) et qui contribue semble-t-il, au contrôle du pH de l'endentère, sont donc réassimilées dans la partie distale de l'intestin à la manière d'autres cations (Ca++, Na+, Mg++, Fe+++) tel qu'il est apparu dans les bilans dérivant du travail de Rafidison (1982) sur une espèce voisine : **Nicodrilus velox** (Bouché, 1967), (Bouché et al., 1983).

4.3.3) Le compartiment sol

Le compartiment sol, tel que nous l'avons défini précédemment, a fait l'objet d'une analyse de sa composition azotée. Les résultats bruts sont présentés dans le tableau n° 7 de la page 83.

La figure nº 15 (page 87), établie à partir du tableau nº9, représente l'évolution, au cours de l'expérience, de l'azote initial (${}^{i}N_{S+Tf}^{L}$) dans le sol et dans les turricules.

La dynamique de l'azote initial dans ce compartiment se caractérise, d'abord par une augmentation relativement importante (concomitante avec l'excrétion des vers de terre), puis une très nette diminution pour atteindre une quasi disparition au 40ème jour. En d'autres termes, à cette date, l'azote libéré par les vers de terre n'est plus présent de façon sensible dans l'horizon 0-25 cm.

Il est clair que les volumes de sol concernés sont importants et que la précision des analyses, aussi fiables soient-elles peut entraîner quelques erreurs. Toutefois, la régularité du processus observé nous incite à croire que ces résultats peuvent être considérés comme réalistes et représentent la dynamique de l'azote lombricien dans le sol.

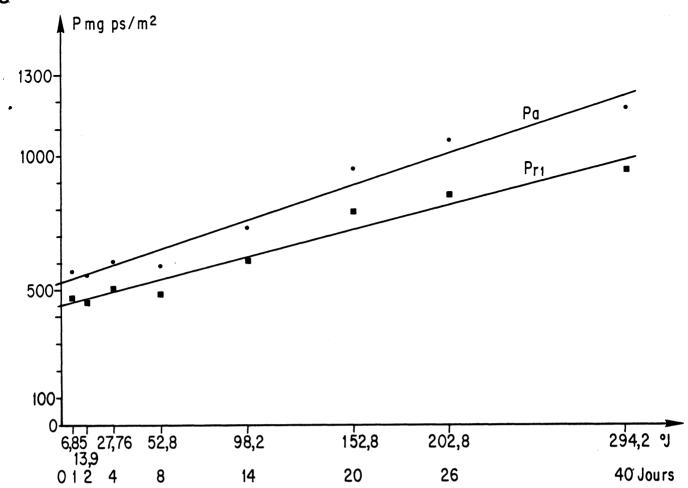


FIGURE nº 17: AJUSTEMENT DES VARIATIONS DE BIOMASSE DU COMPARTIMENT PLANTE AU COURS DE L'EXPERIENCE ET CALCUL DE LA CROISSANCE JOURNALIERE MOYENNE.

Pa = partie aérienne, Prl = partie racinaire comprise entre 0-20 cm

Jours (j)	0	1	2	4	8	14	20	26	40
° Jours	0	6,85	13,9	27,76	52,80	98,22	152,82	202,8	294,22
Pr ₁ g/m ²	-	468,072	453,564	498,28	482,552	609,808	781,676	841,528	932,364
Pr ₁ g/m ² ajusté	440,471	452,924	465,740	490,936	536,456	619,026	718,284	809,143	975,335
Pr ₁ % erreur relative	(% moy=4,58)	- 3,24	2,68	- 1,47	11,17	1,51	8,11	3,85	4,61
Pr ₁ croissance g/m ² /j		12,453	12,816	12,598	11,380	13,767	16,543	15,143	11,871
Pa g/m²	-	97,352	103,148	105,256	106,432	119,452	168,100	208,760	234,440
Pa g/m ² ajusté	88,535	92,040	95,648	102,740	115,555	138,798	166,739	192,316	239,100
Pa % erreur relative	(% moy=6,31)	- 5,45	- 7,25	- 2,35	8,57	16,20	- 0,81	- 7,80	1,99
Pa croissance g/m²/j		3,505	3,608	3,546	3,204	3,874	4,657	4,263	3,342
Pa + Pr ₁ g/m ²	-	565,424	556,712	603,536	588,984	729,260	949,776	1050,288	1166,80
Pa + Pr ₁ g/m ² ajusté	529,008	544,969	561,392	593,681	652,015	757,826	885,023	1001,458	1214,40
Pa + Prl erreur relative	(% moy=4,53)	- 3,64	0,84	- 1,63	10,7	3,92	- 6,82	- 4,65	4,08
Pa + Pr ₁ croissance g/m ² /j		15,961	16,423	16,145	14,584	17,635	21,120	19,406	13,309

TABLEAU nº 10 : CROISSANCE DU COMPARTIMENT PLANTE AU COURS DE L'EXPERIENCE

4.3.4) Compartiments plante

Nous présentons ensemble les compartiments racines (Pr1) et parties aériennes (Pa).

Croissance du tapis végétal

Nous pouvons déterminer la croissance du tapis végétal pendant les 40 jours d'expérience. Les résultats, présentés dans le tableau n° 10, montrent une assez forte hétérogénéité entre les cubes. Ne possédant pas de renseignements sur les biomasses végétales initiales de ces parcelles, ces variations peuvent refléter, à la différence du compartiment lombricien, des hétérogénéités initiales du milieu.

Pour estimer la croissance, nous ajustons alors les biomasses à une loi linéaire (y = ax + b) où x est exprimé en degrés-jour (^{o}j) : somme des températures moyennes journalières. Ce type d'ajustement tend d'ailleurs à se généraliser (Yu et al., 1975). Les résultats de cet ajustement sont exposés dans le tableau n^{o} 10 et illustrés par la figure n^{o} 17.

Les équations des droites sont les suivantes :

Parties aériennes

$$y = 0.512x + 88.535$$
 SCE = 842

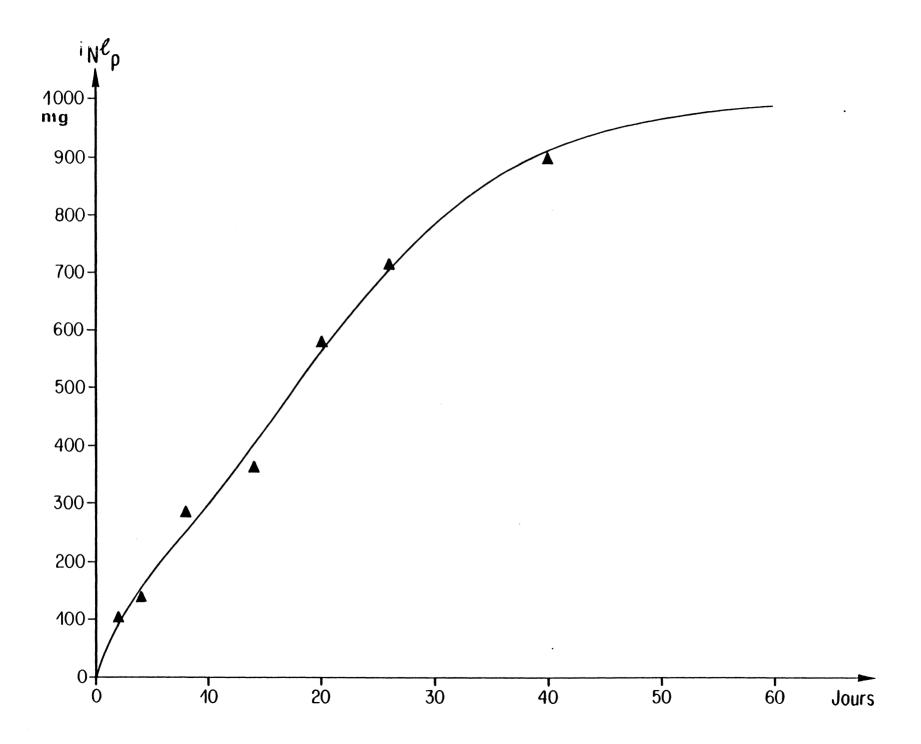
Parties racinaires

$$y = 1.818x + 440.472$$
 SCE = 10334

Ensemble du compartiment végétal (Pa + Pr1)

$$y = 2,330x + 529,007$$
 SCE = 14140

Les augmentations de biomasse observées dans cette expérience (Pa moyen = 3.7 g/j/m², Pr1 moyen = 13 g/j/m²) sont à rapprocher de celles mesurées par Coupland (1974) au printemps dans la prairie de Matador (Canada). Cet auteur trouve des croissances moyennes de l'ordre de 20 g/m²/j pour les racines de l'horizon 0-20 cm et environ de 3 g/m²/j pour les parties aériennes.



Composition azotée

La composition en azote total des compartiments plante est donnée dans le tableau n° 8 (page 83). Malgré l'hétérogénéité initiale probable de la biomasse végétale des parcelles de relâché, nous constatons une croissance régulière des végétaux, traduite par une augmentation constante de la masse d'azote.

Nous avons étudié l'incorporation globale de l'azote initial dans les compartiments observés: Pa et Prl, puis dans les compartiments extrapolés: Pr2, Pr3, Pr4 (cf. 4.2.1: délimitation des compartiments). Dans le tableau n°9 (page 85), les résultats sont ramenés à 1 g d'azote lombricien initial. Pour l'ajustement de ces valeurs, nous avons testé de nombreuses formules d'équations, décrites dans l'annexe n° 8. En définitive, après avoir éliminé diverses hypothèses, l'ajustement retenu reflète 2 phénomènes:

- une loi logistique (Verhuslt, 1838), traduisant l'épuisement progressif d'une ressource limitée par une population aux effectifs croissants. Cette loi tient compte du fait que l'absorption d'azote lombricien par la plante ne peut pas dépasser la valeur seuil de 1000 mg (total de l'azote initial : iNL).
- Toutefois, au début de l'expérience, nous observons une absorption de l'azote lombricien beaucoup plus rapide qu'une simple loi logistique permettrait de le prévoir. Un autre phénomène se superpose au premier.

La loi retenue exprimant l'incorporation d'azote initial (avec un ajustement en degrès-jours) comporte deux parties :

- une loi exponentielle
- une loi logistique

Pour l'ensemble du compartiment plante elle est la suivante :

$$y = e^{b} - e^{ax + b} + \left(\frac{1000 - e^{b}}{e^{c}}\right) \left(\frac{1 + e^{c}}{1 + e^{c - dx}} - 1\right)$$

avec a = -4,50180101b = +4,273266

c = +1,0680726

d = + 0,01131899

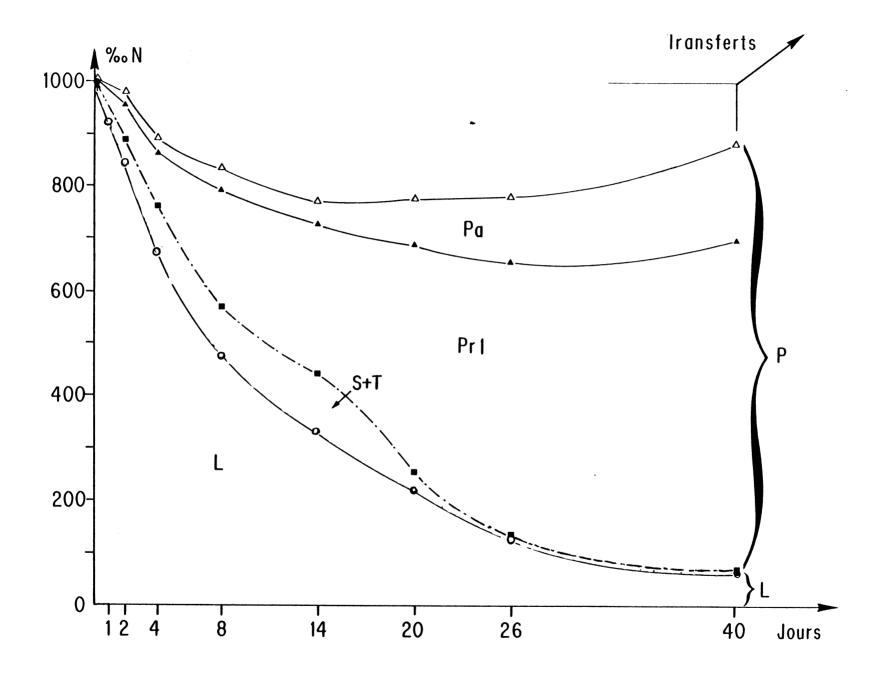


FIGURE nº 19: COURBES CUMULEES DE LA DISTRIBUTION DE L'AZOTE INITIAL (ÎNL) (1 g/m²) AU COURS DES 40 JOURS D'EXPERIENCE DANS LES COMPARTIMENTS REELLEMENT OBSERVES. Cette courbe traduit clairement le passage de l'azote des lombriciens vers le compartiment plante.

L'erreur moyenne entre les points expérimentaux et les points ajustés est de 6,7 % ; ces erreurs varient de 0 à 18 %.

Cet ajustement est présenté à la figure nº 18 (page 91).

Nous voyons que, dans les conditions de l'expérience, l'azote initial, après un départ rapide du compartiment lombricien, passe transitoirement dans le sol pour finalement s'accumuler dans le compartiment plante.

4.3.5) Le compartiment conventionnel : CTLP

La figure nº 19, représentant la répartition cumulée de l'azote initial (iNL) dans les différents compartiments étudiés, montre qu'une partie de cet azote initial n'est pas retrouvée dans le système. Pourtant, à partir du 14ème jour, nous observons une réapparition d'une partie non négligeable de l'azote lombricien préalablement disparu.

La figure n° 20 (page 95), tenant compte de l'extrapolation aux biomasses racinaires profondes (Pr2 + Pr3 + Pr4), ne modifie pas cette constatation; mais indique que la totalité de l'azote initial tend à être retrouvée (à 4 % près) au 40ème jour et que cette réapparition n'est probablement pas achevée. Nous supposons que si l'expérience avait duré quelques jours de plus, le rendement du transfert de l'azote des lombriciens aux plantes, déjà excellent, serait amélioré et tendrait vers 100.

On ne peut pas totalement exclure les pertes par lessivage, dénitrification, ... Toutefois, l'allure des courbes montre que l'hypothèse d'une quasi non-perte de l'azote est la plus vraisemblable ; c'est celle-ci que nous retiendrons pour les simulations (cf. 4.4.3).

En conséquence, l'azote lombricien plus présent dans les animaux et pas encore observé dans les plantes, fait partie d'un compartiment très imparfaitement représenté par le compartiment sol : S. Nous avons défini (cf. 4.2.1) un compartiment de Transfert Lombricien-Plante : CTLP, calculé à chaque date, par la différence entre :

CTLP = 1000 mg -
$$({}^{i}N_{1}^{l} + {}^{i}N_{Pa} + {}^{i}N_{Pr1+2+3+4})$$

Les quantités d'azote initial transitant par le CTLP sont indiquées dans le tableau nº 9 de la page 85.

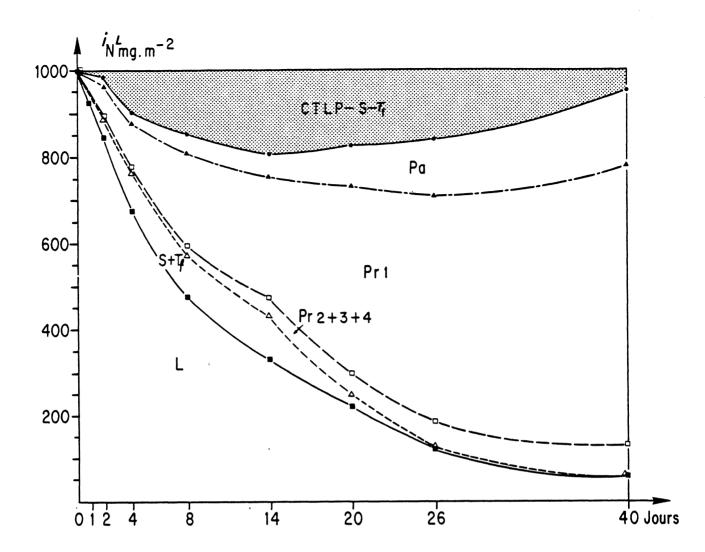


FIGURE nº 20: COURBES CUMULEES DE LA DISTRIBUTION DE L'AZOTE INITIAL (INL) (1 g/m²) AU COURS DES 40 JOURS D'EXPERIENCE DANS LES COMPARTIMENTS OBSERVES ET EXTRAPOLES AUX RACINES PROFONDES.

L = lombricien, S + Tf = sol + turricules frais, Pa = partie aérienne des végétaux, Pr_1 = partie racinaire comprise entre 0-25 cm, Pr_{2+3+4} = parties racinaires comprises entre 25-100 cm, CTLP - S + Tf = compartiment de Transfert-Lombricien-Plante, moins le sol et les turricules.

IV. IV - CINETIQUE DES TRANSFERTS

Pour étudier les transferts de l'azote lombricien vers les plantes, nous retenons fondamentalement 3 compartiments (figure n° 21):

- le compartiment lombricien
- le compartiment de transfert (CTLP)
- le compartiment plante

et 2 transferts:

- L-CTLP
- CTLP-P

Notre raisonnement est fondé sur les constatations suivantes :

- Les ajustements des débits d'émanation, mesurés au laboratoire (température constante) et dans la nature, se sont effectués de façon sensiblement identique (cf. 3.5).
- Au cours de l'expérience dans la prairie, les conditions pédoclimatiques (thermiques et hydriques) ont peu varié (voir tableau nº4, page 63).

4.4.1) Etude du transfert lombricien ---> CTLP

Précédemment, nous avons calculé (cf. 3.4) la quantité d'azote total émané par les lombriciens ($^dN^L$). Celle-ci est de 105 mg N/g/m²/jour. La dérivée de la courbe illustrant la perte de l'azote 15 initialement contenu dans le compartiment lombricien nous fournit le débit d'azote initial quittant ce compartiment ($^iN^L$) à chaque instant. Chaque jour, la différence de la valeur de la dérivée par rapport à 105 mg permet de calculer l'azote lombricien renouvelé ($^rN^L$). Cet azote renouvelé puise son origine dans l'assimilation.

$$dNL = iNL + rNL$$

La figure nº 22 illustre la cinétique de départ du compartiment lombricien de l'azote renouvelé et initial. Les résultats sont extrapolés à 60 jours afin d'arriver à l'élimination quasi totale (pas tout à fait, car loi exponentielle) de l'azote initial dans le compartiment lombricien.

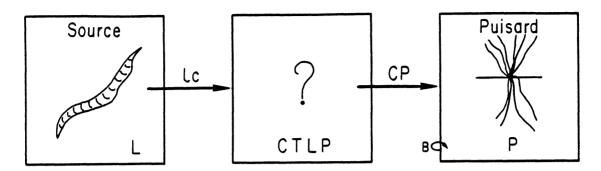


FIGURE nº 21: CYCLE DE L'AZOTE : COMPARTIMENTS ET TRANSFERTS SUCCEDANT A L'ACTIVITE METABOLIQUE LOMBRICIENNE.

compartiments: L = lombriciens, CTLP = compartiment de Transfert
Lombricien-Plante, P = Plante
transferts: LC = des Compartiment de Transfert
transferts: LC = des Compartiment de Transfert

reprises éventuelle de l'azote par les racines des plantes (non

perçue par notre méthode).

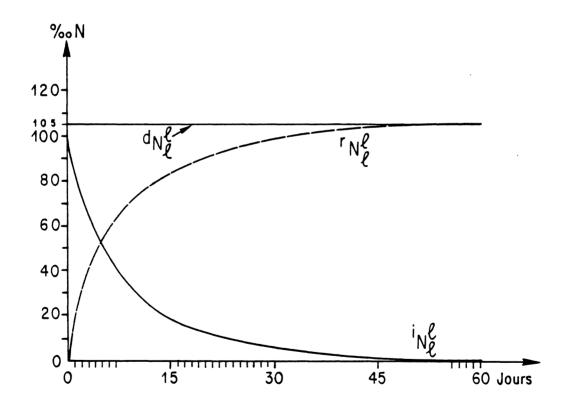
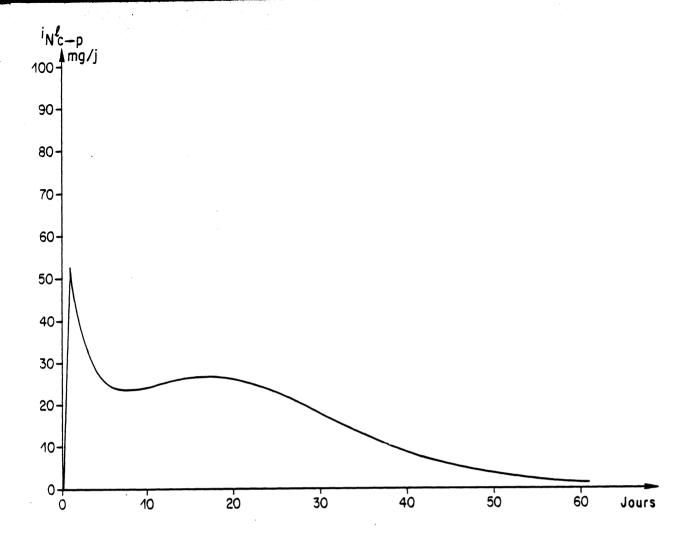


FIGURE nº 22: CINETIQUE DE L'AZOTE INITIAL (iNL) (ligne continue) ET DE L'AZOTE RENOUVELE (rNL) (tirets), émanés pour un débi global constant de 105 mg dNL/g N/jour/m². Simulation effectuée pour un renouvellement quasi total de l'azote dans le lombriciens à j = 60 jours.



E nº 23: ABSORPTION DE L'AZOTE INITIAL (INCTLP⊕P) PAR LES PLANTES, OBTENUE PAR SIMULATION SUR 60 JOURS.

4.4.2) Etude du transfert CTLP_____Plante

Lors de l'étude dynamique, nous avons observé l'incorporation de l'azote lombricien dans le compartiment plante (iN_{P}^{L}).

Cette incorporation (cf. 4.3.5) a été traduite à partir de la loi :

$$y = e^{b} - e^{ax+b} + \left(\frac{1000 - e^{b}}{e^{c}}\right) \left(\frac{1 + e^{c}}{1 + e^{c-dx}} - 1\right)$$
 (n)

a = -4,5018001

b = +4,273266

c = + 1,0680726

d = + 0,01131899

La figure n° 23 visualise le débit d'assimilation végétale de l'azote initial extrapolé sur 60 jours. Ce débit a été calculé à partir de la dérivée de l'équation (n), indiquée ci-dessus.

La figure montre que :

- Dans les tous premiers jours (1,2 jours), l'absorption de l'azote lombricien par les plantes est probablement exagérée. Sans dissimuler l'exacerbation liée à la loi mathématique, ce phénomène traduit ce que nous interprétons comme un "artéfact" dû à l'introduction des animaux. Ceux-ci ont probablement d'abord circulé au niveau de la masse racinaire et par conséquent la vitesse de passage de l'azote des lombriciens au CTLP, puis à la plante, a été exacerbée. D'une façon générale, ce point est le seul artéfact que nous ayons pu déceler. Il nous gènera lors des simulations (cf. 4.4.3), mais il constitue une précieuse indication sur la vitesse de transfert de l'azote des lombriciens aux plantes. Nous reviendrons sur ce phénomène (cf. 4.4.4).
- Nous constatons, après cette exacerbation, une assimilation importante de l'azote initial (iNp), puis une lente diminution liée à la raréfaction de cet élément dans le milieu. Les résultats expérimentaux ne nous permettent pas d'étudier directement l'assimilation de l'azote renouvelé (rNp), pourtant émané par les lombriciens tout au long de l'expérience et qui doit suivre les mêmes voies et processus pour atteindre la plante. Pour étudier l'incorporation dans le compartiment plante de l'azote renouvelé, nous procédons à des simulations.

4.4.3) Simulations des transferts (rapides et lents) lombriciens -CTLP plantes

Pour approfondir la forme et la nature des transferts (azote initial, azote renouvelé, azote débité) reliant les lombriciens aux plantes, nous procédons à plusieurs simulations des phénomènes en cause. Elles prennent appui sur les faits expérimentaux et sur les interprétations que nous avons déjà formulées. Afin d'obtenir l'approche la plus parfaite possible, nous conduisons 4 simulations, tenant compte à chaque fois des imperfections dégagées par les précédentes. Nous décrivons brièvement les 2 premières simulations, en exposant leur imprécision; puis nous exposons en détail les 2 dernières (les meilleures) avec des résultats qui en découlent. Elles nous permettent, entre-autre, d'estimer la masse d'azote représentant le CTLP, alors que nous ne connaissons que sa partie marquée.

4.4.3.1) Bases des simulations

- Nous disposons d'observations nettement fiables concernant :
- l'azote initial (${}^{i}N^{L}$) libéré chaque jour par les lombriciens ; c'est la dérivée, à chaque date, de la courbe : $y = e^{-0.218x} + 5.571 + e^{-0.0064x} + 6.613$
- Le débit d'émanation; $dN^L = 105,033$ (cf. 3.4)
- La composition en azote initial du compartiment plante ${}^{i}N_{p}$ (cf. 3.5):

$$y = e^{b} - e^{ax+b} + \left(\frac{1000 - e^{b}}{e^{c}}\right) \left(\frac{1 + e^{c}}{1 + e^{c-dx}} - 1\right)$$

- L'assimilation d'azote lombricien par les plantes (iNp) à chaque jour : c'est la dérivée de la courbe précédente (cf. 4.4.2)
- . Sans trop nous écarter de ces données, nous pouvons adopter les simplifications suivantes :
- Pendant les 40 jours d'expérience, l'activité des lombriciens n'a pas changé; c'est-à-dire que le débit d'émanation soit resté constant.

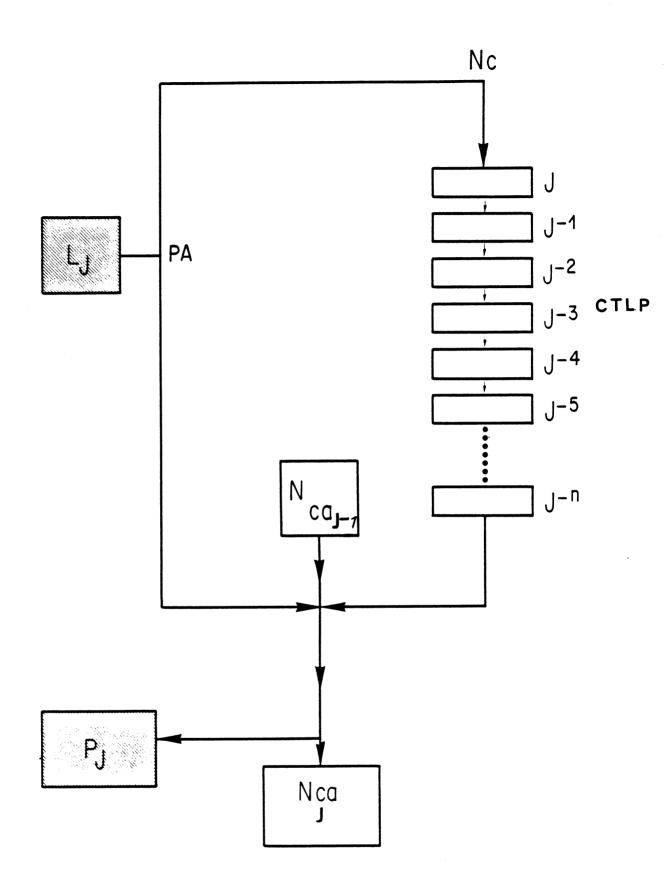


FIGURE nº 24: SIMULATION Nº I

L'azote issu des lombriciens au jour j (Lj) se partage (PA) pour être stocké dans le CTLP (Nc), ou être proposé directement à la plante qui l'assimile (Pj) ou le refuse (Ncaj). Cet azote refusé est stocké jusqu'au jour suivant où il est reproposé à la plante. Tous les jours, la plante dispose pour assimilation de la fraction fournie par Lj, de la fraction (Nc) ayant incubé pendant nj dans le CTLP et du stock restant disponible de la veille (Ncaj-1).

- Il est clair que l'expérimentation au terrain n'a pas permis d'atteindre une totale assimilation de l'azote lombricien par le compartiment plante.

Nous supposons alors que si l'expérience avait duré plus longtemps, l'assimilation aurait été quasi totale. Nous avons alors opté pour une période de 60 jours. A ce stade, les lombriciens ne libèrent pratiquement plus que de l'azote renouvelé (rNL), c'est-à-dire que nous sommes en situation d'étude du débit d'azote naturel non marqué. Il est clair pourtant que les phénomènes étant contrôlés par des lois exponentielles, cette prolongation est insuffisante; mais au-delà, plus aucune information supplémentaire ne peut être fournie.

4.4.3.2) lère simulation

L'ensemble de nos résultats montre que le modèle de transfert lombricien — plante est en définitive relativement simple puisqu'il comporte 3 compartiments (figure n° 21, page 97):

- un compartiment source : les lombriciens et leur endentère (L + E) ;
- un compartiment de passage (aussi bref soit-il) que nous avons appelé CTLP, de nature à la fois minérale et microbienne;
- un compartiment puisard : la plante P.

Nous pouvons retenir le modèle suivant :

C'est en quelque sorte le modèle "Source au Puisard" : Source to Sink (Wareing et Patrick, 1975).

Cette première simulation s'effectue à partir d'un modèle discret (discontinu), où les valeurs alimentant le modèle se calculent à chaque jour et génèrent les bases du jour suivant.

Nous considérons que l'azote initial (iNL), quittant le compartiment lombricien, est assimilable par la plante. Celle-ci, suivant une proportion l'assimile ou le "refuse". L'azote refusé est alors reproposé le lendemain à la plante. Une autre fraction d'azote est, pour des raisons diverses (adsorption, incorporation microbienne, éloignement du système racinaire) indisponible pendant un délai moyen de n jours. Elle réside dans le compartiment CTLP et sera disponible après ces n jours (par exemple : minéralisation, désabsorption, migration, ...).

Chaque jour, la plante reçoit donc trois sources d'azote :

- l'azote assimilable directement issu des lombriciens,
- l'azote "refusé" de la veille,
- l'azote libéré après un temps "d'incubation" dans le CTLP.

Le modèle est illustré par la figure nº 24.

Son contrôle s'effectue à partir du compartiment CTLP et de la satisfaction des besoins de la plante en surveillant N_{Ca} , c'est-à-dire le bilan entre l'azote assimilable proposé à la plante et l'azote effectivement assimilé (observé au terrain).

Ce modèle nous conduit à un ajustement excellent du compartiment CTLP, mais entraîne un décalage (oscillant, en plus ou en moins, autour de 50 %) entre les quantités d'azote assimilable et l'assimilation effective. Cet inconvénient provient du caractère extrêmement grossier du modèle. Au début de la simulation, il ne fournit aux plantes que de l'azote provenant directement des lombriciens, puis brutalement après un délai de n jours, une partie importante de l'azote initial stocké dans le CTLP. L'ajustement s'est effectué en jouant sur la proportion d'azote considérée comme directement assimilable (PA) et celle devant incuber ainsi que sur le nombre de jours d'incubation (n).

4.4.3.3) 2ème simulation

Cette deuxième simulation s'efforce d'améliorer la précédente. Elle s'effectue toujours à partir d'un modèle discret, d'un pas de temps de un jour.

Elle est alimentée, comme précédemment, par les données journalières : iNL, rNL, iNp. Nous admettons que chaque jour, une fraction d'azote est directement passée des lombriciens aux plantes. Cette fraction est proportionnelle à l'azote émané multipliée par un coefficient PA (partie assimilée) variant de 1 à 0.

L'azote non assimilé, quant à lui, est accumulé dans le CTLP. Il subit une série de modifications, qui **in fine** libère une proportion d'azote assimilable qui est à son tour assimilée ou "refusée" par les plantes.

La proportion PB (partie refusée du CTLP) varie de 0 à 1 et est restockée dans le CTLP.

La qualité de simulation est appréciée par les rapports :

Cette simulation, effectuée sur 60 jours, ne nous permet pas l'obtention de façon satisfaisante d'une image du compartiment CTLP. Il n'est, au début de la simulation, rempli que par de l'azote initial provenant des lombriciens introduits. En réalité dans la nature, il aurait disposé d'un stock d'azote lombricien antérieur à l'expérience. Pour tenir compte de cette source d'azote, nous conduisons une 3ème simulation.

4.4.3.4) 3ème simulation

Dans la $3^{\text{ème}}$ simulation, nous abordons une approche plus précise qui vise, moyennant d'autres hypothèses, à introduire dès le départ dans le compartiment CTLP, une quantité d'azote (A) préalablement émanée par les lombriciens. Pour des raisons de logiciel, nous n'avons pas pu faire intervenir cet azote initial dès j=0, mais à j=1.

La figure n° 25 représente le modèle discret utilisé. Il est subdivisé en 2 sous-modèles : l'un pour l'azote initial (${}^{i}N^{L}$), l'autre pour l'azote renouvelé (${}^{r}N^{L}$).

Nous considérons que la plante assimile indistinctement l'azote initial et l'azote renouvelé. Les compartiments ${}^iN_{CTLP}^L$, ${}^iN_P^L$ et ${}^rN_L^L$ sont connus ; le compartiment rN_P est inconnu.

C'est lors de la mise à l'équilibre du modèle, que les débits D_1 (pour l'azote initial) et D_2 pour l'azote renouvelé permettent de calculer la proportion rN_P

$$^{r}N_{p} = {}^{i}N_{p} \times \frac{D_{2}}{D_{1}}$$

A partir des débits, le sous-modèle décrivant la cinétique de l'azote renouvelé est constamment calé sur le sous-modèle de l'azote initial. L'azote renouvelé augmente au cours de la simulation allant de j=0 à j=60, alors que l'azote

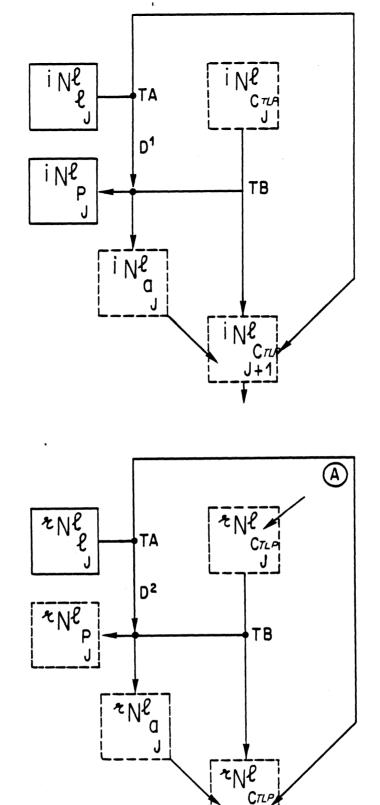


FIGURE nº 25: SIMULATION Nº III

Chaque jour, la plante reçoit une proportion de l'azote excrété sous forme assimilable par les lombriciens (TA) et une proportion (TB) d'azote lombricien provenant du CTLP (${}^{i}N_{CTLP}$, ${}^{r}N_{CTLP}$). L'excès ou le défaut éventuel de cette fourniture par rapport aux besoins de la plante, est comptabilisé dans N_a , puis additionné à N_{CTLP} pour le lendemain (j + 1). De même, la partie non "assimilable", produite par les lombriciens (1 - TA), est stockée pour le jour suivant dans le CTLP.

D₁ et D₂ sont les débits nécessaires au calcul (voir texte)

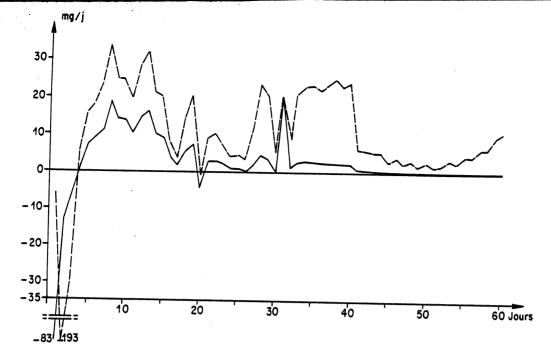


FIGURE nº 26: SIMULATION Nº3 - ECARTS PAR DEFAUT, OU PAR EXCES DE L'AZOTE INITIAL (trait plain) OU RENOUVELE (tiret)
FOURNI A LA PLANTE PAR RAPPORT A L'ASSIMILATION DE CELLE-CI

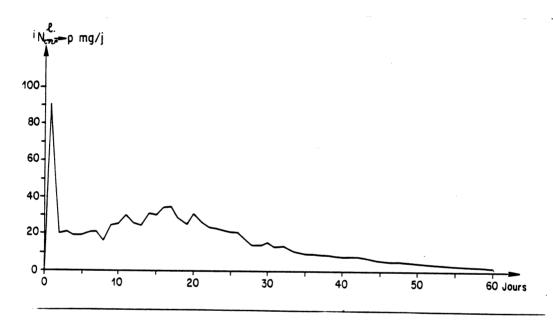


FIGURE nº 27: SIMULATION Nº3 - AZOTE INITIAL ASSIMILABLE PAR LA PLANTE; GUANTITES "FOURNIES" A LA PLANTE A CHAQUE JOUR.

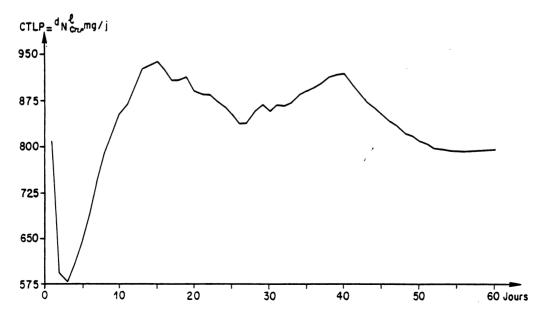
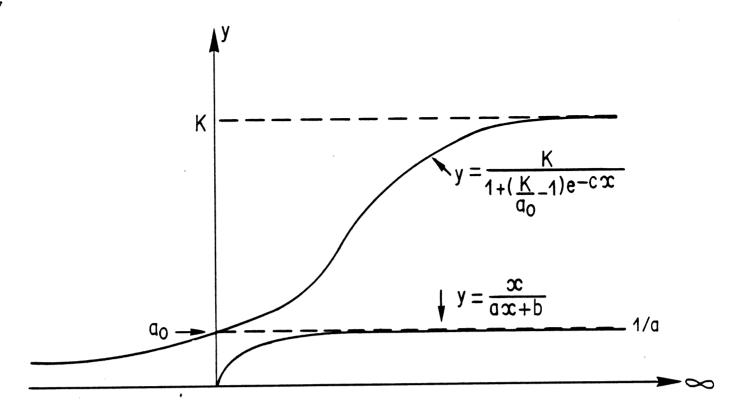


FIGURE nº 28: APPRECIATION DE LA TAILLE DU COMPARTIMENT CTLP A PARTIR DE LA SIMULATION III, SUR 60 JOURS.

Au début, la mise en équilibre du modèle entraîne une forte oscillation qui va ensuite en s'atténuant pour osciller autour de 830 mg N/jour (dNCTLP).



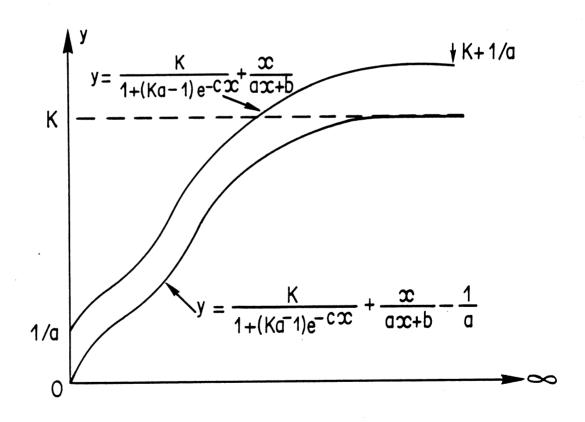


FIGURE nº 29: SIMULATION Nº4 - SCHEMA DE PRINCIPE DES TERMES UTILISES DANS L'EQUATION TRADUISANT L'ASSIMILATION D'AZOTE LOMBRICIEN PAR LES PLANTES

$$y = \frac{x}{ax + b} + \frac{K}{1 + (K - 1)e^{-CX}}$$

initial s'amenuise progressivement. A partir de ce modèle, nous arrivons à une stabilisation satisfaisante des débits par rapport aux besoins végétaux (stabilisation à + 10 % pour iNL et + 4 % pour rNL) (figure n° 26, p.106).

Les résultats suivants sont obtenus :

- La figure nº 27 représente le débit d'azote initial du CTLP vers la plante.
- La masse d'azote débitée par les lombriciens (dNL) et contenue dans le compartiment CTLP, oscille autour de 830 mg/j/m² (figure n° 28).
- Lors du premier jour, 7,5 % de l'azote total débité par les lombriciens est assimilé par la plante (TA = 0,075).
- Chaque jour, 13 % de l'azote débité par les lombriciens et contenu dans le CTLP (donc ayant plus d'1 jour), est assimilé par la plante (TB : azote indisponible = 0,87).

4.4.3.5) 4ème simulation

Cette dernière simulation s'appuie sur une démarche totalement différente. Elle a été entreprise afin d'affiner, dans la mesure du possible, la perception de la cinétique du passage de l'azote entre les lombriciens et les plantes, via le CTLP, en éliminant "l'artéfact" de mise en place des animaux.

- Préalablement à cette simulation, nous avons effectué un deuxième ajustement des données de l'azote initial assimilé par les plantes (${}^{i}N_{p}^{b}$) exprimé en fonction, non plus des degrés-jour, mais des jours (base moins physiologique, mais plus compatible avec les calculs des débits d'émanations fondés sur des jours). Ce second ajustement a conduit aux mêmes conclusions (cf. 4.3.5): un terme logistique, accompagné par un terme ajustant l'absorption initiale très rapide (dit "artéfact"). C'est une hyperbole qui dans ce cas, s'est avérée la meilleure fonction.

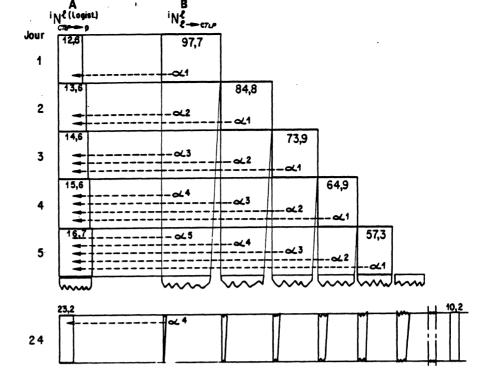


FIGURE nº 30: SCHEMATISATION DU MODELE UTILISE LORS DE LA SIMULATION Nº 4.

Les émanations journalières d'azote initial ($^{i}N_{CTLP}^{L}$) fournissent à la plante ($^{i}N_{CTLP}^{L}$) une proportion $<_{1}$ caractéristique du 1er jour, puis au fur et à meaure des jours des proportions $<_{2}$, $<_{3}$, ... jusqu'à épuisement du stock.

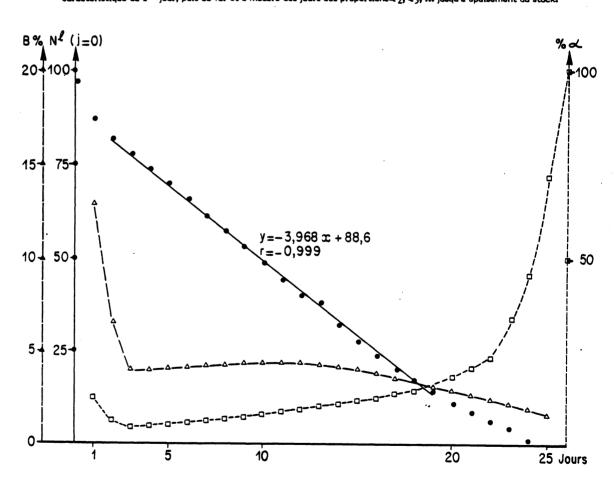


FIGURE nº 31: SIMULATION Nº4 - CINETIQUE DE L'ASSIMILATION PAR LA PLANTE DE L'AZOTE LOMBRICIEN LIBERE LE 1ER JOUR.

^{- (→}et ●) = stock d'azote initial restant disponible dans le compartiment CTLP (INCTLP). L'ajustement a été effectué, entre le 3ème et le 19ème jour, à partir de la droite y = 3,968x + 88,6. Le coefficient de corrélation est r = -0,999.
- (→ —et △) = % d'azote initial assimilé journellement par rapport à l'émanation initiale (8 %)
- (→ et □) = % d'azote initial assimilé par rapport à la fraction restant dans le sol (< %)

$$y = \frac{x}{ax + b} + \frac{K}{1 + \frac{(K - 1)e^{-cx}}{q_o}}$$

où K = 1000

Nous avons supposé q_0 (point de passage de la logistique seule) comme ajustée à - 1/a, car l'hyperbole tend à l'infini vers 1/a et la logistique vers K.

La courbe se décompose assez rapidement en élément tel que y=1/a, plus le terme logistique.

Pour la même raison, pour que y tende vers K (et non vers K+1/a), 1/a doit être soustrait à l'ensemble (figure n° 29).

$$y = \frac{x}{ax + b} + \frac{K}{1 + (Ka - 1)e^{-Cx}} - \frac{1}{a}$$

L'ajustement de l'assimilation de l'azote lombricien donne alors :

$$y = \frac{x}{0,00673x + 0,01628} + \frac{1000}{1 + (6,73 - 1)e^{-0,1027x}} - \frac{1}{0,00673}$$
 (équation m)
 $SCE = 3487,4$

- Pour assurer la simulation nº 4 nous nous sommes appuyés sur :

- A. Le débit d'émanation lombricien (cf. 3.4),
- B. Le débit d'assimilation calculé d'après l'équation (m),
- C. Le débit d'assimilation dépendant seulement du terme logistique de la fonction (m) (logist); le terme hyperbolique devient quasi constant après 14 jours.

Nous avons recherché, jour par jour, les propriétés du transfert en admettant que :

- la fonction hyperbolique représente un "artefact" (donc en n'en tenant pas compte pour établir les assimilations),
- les propriétés des excrétats azotés des lombriciens restent constantes quant à leur assimilabilité: c'est-à-dire que leur nature (ammoniaque, protéines, ...) ainsi que leur localisation vis-à-vis des autres agents biologiques (microorganismes, racines) ne varient proportionnellement pas.

Le premier jour de transfert permet de calculer A : assimilation "logistique", β : excrétion lombricienne, donc le rapport \mathfrak{C}_1 (\mathfrak{C}_1 = A/B) d'assimilation au premier jour d'émanation des éléments issus du CTLP, sans artefact (figure n° 30). Ce rapport \mathfrak{C}_1 est considéré ensuite comme une propriété constante pour tout nouvel excrétat. En fin de journée, il reste effectivement dans le sol un stock (B - A) disponible pour le lendemain.

Le deuxième jour, l'émanation lombricienne est attribuée suivant $\[\] 1$ à l'assimilation végétale à partir de la seule émanation lombricienne du jour, ce qui est insuffisant. La différence, entre cette attribution et l'assimilation effective, est considérée comme provenant du stock de la veille (B - A) qui en est amputé. Cette différence permet le calcul, pour l'azote émané par les lombriciens le premier jour, d'un rapport $\[\] 2$ d'assimilabilité au deuxième jour. Le 3ème jour, puis les jours suivants, un raisonnement analogue est tenu. Ainsi peu à peu, le stock émané le premier jour $\[\] NCTLP \rightarrow P \[\] p = 1$ s'épuise selon des coefficients $\[\] p$, calculés jour après jour, en tenant compte des assimilations "logistiques" $\[\] NCTLP \longrightarrow P(logist)$. Ce stock s'amenuise pour s'annuler pratiquement au 25ème jour.

Cette 4ème simulation permet de tirer les conclusions suivantes :

Le temps moyen de passage de l'azote des lombriciens aux plantes est de 9,6 jours pour 50 % de l'azote initial où 25 % sont assimilés en trois jours et demi. Les 3 premiers jours présentent un rythme d'assimilation élevé, puis la disparition du stock d'azote initial est quasi linéaire, à un rythme voisin de 4 mg/jour (figure n° 31), avant de se ralentir semble-t-il en phase finale.

Il est donc remarquable de noter, qu'après élimination de "l'artefact" de mise en place des animaux, nous constatons au moins 2 cinétiques différentes du passage de l'azote lombricien dans le CTLP pour aller aux plantes :

- une cinétique que nous qualifions de rapide, dominante dans les 3 premiers jours
- une cinétique que nous appelons lente, relativement régulière, qui seule reste en cause dans environ les 20 jours suivants.

Ce constat recoupe la modélisation antérieure qui n'avait pas éliminé "l'artefact" de mise en place.

Nous interpréterons ces 2 cinétiques (rapides et lentes) dans le paragraphe suivant (cf. 4.4.4).

4.4.4) Essai d'interprétation des processus physiologiques et microbiologiques associés aux transferts.

Avant la mise au point de notre technique de marquage, nous avions présent à l'esprit, une foule d'hypothèses sur le devenir de l'azote après excrétion lombricienne; au point que notre recherche n'a été conçue, initialement, que comme une exploration dans ce domaine.

A notre surprise, certains faits relatifs à ce devenir se sont dégagés clairement:

- Dans les conditions ayant prévalu à Cîteaux (printemps humide, température relativement basse, début de croissance végétale), la presque totalité de l'azote lombricien a été retrouvée dans le compartiment plante au bout de 40 jours d'études. Nous pensons que le rendement du transfert lombricien-plante est très proche de 100 %, bien que notre expérience ait été un peu trop brève pour en avoir l'absolue certitude.
- L'étude des cinétiques, quelque soit leur degré d'imperfection, nous a montré 2 catégories de transferts que nous avons qualifiées de rapides et lents.
- En définitive, l'azote libéré par les lombriciens s'est comporté comme une véritable sonde, pénétrant un milieu non perturbé depuis fort longtemps (au moins depuis 1840) et permettant d'établir un lien direct entre animal-plante dans le cycle de l'azote.

Nous nous sommes alors efforcés de dégager un maximum d'informations, à partir des transferts lombriciens-plantes, pour essayer de comprendre les phénomènes microbiologiques et physiologiques associés à ces transferts.

Base de l'interprétation

- Nous savons que les lombriciens libèrent dans le milieu de l'azote sous forme ammoniacale, soit par excrétion directe (Needham, 1957), soit après transformation de l'urée par de nombreux germes commensaux (Jacquin, 1983) ou par les uréases libres du sol, enzymes extrêmement répandus dans ce milieu (Dommergues et Mangenot, 1972).
- L'absorption d'azote par les végétaux chlorophylliens se fait essentiellement par deux voies : à partir de nitrates ou à partir de l'ammoniaque. Bien que l'absorption de l'ammoniaque ne soit plus maintenant mise en doute, il n'en demeure pas moins qu'elle soit fréquemment considérée comme quantitativement faible par rapport aux nitrates. Elle présente même, lors de concentrations élevées, un risque de toxicité et malgré son avantage énergétique apparent, elle

présente un inconvénient majeur dans la plupart des milieux naturels : elle ne permet d'assurer la turgescence cellulaire que par l'accumulation dans les vacuoles des molécules organiques détournées de leur utilisation pour la synthèse de molécules biologiques (Callot et al., 1982).

De plus, dans les conditions naturelles le passage de NH_4^+ à NO_3^- est très rapide (Bardin, com. pers.).

Dans un remarquable travail analytique, portant sur l'absorption racinaire de 2 poacées prairiales (Lolium perenne L. et Lolium multiflorum Lam.), Clarkson et Warner (1979) ont étudié, à partir de solutions nutritives, la sélectivité de l'assimilation de NH4+ et de NO3- en fonction de différentes conditions de températures, de pH, de concentrations. Ces auteurs ont notamment pris la précaution de placer le système racinaire à une température différente des parties aériennes. Cette étude physiologique nous donne alors probablement des informations qualitatives assez fiables sur les processus qui pourraient intervenir chez les Poacées prairiales. Ces auteurs résument leurs résultats par : "Root temperatures below 14° C, the absortion of ¹⁵N from NH4+ greatly exceeded that from NO3- by tillers of Lolium multiflorum and Lolium perenne under conditions of pH, external concentration plant N status and pretreatment temperature were varied".

Interprétation des transferts rapides et lents

Les différentes simulations (avec ou sans élimination de "l'artefact" liées à l'introduction des animaux) ont, en tout état de cause, dégagé un transfert rapide et un transfert lent de l'azote des lombriciens aux plantes. Nous parvenons aux interprétations suivantes :

- transfert rapide.

Les lombriciens excrétent de l'ammoniaque, ou des formes quasi ammoniacales, qui sont très rapidement assimilées et allouées aux divers organes de la plante. Ce transfert est dominant dans les 3 premiers jours qui suivent l'excrétion; il est facilité par la corrélation spatiale qui existe entre galeries et feutrage racinaire. Les zones actives des racines envahissent souvent les galeries des lombriciens et celà particulièrement au printemps (Saussey, comm. pers.). Ce transfert porte vraisemblablement sur de l'ammoniaque réduit en nitrate, mais peut être aussi directement sur de l'ammoniaque.

- Transfert lent.

Nous savons depuis longtemps que, outre des formes d'azote dégradé (ammoniaque, urée, acide urique, ...), les lombriciens excrétent des mucus. Selon les auteurs, ces mucus sont tantôt qualifiés de protéines, tantôt de polysaccharides. En fait l'étude de Krishnan et Sundara-Rajulu (1969), sur une forme tropicale Lampito mauritii (Kinb., 1867), montre que les lombriciens disposent de plusieurs types de cellules excrétrices produisant simultanément des protéines et des mucopolysaccharides. En tout état de cause, il s'agit d'une excrétion d'azote organique pouvant constituer un substrat pour la microflore et devant être minéralisée avant l'assimilation végétale. Cette fraction organique a souvent été négligée par les différents auteurs s'intéressant à l'excrétion azotée des lombriciens (Needham, 1957). Mais à partir d'expériences physiologiques, Duweini et Ghabbour (1971), ont montré que cette fraction pouvait être quantitativement importante.

Nous avons constaté que l'émanation azotée, par la voie des fécès, qu'elle soit organique ou non, est limitée (cf. 4.3.3). Ceci revient à dire que l'émanation d'azote se fait pour l'essentiel, par voie cutanée ou néphridienne. Dans ces conditions, les excrétions cutanées pourraient correspondrent à la cinétique lente dégagée lors des simulations.

De fait, nous constatons que dans la drilosphère, des germes du cycle de l'azote sont particulièrement abondants (Rouelle, 1977). Cet auteur a constaté que 10 à 40 % des germes protéolytiques du sol se concentrent dans le 1 % du volume attribué par échantillonnage sélectif à la drilosphère. Les études cinétiques montrent effectivement une dégradation régulière d'un substrat qui peu à peu est minéralisé et assimilé par la plante. Il est difficile d'attribuer avec certitude la totalité de cette assimilation à des dégradats de mucopolysaccharides et de protéines, car toute une série de processus lents peuvent intervenir (ex : désabsorption d'azote ammoniacal). Nous pouvons même évoquer la possibilité que des formes d'azote lombricien, initialement minéralisées ou quasi minéralisées (ammoniaque, urée), soient réorganisées par des microorganismes avant d'être, après une seconde minéralisation, assimilées par les plantes.

Il est très probable que les transferts lents soient alors liés à une activité mucolytique de la microflore appartenant à la drilosphère-rhizosphère.

Associée à cette activité microbienne, nous possédons quelques informations sur l'activité enzymatique au niveau des galeries. Kiss, (1957) a observé une invertase dans les galeries de **Lumbricus terrestris** (comprendre en fait, ver de terre); la présence de cette enzyme pouvant être liée à l'excrétion de mucopolysaccharides. Loquet (1978) a également montré l'importance des

processus enzymatiques dans la drilosphère de N. longus et Nicodrilus nocturnus (Evans, 1946) à Cîteaux. Les résultats obtenus par cet auteur indiquent aussi de grandes variations saisonnières, mais l'interprétation reste délicate : il existe un décalage entre les activités enzymatiques et les causes ayant entraîné ces activités (maximum d'"activité" enzymatique en juin, alors que les lombriciens sont en diapause).

En conclusion, à côté du processus rapide, nous pouvons dégager un mécanisme lent de transfert de l'azote des lombriciens aux plantes. Ce transfert lent, lié probablement à l'excrétion de molécules à bas C/N (mucoprotéines et polysaccharides), servirait de substrat à une microflore et serait progressivement minéralisé. L'étroite relation spatiale des lombriciens, des racines, des germes de la drilosphère et de la rhizosphère associés à des enzymes libres, favoriserait ce deuxième mécanisme. Cette interprétation n'exclue pas, de façon générale, d'autres processus qui dans le cas de notre expérience, semblent avoir joué un rôle secondaire, mais qui pourraient être plus déterminants dans d'autres situations.

CINQUIEME PARTIE:

DISCUSSION SUR L'IMPORTANCE DES PROCESSUS EN CAUSE

V. I - INTRODUCTION

Dans les chapitres précédents, nous avons focalisé notre attention sur le calcul des débits d'émanation et sur les transferts d'azote des lombriciens aux plantes.

Nous n'avons pas encore dégagé l'importance des phénomènes en cause par rapport, non plus à l'animal, mais à l'écosystème étudié : la prairie permanente.

C'est le but de cette 5ème partie.

Pour cela, nous connaissons:

- les débits d'émanation mesurés sur N. longus longus (Ude, 1860); (cf. 3.4).
- la croissance du compartiment plante et l'assimilation d'azote pendant les 40 jours d'expérience (cf. 4.3.5).

D'autre part, la prairie de Cîteaux a fait l'objet, durant les années 1966-1969, d'études intensives ayant dégagé la structure du peuplement lombricien (espèces et stades de développement). Cette structure évolue relativement peu en fonction des saisons et des années (Bouché, 1975b).

ESPECE	BIOMASSE du 13/4 au 22/5 g (mph)/m ²	DEBIT (mg/jour/m ²)	Satisfaction des assimilations végétales par jour (%)
Nicodrilus longus	47,82	70,3	25,8
Nicodrilus nocturnus	17,88	26,3	9,6
Nicodrilus anéciques juvéniles	46,53	68,4	25,0
SOMME ANECIQUES	112,23	165,0	60,4
EPIGES			
Lumbricus castaneus	4,54	6,7	2,4
Allolobophora icterica (adultes + juvéniles)	26,05	38,3	14,0
Allolobophora rosea adultes	3,34	4,9	1,8
Nicodrilus caliginosus adultes	1,11	1,6	0,6
A. rosea et N. caliginousus juvéniles	5,67	8,3	3,0
ENDOGES TOTAUX	36,17	53,1	19,4
TOTAL LOMBRICIENS	152,94	224,8	82,2

V. II - EXTRAPOLATION DES DONNEES AUX PEUPLEMENTS LOMBRICIENS ET IMPORTANCE DES DEBITS D'AZOTE PAR RAPPORT AU COMPARTIMENT PLANTE.

Lors de l'expérience, conduite sur la prairie de Cîteaux pendant 40 jours, l'émanation azotée de **N. longus** a été estimée à 105 mg N/g N/jour (cf. 3.4).

Les lombriciens ayant une composition azotée quasi constante de 14 pour 1000 par rapport à leur masse fraîche, tube digestif vide (Bouché, 1967), le débit est donc de :

$$\frac{105 \times 14}{1000} = 1,47 \text{ soit environ 1,5 mg N/g mph/jour.}$$

Nous avons également observé pendant les 39 jours d'expérience, une assimilation d'azote totale par le compartiment plante de 10,6 g/m², soit une consommation moyenne journalière de : 272,2 mg/jour/m².

Nous présentons au tableau n° 11 la généralisation des résultats à l'ensemble de la population adulte de N. longus présente dans la prairie de Cîteaux (Bouché, 1975 b); puis l'extrapolation à l'ensemble de la catégorie des anéciques à laquelle appartient cette espèce ; et enfin l'extrapolation à l'ensemble du peuplement lombricien de Cîteaux.

Les extrapolations supposent que les débits d'émanation-excrétion des autres stades, autres espèces, soient comparables à celui de N. longus adulte. Nous les présentons dans un ordre où les risques d'erreurs sont croissants en raison de l'éloignement taxonomique et écologique des formes concernées. Il est toutefois difficile de préciser dans quel sens vont les erreurs (par défaut ou par excès ?). Il est généralement prouvé que l'activité métabolique est d'autant plus intense que l'on s'adresse à des formes de petites tailles (espèces différentes, ou juvéniles d'un même taxon). Or N. longus adulte est la forme la plus grosse présente dans la prairie de Cîteaux. Sans certitude, en raison d'autres processus (régulation génétique qui pourrait occulter cette loi générale), nous pensons pouvoir indiquer que l'erreur risque d'être commise par défaut. Dans le tableau nº 11, nous avons rapproché les quantités d'azote émanées par les divers composantes du peuplement lombricien de Cîteaux aux quantités assimilées par les plantes durant l'expérience, en supposant toujours que l'azote (vérifié pour N. longus) va à la plante en cette période printanière.

Nous constatons que, dans les conditions de l'expérience, le stade Nicodrilus longus adulte apporte à lui tout seul 25 % de l'azote assimilé par les plantes et que l'ensemble des anéciques excrète approximativement 60 % des assimilats végétaux.

L'ensemble du peuplement lombricien de Cîteaux fournit, probablement par défaut, 80 % de la nutrition azotée des plantes de la prairie.

Cette estimation ne retire rien au rôle classiquement imputé aux microorganismes. Nous savons en effet, que les étapes de la décomposition conduisant à la minéralisation de l'azote en vue de son incorporation par les plantes sont très nombreuses antérieurement à l'assimilation diqestive des lombriciens. Depuis longtemps, le brassage étroit organo-minéral effectué par les vers de terre a été souligné (Morren, 1829). Il s'agit de l'incorporation d'une litière végétale ayant préalablement subit une autolyse ou une attaque transit intestinal de ces matériaux n'implique microbienne. Le nécessairement leur assimilation, il s'agit très souvent d'un rajeunissement des colonies microbiennes et de la préparation de l'incubation microbienne ultérieure des fécès qui seront ensuite réingérées (Bouché et al., 1983).

En définitive, les lombriciens accélèrent l'enfouissement et la minéralisation de la litière, puis en assimilant des fractions azotées, constitue la pénultiène étape dans les transferts vers la plante ; la dernière extrêmement brève étant celle du CTLP.

ESPECE	BIOMASSE (tableau nº 9) g(mph)/m²	DEBIT à 8° C mg/jour/m ² `	DEBIT à 4,2° C mg/jour/m ²	Débit annuel Kg/ha/an
Nicodrilus longus	47,82	70,3	54,0	197,2
Nicodrilus nocturnus	17,88	26,3	20,2	73,8
Nicodrilus anéciques juvéniles	46,53	68,4	52,6	192,1
SOMME ANECIQUES	112,23	165,0	126,8	463,1
EPIGES				
Lumbricus castaneus	4,54	6,7	5,1	18,8
Allolobophora icterica (adultes + juvéniles)	26,05	38,3	29,5	107,6
Aliolobophora rosea adultes	3,34	4,9	3,8	13,8
Nicodrilus caliginosus adultes	1,11	1,6	1,3	4,6
A. rosea et N. caliginosus juvéniles	5,67	8,3	6,4	23,4
TOTAL LOMBRICIENS	152,94	224,8	175,9	631,3
				351,5

V. III - EXTRAPOLATION TEMPORELLE

Nous savons depuis peu, que l'activité de N. longus adulte est régulée d'abord par la photopériode, ensuite par la température et enfin par le pF des sols. Une étude de cette régulation d'activité in situ, à Cîteaux, est en cours. Malheureusement, au moment de la rédaction de cette thèse, les ajustements multiparamétriques ne sont pas encore achevés (Heidet et Bouché, en prép.). En choississant au cours de l'année, une période:

- où le pF et la photopériode ne sont pas des facteurs limitant,
- où l'activité des animaux correspond à l'activité moyenne annuelle, c'est-à-dire où l'indice d'activité (Mi) défini par Bouché (1982), soit égal à 1,

il est possible de connaître la température conditionnant l'activité pendant cette période (février). Celle-ci est de 4,2° C à -10 cm.

Dans ces conditions particulières d'observation, où seule la température est le facteur régulant l'activité des animaux, nous sommes en situation d'extrapoler le débit d'émanation de N. longus à l'ensemble de l'année.

Ce calcul d'extrapolation est, en l'état actuel de l'information disponible, le moyen le plus fiable d'arriver à une estimation annuelle, car il s'appuie sur un indice d'activité directement lu au terrain (Bouché, 1982) et sur des paramètres constatés in situ.

Nous avons retenu, en suivant Maldague (1970) un Q₁₀ de 2, compatible d'ailleurs avec nos observations (cf. 3.5) et un débit mesuré à 8° C de 70,3 mg/jour/m² pour les adultes de N. longus (cf. tableau n° 11).

Le débit journalier de N. longus à 4,2° C est alors de :

$$Log_2 = \frac{10}{8-4,2} \quad Log_{\frac{70,3}{2}}$$

$$D_1 = 54,0 \text{ mg N/jour/m}^2$$

soit un débit annuel de

$$54 \times 365 \times 10^4 = 197,10 \text{ Kg N/ha/an}$$

Dans le tableau n° 12, comme précedemment, le débit annuel est extrapolé aux peuplements lombriciens de Citeaux. Les extrapolations sont présentées avec un risque d'erreur croissant (cf. 5.2).

L'ensemble des anéciques apporterait à lui seul environ 450 kg d'azote/ha/an.

. Ce résultat est environ 10 fois supérieur à celui estimé par Satchell (1963), à partir des données de Needham (1957) qui minimisait l'importante production de mucus (animaux baignant dans l'eau et maintenus à des températures élevées). Selon ces bases, Satchell (1963) estimait l'excrétion à 3,3 q/m²/an pour une biomasse lombricienne 121,4 q (mph)/m², soit 33 kg/ha/an. En s'appuyant sur le rapport C/N des débits d'émanation = 4,45 (cf. 2.5.4), il nous est possible dans une première approche d'estimer les quantités de carbone utilisées à partir de l'assimilation par le métabolisme lombricien. Celles-ci seraient environ pour N. longus adulte de 879 kg/ha/an et pour l'ensemble des anéciques de 2 T/ha/an. Tenant compte des remarques faites ci-dessus et en attendant une mesure in situ, force est de constater que tant que nous n'avons pas de quantification écologique correcte de la production végétale (production végétale considérée ici au sens de la totalité des émanations de matières organiques), il est difficile de se faire une opinion sur la vraisemblance de ce résultat. N'oublions pourtant pas que d'une part, nous sommes en présence de la première biomasse animale de la prairie (biomasse d'un ordre de grandeur comparable à celle des microorganismes) et que d'autre part, la production primaire de la prairie n'est pas limitée au seuls spermaphytes, mais pourrait être importante également au niveau des algues.

SIXIEME PARTIE:

CONCLUSIONS GENERALES

"Le grand principe expérimental est donc le doute, le doute philosophique qui laisse à l'esprit sa liberté et son initiative, et dont dérivent les qualités les plus précieuses pour un investigateur en physiologie et en médecine".

Claude Bernard, Introduction à l'étude de la médecine expérimentale, 1865

VI. I - CONCLUSIONS SUR LES RESULTATS

Nous avons pu grâce à notre méthode, mesurer en conditions écologiques l'émanation azotée de **Nicodrilus longus longus** (Ude, 1860), adulte. Dans les conditions pédoclimatiques de l'expérience, le débit d'émanation est de 105 mg d'azote/g d'azote corporel/jour.

Probablement, pour la lère fois dans les sciences du sol, il a été possible de suivre quantitativement le transfert normal d'un élément chimique à partir d'un compartiment animal, vers un autre compartiment vivant : la plante. Ce transfert, lombricien-plante, s'est avéré être pendant la période de l'expérience, univoque et proche de 100 %.

Entre ces deux compartiments vivants, un compartiment de transfert comportant vraisemblablement des peuplements microbiens et des fractions extramétaboliques a pu globalement être défini.

Au cours de l'expérience, il s'avère que le stade de l'espèce considérée (N. longus, adulte) a fourni 25 % des besoins azotés des plantes, très probablement à partir de forme ammoniacale, après transformation dans le métabolisme lombricien et dans le compartiment de transfert lombricien-plante (CTLP).

Si ce résultat est extrapolé à l'ensemble des anéciques auxquels appartient l'espèce étudiée, se sont approximativement 60 % des besoins végétaux qui ont été satisfaits. Enfin, en admettant que cette propriété soit commune aux lombriciens, se sont environ 80 % des assimilats azotés végétaux qui ont été couverts.

Nous pouvons donc conclure que, dans les conditions de l'expérience, les compartiments lombriciens et CTLP sont pour une part déterminante, respectivement les plénultiènes et dernières étapes du cycle de l'azote aboutissant aux plantes.

Toujours par extrapolation, mais cette fois-ci sur l'année et donc hors des contextes d'échanges de l'expérience, le débit d'émanation de N. longus adulte est d'environ : 190 kg/ha/an. Au niveau des anéciques, on peut estimer qu'il est de 460 kg/ha/an, auquelles seraient associées environ 2 T/ha/an de carbone. Ces 2 derniers résultats ne doivent conduire à aucune conclusion quant à la destinée de l'azote et du carbone dans le sol, car il n'est pas certain que le modèle aussi simple, "Source to Sink", dégagé pendant l'expérience, soit valable toute l'année.

VI. II - CONCLUSIONS SUR UN PLAN EPISTEMOLOGIQUE

Les résultats précédemment dégagés ne constituent peut être pas le point le plus important de nos travaux.

Il semble en effet qu'il soit tout à fait exceptionnel de disposer d'une méthode permettant une exploration des processus d'échanges d'éléments dans le soi sans occasionner de perturbation. A cet égard, le travail de Warembourg (1977), autorisant la mesure des échanges carbonés entre la végétation et le sol, constitue à notre connaissance la seule exception.

Nous sommes également parvenus dans notre travail, très probablement à la première mesure d'échanges d'éléments chimiques entre 2 organismes du sol. Ce résultat n'est pas fortuit, mais résulte d'une démarche méthodologique donnant priorité aux techniques applicables au terrain en vue de l'obtention d'authentiques mesures écologiques sur le métabolisme des animaux (écophysiologie).

Nos travaux ne sont pas isolés, mais ils s'accompagnent d'autres mesures d'activité: soit de mesure d'activité globale (indice d'activité: Bouché, 1982), soit de conditions régulant l'activité au niveau du corps des lombriciens (mesure de la température corporelle in situ: Ranc, 1980). Ainsi, progressivement, tout un faisceau d'informations sur les phénomènes écophysiologiques peut s'élaborer. Une conséquence directe de cet ensemble de connaissances serait la fondation d'une physiologie de laboratoire (beaucoup plus analytique), reproduisant les conditions de terrain effectivement connues. Les débits mesurés au terrain et au laboratoire serviraient à la vérification des résultats obtenus. Par exemple, en créant des conditions d'axénie à partir du milieu inerte d'élevage que nous avons mis au point (Ferrière et al., 1981), il serait possible d'identifier la nature exacte des excrétats lombriciens et d'étudier les intéractions microorganismes-lombriciens.

Notre méthode inverse donc la démarche classique, consistant à effectuer des travaux au laboratoire, sans connaître les conditions naturelles, avec l'espoir ultérieur d'extrapoler les résultats au terrain. Dans la pratique, cette démarche conduit, faute de connaissance objective, à des estimations invérifiables (donc non réfutables) qui les placent hors du champ scientifique. Notre thèse aide à dépasser cette difficulté dénoncée par Bouché (1977b) à l'occasion de la synthèse du P.B.I.:

"Les recherches modernes ont pour la plupart dû adopter des modèles intellectuels simples, purement métaboliques, qui présentent les inconvénients

d'éliminer une propriété essentielle des animaux : le mouvement, d'exclure les interprétations causales de mécanisme observé et d'utiliser des données para-écologiques. Des erreurs commises dans l'appréciation des phénomènes vont usuellement de plusieurs dizaines de pour cent d'erreurs dans l'étude de populations à plusieurs ordres de grandeur dans les processus métaboliques intrinsectes des animaux et l'impact considérable de la faune sur les processus des cycles reste pratiquement non quantifié".

•4

VI. III - CONCLUSION SUR UN PLAN TECHNIQUE ET DEVELOPPEMENT FUTUR DE LA METHODE

La méthode mise au point dans cette thèse, constitue un outil précieux pour l'étude de transferts d'éléments dans les sols, sans perturbation. Ces transferts étaient traditionnellement perçus, soit par les bilans apports-sorties (lysimétrie par exemple), soit par des méthodes destructrices (ne permettant qu'une lecture instantanée).

Toutefois, essentiellement pour des raisons de précarité de moyens et de durée, la démarche empreintée n'a pas atteint sa perfection ultime. Nous avons constaté un "artefact", probablement dû à l'introduction en surnombre des lombriciens. Cet inconvénient pourrait être largement réduit, en effectuant l'extraction des animaux in situ par une méthode non perturbante (vibrations à basse fréquence). Après marquage pendant une période de 40 jours, les vers de terre seraient réintroduits dans leur propre galerie. Il ne resterait comme perturbation écologique, que l'absence des animaux dans le système pendant la période de leur marquage.

Les conclusions générales de notre travail souffrent évidemment des observations limitées à un seul stade, à une seule espèce et à une période de 40 jours. Mais notre méthode se prêtant à des expérimentations en série, il est tout à fait envisageable d'effectuer des recherches complémentaires conduisant à une amélioration des interprétations.

Selon les objectifs recherchés, des variables méthodologiques sont à introduire :

- d'un point de vue strictement opérationnel, il n'est pas indispensable d'isoler l'endentère des animaux, donc de recourir à des dissections difficiles (cf. 4.3.2).
- L'émanation azotée ou carbonée peut se calculer à partir d'une expérience conduite sur quelques jours (5 par exemple). En effet, se sont les premiers points expérimentaux qui déterminent la forme des courbes (cf. 2.5.1).
- La méthode développée est très probablement généralisable à de nombreux autres éléments chimiques, sous réserve que ces éléments possèdent des isotopes utilisables au terrain.
- Elle peut être pratiquée en amont des lombriciens, car nous disposons pour cela d'une démarche exploratoire conduite par Dietz (1979). A partir d'une litière marquée au ¹⁴C (donc d'une production végétale), cet auteur a montré que le transfert de carbone s'effectue rapidement vers les lombriciens et que ces animaux constituent dans le sol la fraction la plus fortement marquée.

- Il est possible également en pratiquant le co-marquage isotopique (C, N, P, ...), d'étudier le couplage effectif des cycles et comme nous avons pu le constater pour le découplage C-N très probable, localiser les zones de dégradation, réorganisation, humification, etc....
- Grâce à notre méthode, dans les sols où les lombriciens jouent un rôle déterminant (mulls), toute une série de connaissances peuvent être acquises sur les cycles des éléments et les dégradations extramétaboliques qui sont associées. Cet ensemble de résultats, réellement quantifié, permettrait outre des progrès en écologie générale, l'optimisation des pratiques agronomiques encore fortement marquées par le manque de connaissance des processus internes au sol-
- Ces remarques n'ont de sens que si la méthode utilisée s'applique dans un contexte zoologique, écologique, agronomique de mieux en mieux maîtrisé. L'usage de cette technique sans une réflexion critique sur son application serait très limitée, voire perverse. De même, elle rendra sûrement un service plus grand si cet outil de perception de mécanismes internes aux sols non perturbés est mis en oeuvre conjointement avec l'apport d'autres disciplines telles l'écophysiologie végétale ou l'écophysiologie microbienne.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABDEL FATTAH, R.F., 1957 On the excretory substances in the urine and body fluids of earthworms. Bull. Coll. Arts. Sci., Baghdad 2: 141-161.
- ANONYME, 1426 Registre des corvées de l'abbaye de Cîteaux. Doc. déposé aux archives de Dijon, France.
- ALDAG, R. et O. GRAFF, 1975 Einfliess der Regenwurmtatigkeit auf Proteingehalt und Proteingualitat junger Hafer Pflanzen. Landwirtsh Torsch Sanderh 31, 2: 277-284.
- ATLAVINYTE, O. et C. POCIENNE, 1973 L'effet des lombriciens et de leur activité sur la quantité des algues telluriques. Pedobiologia 13, 6:445-455.
- BAHL, K.N., 1947 Studies on the structure, developpement and physiology of the nephridia of <u>Oligochaeta</u>. VIII. Biochemical estimations of nutritive and excretory substances in the blood and coelomic fluid of the earthworm and their beaung on the role of the two fluids in metabolism. Qiait J. urier. sci. 87: 357-371.
- BARDIN, R., A.M. DOMENACH et A. CHALAMET, 1977 Rapports isotopiques naturels de l'azote. II. Application à la mesure de la fixation symbiotique de l'azote in situ. Rev. écol. biol. sol 14, 3: 395-402.
- BARLEY, K.P. et C. JENWINGS, 1959 Earthworms and soil fertility. III. The influence of earthworms and the availability of nitrogen. Aust. J. Agric. Res. 10: 364-370.
- BEUGNOT, M., 1978 Recherches sur la dynamique de production des turricules de vers de terre d'une prairie permanente. D.E.S., Fac. sci. de l'Univer. Dijon: 1-55.
- BERNARD, C., 1864 Leçon d'ouverture du cours de médecine du Collège de France : sur la médecine expérimentale. Gazette médicale, Paris : 1-22.

- BERNARD, C., 1865 Introduction à l'étude de la médecine expérimentale.

 Gazette médicale Paris: 1-16.
- BHATNAGAR, T., 1975 Lombriciens et humification : un aspect nouveau de l'incorporation microbienne d'azote induite par les vers de terre. In : Kilbertus et al., Humification et biodégradation. Ed. Pierron, Sarrequemines : 169-182.
- BOLTON, P.J., 1969 Studies in the general ecology, physiology and bioenergetics of woodland **lumbricidae**. Thèse Doct. Etat, Univ. Durham: 1-403.
- BOTTNER, P., 1982 Biodégradation du matériel végétal en milieu herbacé. OEcol. Gener. 3, 1:155-182.
- BOUCHE, M.B., 1967 Etablissement et comparaison de diverses bioquantités pour trois espèces de Lumbricidae. In : O. GRAFF et J.E. SATCHELL, Progress in soil biology. Ed. F. VIEWEG und sohn, Braunschweig: 595-600.
- BOUCHE, M.B., 1969a Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de Lombricidés. Pedobiologia 9, 1-2 : 26-34.
- BOUCHE, M.B., 1969b L'échantillonnage des peuplements d'Oligochètes terricoles. In : M. LAMOTTE et F. BOURLIERE, Problèmes d'écologie : L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres. Ed. Masson et Cie, Paris : 273-287.
- BOUCHE, M.B., 1971 Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes, illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. In : P. PESSON, La vie dans les sols. Ed. Gauthier-Villars, Paris : 187-209.
- BOUCHE, M.B., 1972a Lombriciens de France. Ecologie et systématique. Ed. I.N.R.A., Ann. zool.-écol. anim., nº H.S. 72-2: 1-671.
- BOUCHE, M.B., 1972b Répartition des vers de terre, appréciée par le rapport carbone azote dans les types d'humus en France. In : C.R. IV^e coll. Pedobiologiae, Dijon, septembre 1970. Ed. I.N.R.A., Ann. zool.-écol. anim., nº H.S. 71-7 : 481-492.

- BOUCHE, M.B., 1975a Fonctions des lombriciens. IV. Corrections et utilisations des distorsions causées par les méthodes de capture.

 In: Progress in Soil zoology, C.R. Vème coll. int. zool. sol. Ed., Academia, Prague: 571-582.
- BOUCHE, M.B., 1975b Fonctions des lombriciens. III. Premières estimations quantitatives des stations françaises du P.B.I. Rev. écol. biol. sol 12: 25-44.
- BOUCHE, M.B., 1975c Action de la faune sur les états de la matière organique dans les écosystèmes. In : G. KILBERTUS, O. REISINGER, A. MOUREY et J.A. CANCELA DA FONSECA, Humification et Biodégradation. Ed. Pierron, Sarreguemines : 157-168.
- BOUCHE, M.B., 1975d Discussion d'écologie. I. Introduction générale. II.

 Obtention de données écologiques et uniformisation spatiale.

 Bull. écol. 6, 1: 23-32.
- BOUCHE, M.B., 1976 Etude de l'activité des invertébrés épigés prairiaux. I. Résultats généraux et géodrilologiques (Lumbricidae : Oligochaeta). Rev. écol. biol. sol. 13, 2 : 261-281.
- BOUCHE, M.B., 1977a Stratégies lombriciennes. In: U.LOHM et T.PERSSON, Soil Organisms as components of ecosystems. Proc. 6th int. coll. soil zool. Ecol. Bull. (Stockholm) 25: 122-132.
- BOUCHE, M.B., 1977b Ecologie et paraécologie : peut-on apprécier le rôle de la faune dans les cycles biogéochimiques ? In : U. LOHM et T. PERSSON, Soil Organisms as components of ecosystems. Proc. 6th int. coll. soil zool. Ecol. Bull. (Stockholm) 25 : 157-163.
- BOUCHE, M.B., 1978 Discussion d'écologie. III. Transferts d'énergie entre maillons trophiques. Bull. écol. 9, 4: 289-299.
- BOUCHE, M.B., 1980 Objectifs, compartimentation et faisabilité du modèle R.E.A.L. (Rôle Ecologique et Agronomique des Lombriciens). Pedobiologia **20**, 3: 197-211.

- BOUCHE, M.B., 1981 Contribution des lombriciens à la migration des éléments dans les sols en climats tempérés. In : C.R. coll. int. C.N.R.S., Migrations organo-minérales dans les sols tempérés. Nancy, septembre 1979. Ed. C.N.R.S.: 145-153.
- BOUCHE, M.B., 1982 L'écosystème prairial. 4.3. Un exemple d'activité animale : le rôle des lombriciens. OEcol. Gener. 3, 1 : 127-154.
- BOUCHE, M.B., en prép. Fonctions des lombriciens. XII. L'écogramme R.E.A.L. II (Rôle Ecologique et Agronomique des Lombriciens).
- BOUCHE, M.B. et M. BEUGNOT, 1972 Contributions à l'approche méthodologique de l'étude des biocénoses. II. L'extraction des macro-éléments du sol par lavage-tamisage. Ann. zool. écol. anim. 4, 4:537-544.
- BOUCHE, M.B. et A. KRETZSCHMAR, 1974 Fonctions des lombriciens. II. Recherches méthodologiques pour l'analyse du sol ingéré (étude du peuplement de la station R.C.P. 165/P.B.I.). Rev. écol. biol. sol 11, 1:127-139.
- BOUCHE, M.B. et A. KRETZSCHMAR, 1977 R.E.A.L.: un modèle du Rôle Ecologique et Agronomique des Lombriciens. In: U. LOHM et T. PERSSON, Soil organisms as components of ecosystems. Proc. 6th int. coll. soil zool. Ecol. bull. (Stockholm) 25: 402-408.
- BOUCHE, M.B., Z. RAFIDISON et F. TOUTAIN, 1983 Etude de l'alimentation et du brassage pédo-intestinal du lombricien **Nicodrilus velox** (**Annelida**, **Lumbricidae**) par l'analyse élémentaire. Rev. écol. biol. sol **20**, 1 : 49-75.
- BREMNER, J.M. et A.D. EDWARDS, 1965 Determination and isotope ratio analysis of differents forms of nitrogen in soil. I. Apparatus and procedure for distillation of ammonium. Soil. Sci. soc. Americ. Proc. 29: 504-507.

- CALLOT, G., H. CHAMAYOU, C. MAERTENS et L. SALSAC, 1982 Mieux comprendre les intéractions sol-racine. Incidence sur la nutrition minérale. Ed. I.N.R.A., Paris : 1-325.
- CASIMIR, D.G., 1982 Recherches sur l'écosystème prairial. OEcol. Gener. 3, 1:1-220.
- CHAUDONNERET, M.B., 1977 Quelques données sur la composition biochimique des vers de terre, aliment éventuel du bétail et de l'homme. Rapport de stage de fin d'études de l'I.N.S.A., Lyon: 1-37.
- CLARKSON, D.T. et A.J. WARNER, 1979 Relationships between root temperature and the transport of ammonium and nitrate ions by Italian et Perennial Ryegrass (Lolium multiflorum and Lolium perenne). Plant Physiol. 64: 557-561.
- COLEMAN, D.C., C.P.P. REID et C.V. COLE, 1983 Biological strategies of nutrient cyclina in soil systems. Advances in ecological research 13: 1-55.
- CROSSLEY, D.A., D.E. REICHLE et C.A. EDWARDS, 1971 Intake and turnover of radioactive cesium by earthworms (Lumbricidae).

 Pedobiologia 11: 71-76.
- COUPLAND, T.J., 1974 Producers: IV Under-ground plant parts. Matador Project Techn. Report 41, Univ. Saskatchewan: 1-73.
- DAHLMAN, R.C. et C.L. KUCERA, 1969 Carbon-14 cycling in the root and soil components of a prairie ecosystem. In: D.J. NELSON et F.C. EVANS, Proc. of Symposium on Radioecology Ann. Arbor., Michigan (1967): 652-660.
- DARWIN, C.R., 1837 On the formation of the mould. Proc. geol. soc. London 5: 505-509.
- DARWIN, C.R., 1881 The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits. Ed. John Murray and Co., London: 1-326.

- DARWIN, C.R., 1882 (Traduction française de Darwin, 1881) Rôle des vers de terre dans la formation de la terre végétale. Ed. Reinwald, Paris: 1-257.
- DASH, M.C. et U.C. PATRA, 1977 Density, biomass, and energy budget of a tropical earthworm population from a grass-land site in Indiana. Rev. écol. biol. sol 14: 461-471.
- DASH, M.C. et U.C. PATRA, 1979 Wormcast production and nitrogen contribution to soil by a tropical earthworm population from a grassland site in Orissa, India. Rev. écol. biol. sol 16, 1: 79-84.
- DIETZ, S., 1979 Etude de l'incorporation de la litière en système herbacé à l'aide de matériel végétal marqué au ¹⁴C. Thèse de ^{3ème} cycle, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier: 1-78.
- DIETZ, S. et P. BOTTNER, 1981 Etude par autoradiographie de l'enfouissement d'une litière marquée au ¹⁴C en milieu herbacé. In: C.R. coll. int. C.N.R.S., Migrations organo-minérales dans les sols tempérés. Nancy, septembre 1979. Ed. CNRS: 125-132.
- DOMENACH, A.M. et A. CHALAMET, 1977 Rapports isotopiques naturels de l'azote. I. Premiers résultats : sols de Dombes. Rev. écol. biol. sol 14, 2 : 279-287.
- DOMMERGUES, Y., 1968 La biologie des sols. Que sais-je?, Paris: 1-128.
- DOMMERGUES, Y. et F. MANGENOT, 1972 Ecologie microbienne du sol. Ed. Masson et Cie, Paris : 1-796.
- DUNGER, W., 1958 Über die Zerestzung der Laubstreu durch die Boden Makrofauna im Auemwald. Zool. Jb. Syst. 86: 139-150.
- EDWARDS, C.A. et G.W. HEATH, 1963 The role of soil animals in the breakdown of leaf material. In : Soil organisms. Ed. North-Holland publ. Co.: 76-84.

- EL DUWEINI, K.A. et S.I. GHABBOUR, 1971 Nitrogen contribution by live earthworms to the soil. In: IVe coll. Pedobiologiae, Dijon, septembre 1970. Ed. I.N.R.A., Ann. zool.-écol. anim., nº H.S. 71-7: 495-501.
- FERNANDEZ, A., 1974 Introduction à l'étude écologique des vers de terre.

 Etude biométrique ; mesure de la consommation journalière d'une espèce géophage. D.E.A., E.N.S., Paris : 1-14.
- FERRIERE, G., 1976 Contribution à l'étude écologique des fonctions des lombriciens. Mise au point d'une méthode pour l'analyse qualitative de la matière organique végétale ingérée. Mémoire de fin d'études E.N.I.T.A., Quétigny: 1-72.
- FERRIERE, G., 1977a Mesure de quelques grandeurs écologiques dans la prairie de Cîteaux. Doc. multigraphié, E.N.I.T.A., Quétigny: 1-43.
- FERRIERE, G., 1977 b Contribution à la caractérisation de l'endentère des lombriciens : élaboration d'une méthode d'identification des fragments ingérés. D.E.A. Ecol. microbienne, Univ. Claude Bernard, Lyon : 1-48.
- FERRIERE, G., 1978 Etude micromorphologique des épidermes végétaux de la prairie de Cîteaux (Côte-d'Or), France. Doc. pédozool. 1, 1:66-79.
- FERRIERE, G., 1980 Fonctions des lombriciens. VII. Une méthode d'analyse de la matière organique végétale ingérée. Pedobiologia **20**, 1 : 263-273.
- FERRIERE, G., L. FAYOLLE et M.B. BOUCHE, 1981 Un nouvel outil essentiel pour l'écophysiologie et l'écotoxicologie, l'élevage des lombriciens en sol artificiel. Pedobiologia 22, 3: 196-201.
- FERRIERE, G. et S. JAY, en prép. Note sur les algues édaphiques de la prairie permanente de Cîteaux.

- FRANTZ, H. et L. LEITENBERGER, 1948 Biologischemische unter schuchongen über Humusbildreng durch Badentiere. Osten. Zool. Zeit., 1: 498-518.
- GHABBOUR, S.I., E.Y. EL-AYOUTY, H.S. KHADR et A.M.S. EL-TONSI, 1980 Grazing by microfauna and productivity of heterocystous nitrogen fixing blue-green algae in desert soils. Oikos, 34, 2: 209-218.
- GOUNOT, M. et M.B. BOUCHE, 1974 Modélisation de l'écosystème prairial : objectifs et méthodes. Bull. écol. 5, 4 : 309-338.
- GRAFF, O., 1971 Stickstoff, Phosphor und Kalium in der Regenwurmlosung auf der Wiesenversuchsfläche des Sollingprojektes. In: IV. coll. Pedobiologiae, Dijon septembre 1970. Ed. I.N.R.A., Ann. zool.-écol. anim., n° H.S. 71-7: 503-511.
- HAECKEL, E., 1866 Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Berlin. Cité par F. SCHWERDTFEGER, 1963 - OEkologie der Tiere. I. Autoekologie. Ed. Parey, Hambourg: 1-461.
- HEIDET, J.CH et M.B. BOUCHE, en prép Régulation de l'activité lombricienne : influence de la température, de la photopériode et de l'humidité.
- HORA, A., 1946 Physiology of excretion in earthworms. Cunent sci. Bunyalire 15: 53-62.
- JACQUIN, H., 1983 Contribution à l'étude des microorganismes associés au ver de terre : cas des bactéries présentes dans les néphrides d' Eisenia fetida Sav. D.E.S. de Biol. cell. et moléculaire, Univ. Besançon : 1-21 + annexes.
- JANSSON, S.L., 1958 Tracer studies on nitrogen transformations in soil with special attention to mineralization, immobilization relations ships. Kgl. Lantbruks-Högskol. Ann. 24: 101-361.
- JENKINSON, D.S. et A. AYANABA, 1977 Decomposition of carbon 14 labelled plant material under tropical conditions. Soil Sci. soc. Amer. J. 41: 912-915.
- KAMEN J.L. et RUBEN, 1940 Metabolism in plants. The Athlone Press, London: 1-123.

- KHAMBATA, S.R. et J.V. BHAT, 1953 Bacterium oxalatium, a new oxalate decomposing bacterium isolated from the intestine of earthworms. Proc. indian acad. Sci. 38, 4:157-160.
- KISS, I., 1957 The invertase activity of earthworm casts and soils from anthills. Agrokemia es Talagtan 6: 65-68.
- KOLLMANNSPERGER, F., 1952 Ueber die Bedeutung des Regenwurmer für die Fruchtbarkeit des Bodens. Decheniana, 106: 165-187.
- KRATZ, W.A. et J. MYERS, 1955 Nutrition and growth of several blue-green algae. Ann. J. Botany 42: 282-287.
- KRETZSCHMAR, A., 1975 Etude expérimentale in situ de la durée du transit intestinal des éléments organiques figurés chez les deux espèces dominantes des vers de terre d'une prairie permanente équilibrée : Nicodrilus longus (Ude, 1886) et Nicodrilus nocturnus (Evans, 1946) var. cistercianus. Thèse 3ème cycle, Fac. Sci. de l'Univ. Tours : 1-43.
- KRETZSCHMAR, A., 1977 Etude du transit intestinal des lombriciens anéciques. II. Résultats et interprétation écologique. In : U. LOHM et T. PERSSON, Soil Organisms as Components of Ecosystems. Proc. 6th int. coll. soil zool. Ecol. bull. (Stockholm) 25: 210-221.
- KRETZSCHMAR, A., 1978 Quantification écologique des galeries de lombriciens. Techniques et premières estimations. Pedobiologia 18: 31-38.
- KRETZSCHMAR, A. et H. JOANNES, 1982 Etude du transit intestinal des lombriciens anéciques. III. Modélisation et quantification. Pedobiologia 21:16-22.
- KRISHNAN, N. et G. SUNDARA-RAJULU, 1969 The intergumentary mucous secretions of the earthworm Megascolex mauritii. Z. Naturforschg. 24 b: 1620-1623.
- KUDRJASEVA, I.V., 1976 The role of large soil invertebrates in the oak roods of the steppe forest zones of the Soviet Union. Pedobiologia 16: 18-26.
- KURCHEVA, G.F., 1960 Rôle of invertebrates in the decomposition of ook litter. Soviet soil science 4: 360-365.

- LAVELLE, P., 1975 Consommation annuelle de terre par une population naturelle de vers de terre (Millsonia anomala Omodeo, Acanthodrilidae-Oligochaeta) dans la savane le Lamto (Côte-d'Ivoire). Rev. écol. biol. sol 12, 1:11-24.
- LAVELLE, P., 1978 Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire).

 Peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Thèse

 Doctorat d'Etat, Ed. lab. zool. E.N.S., Paris: 1-301.
- LAVELLE, P. et I. BAROIS, sous presse Mutualisme entre le ver de terre géophage tropical **Pontoscolex corethrurus** et la microflore dans l'exploitation des réserves humiques du sol.
- LAVELLE, P., P. ZAIDI et R. SCHAEFER, 1983 Interactions between earthworms, soil organic matter and microflora in an African savana soil. In: PH. LEBRUN et Al., New trends in soil biology. VIII th coll. of soil zool., Louvain-La-Neuve, 1982: 253-259.
- LAVELLE, P., et J.A. MEYER, 1983 Allez-Les-Vers, a simulation model of dynamics and effect on soil of populations of Millsonia anomala (Oligochaeta -Megascolecidae) In: PH. LEBRUN et Al., New trends in soil biology. VII th coll. of soil zool., Louvain-La-Neuve, 1982: 503-517.
- LAVELLE, P., P. RANGEL et J. KANYONYO, 1983 Intestinal mucus production by two species of tropical earthworms: Millsonia Lamtoiana (Megascolecidae) and Ponthoscolex corethrurus (Glossoscolecidae). In: PH. LEBRUN et Al., New trends in soil biology. VIII th coll. of soil zool., Louvain-La-Neuve, 1982: 405-410.
- LAVERACH, H.S., 1963 The physiology of earthworms. Pergamon Press, Oxford: 1-206.
- LOHM, U. et T. PERSSON, 1977 Soil organisms as components of ecosystems. Proc. 6 th int. coll. soil zool., Ecol. bull. (Stockholm) **25**: 1-256.
- LOQUET, M., 1978 The study of respiratory and enzymatic activities of earthworm-made pedological structures in a grassland soil at Cîteaux (France). In Proc. Symp. on ground fauna, Royal Dublin Soc., Series A, 6, 11: 207-214.

- LOQUET, M., 1980 Study of respiratory and enzymatic activities of earthworm made pedobiological structures in a grassland soil (Cîteaux, France). In: Proc. Sym. Grassland Fauna, Dublin 1977: 14-16.
- LOQUET, M., T. BHATNAGAR, M.B. BOUCHE et J. ROUELLE, 1977 Essai d'estimation de l'influence écologique des lombriciens sur les microorganismes. Pedobiologia 17, 6: 400-417.
- LOUISOT, P., 1969 Biochimie métabolique. I. Enzymologie, catabolisme. Ed. Simep, Lyon: 1-252.
- LUXTON, M., 1982 Quantitative utilization of energy by the soil fauna. OIKOS 39, 3: 342-354.
- MAC-FADYEN, A., 1963 The contribution of the microfauna to total soil metabolism. In: J. DOEKSEN et J. VAN DER DRIFT, Soil Organisms. North Holland, Amsterdam: 3-17.
- MALDAGUE, M.E., 1970 Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers. Inst. Nat. Etud. Agron. Congo 112: 1-245.
- MALDAGUE, M.E. et G. COUTURE, 1972 Utilisation de litières radioactives par Lumbricus terrestris. In : C.R. IVe coll. Pedobiologiae, Dijon, septembre 1970. Ed. I.N.R.A., Ann. zool. écol. anim., numéro H.S. 71-7: 71-7.
- MALONE, C.R. et D.E. REICHLE, 1973 Chemical manipulation of soil biota in a feasure meadow. Soil biol. biochem. 5: 629-639.
- MARIOTTI, A., 1982 Apports de la géochimie isotopique à la connaissance du cycle de l'azote. Thèse Doct. Etat, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris: 1-476 + annexes.
- MASSAL, L.P., 1929 Recherches sur la formation du calcaire dans les glandes de Morren des lombriciens. Bull. Soc. 2001. Fr. 54: 46-57.
- MAZAUD, D., 1979 Evaluation de méthodes de marquage permettant le repérage des lombriciens au terrain ; premières applications.

 Thèse docteur-ingénieur sciences agronomiques, I.N.A., Paris: 1-178 + annexes.

- MAZAUD, D. et M.B. BOUCHE, 1980 Introduction en surpopulation et migrations de lombriciens marqués (Overpopulated introductions and migrations of labelled earthworms). In: D.L. DINDAL, Soil biology as related to land use practices. C.R. VIIe coll. int. zool. sol, Syracuse, 1980. Ed. EPA, Washington: 687-701.
- MEINHARDT, U., 1976 Dauerhafte Markierung von Regenwürmen durch irhe Lebendfärbung. Nach. Deut. Pflanzenschutzd 28, 6: 84-86.
- MICHON, J., 1954 Contribution expérimentale à l'étude de la biologie des Lumbricidae. Les variations pondérales au cours des différentes modalités du développement postembryonnaire. Thèse Doct. d'Etat, Fac. sci. de l'Univ. Poitiers : 1-192.
- MILES, H.B., 1963 Soil protozoa and earthworm nutrition. Soil. Sci. 95: 407-409.
- MIN, JA SONG et M. SAUSSEY, 1976 Etude de la régénération caudale chez Nicodrilus giardi (Ribaucourt) (Oligochète, Lumbricidae). Cas des vers de terre amputés à l'issue de la diapause estivale.

 C.R. Acad. Sci. Paris 282: 389-391.
- MNEIMNE, Z., 1981 Dynamique de la biomasse microbienne de deux sols méditerranéens. Etude par incubation avec du matériel végétal marqué au ¹⁴C et ¹⁵N. Thèse ^{3ème} cycle Ecologie générale et appliquée, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier: 1-91.
- MORREN, C., 1829 De historia naturali Lumbrici terrestris. Ann. Acad. Gandavensis, Gandavi: 1825-1826.
- NAUDE, S.M., 1930 Nitrogen isotopes. Phys. Rev. 36: 333-346.
- NEEDHAM, A.E., 1957 Components of nitrogenous excreta in the earthworm Lumbricus terrestris L. and Eisenia foetida (Savigny). J. exp. biol. 34: 425-445.
- NEKRASOVA, K.A., L.S. KOZOLOVSKAYA, L.I. DOMRACEA et E.A. SHTINA, 1976 - The influence of invertebrates on the developpement of algae. Pedobiologia 16: 256-297.

- NELDER, J.A. et R. MEAD, 1965 A simplex method for function minimization. The Computer Journal 7: 1-308.
- NIELSEN, M.G., 1961 Respiratory metabolism of some population of Enchytraecid worm and free living nemathods. Oikos 12, 1: 126-156.
- NIELSEN, M.G. et F.E. HOLE, 1964 Earthworms and the developpement of coprogenous A₁ horizons in forest soils of Wisconsin. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. **28**: 426-430.
- NORMAN, A.G. et C.H. WERKMAN, 1943 J. Am. Soc. Agron. 35: 1023-1025.
- NOWAK, E., 1977 The effect of fertilization on earthworms and other soil microfauna. Pol. Ecol. Stud. 2, 4: 195-207.
- ODUM, E.P., 1959 Fundamentals of Ecology (2th edition). Ed. Saunders, Philadelphia: 1-546.
- PARLE, J.N., 1963a Micro-organisms in the intestines of earthworms. J. gen. Microbiol. 31:1-11.
- PARLE, J.N., 1963b A microbiological study of earthworms casts. J. gen. Microbiol. 31: 13-22.
- PARK, O., 1945 Observations concerning the future of ecology. Ecology 26, 1:1-9.
- PEREL, T.S. et D.F. SOKOLOV, 1964 Quantitative evaluation of the participation of the earthworms **Lumbricus terrestris** Linné (**Lumbricidae**, **Oligochaeta**) in the digestion of fallen leaves in the forest (en russe). Zool. zhur. 43, 11:1618-1625.
- PETERSEN, H. et M. LUXTON, 1982 A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. OIKOS, 39, 3: 287-358.
- PETRUSEWICZ, K., 1967 Concepts in studies on the secondary productivity of terrestrial ecosystems. In: K. PETRUSEWICZ, Secondary productivity of terrestrial ecosystems (principles and methods), Proc. work. meet. Jabonna, Pan. Wydawn. Navk., Krakow.: 1-327.

- PHILLIPSON, J. et P.J. BOLTON, 1976 The respiratory metabolism of selected Lumbricidae. OEcologia 22: 132-152.
- PIEARCE, T.G., 1972 The calcium relations of selected Lumbricidae. J. anim. écol. 41, 1:167-188.
- PIEARCE, T.G., 1978 Gut contents of some lumbricid earthworms.

 Pedobiologia 18, 2: 153-157.
- POLOS. Ve siècle avant J.-C. Métaphysique (cité par Aristote).
- PRZYLECHI, J. ST., 1922 Présence et répartition de l'uréase chez les invertébrés. Arch. int. physiol. 22: 103-110.
- RAFIDISON, Z., 1982 Rôle de la faune dans l'humification : transformations des feuilles de hêtres par un ver anécique, **Nicodrilus velox**.

 Thèse 3ème cycle, Fac. sci. de l'Univ. Nancy I : 1-104.
- RAMSAY, J.A., 1949 The site of formation of hypotonic urine in the nephridium of **Lumbricus**. J. Exp. Biol. **26**: 65-75.
- RANC., D., 1980 Mesure écologique de la température des lombriciens en prairie permanente par la méthode d'inversion du saccharose.

 D.E.A. Ecol. microbienne, Univ. Claude Bernard, Lyon: 1-54.
- RAMANDRIAMAMONJIZAKA, J.L., 1984 Recherches sur les conséquences du transit des matières minérales et organiques par le tube digestif des vers : Lumbricus terrestris, Eisenia fetida. Thèse 3ème cycle, Fac. sci. de l'Univ. Nancy I : 1-82.
- RAW, F., 1962 Studies of earthworm populations in orchards. I. Leaf burial in apple orchards. Ann. appl. Biol. **50**: 389-404.
- REICHLE, D.E., 1971 Energy and nutrient metabolism of soil and litter invertebrates. In: P. DUVIGNEAUD, Productivity of forest Ecosystems. Proc. Brussels Symp. 1969. UNESCO: 465-477.

- REICHLE, D.E., D.A. CROSSLEY Jr., C.A. EDWARDS, J.F. Mc. BRANGER et P. SOLLINS, 1973 Organic matter and ¹³⁷Cs turnover in forest soil by earthworm populations: application of bioenergetic models to radionucleids transport. In: D.J. NELSON, Radionucleids in ecosystems, Ed. USAEC, Oak Ridge: 240-246.
- REICHLE, D.E., J.F. MAC BRAYER et S. AUSMUS, 1975 Ecological energetics of decomposer invertebrates in a deciduous forest and total respiration budget. In: Progress in soil zoology, C.R. Ve coll. int. zool. sol. Ed., Academia Prague: 283-292.
- RICHARDS, K.S., 1973 The histochemistry of the large granular, orthochromatic, mucous cells of some lumbricids (Annelida: Oligochaeta). Annales d'histochimie 18, 4: 289-300.
- ROBINET, C., 1883 Recherches physiologiques sur la sécretion des glandes de Morren de L. terrestris. C.R. Acad. Sci. Paris 97: 192-194.
- ROUELLE, J., 1977 Ecologie du cycle de l'azote : dénombrement des peuplements microbiens des structures du sol (turricules et galeries) résultant de l'activité des vers de terre d'une prairie pemanente. Thèse 3ème cycle, Univ. Claude Bernard, Lyon : 1-56.
- ROUELLE, J. et M. PUSSARD, 1981 Certains microorganismes sont-ils indispensables à l'alimentation des vers de terre en élevage industriel ? Non publié, présenté à la réunion des Microbiologistes I.N.R.A. à Dourdan : 1-4.
- RUSCHMANN, C., 1953 Antibioses and symbioses of soil organisms and their significance in soil fertility. Earthworm simbioses and antibioses. Z. Acker. Pflbau 96: 201-218.
- SATCHELL, J.E., 1963 Nitrogen turnover by woodland population of Lumbricus terrestris. In: J. DOEKSEN et J. VAN DER DRIFT, Soil organisms. Ed. North-Holland, Publ. Co., Amsterdam: 60-66.

- SATCHELL, J.E. et D.G. LOWE, 1967 Selection of leaf litter by Lumbricus terrestris. In: O. GRAFF et J.E. SATCHELL, Travaux récents de la biologie du sol. Ed. North-Holland, Amsterdam: 102-119.
- SATCHELL, J.E., 1970 Measuring population and energy flow in earth-worm.

 In: J. PHILLIPSON, Methodes d'études de l'écologie du sol. Ed.

 UNESCO, Paris: 261-267.
- SAUERBECK, D. et F. FÜHR, 1963 Experience on labelling rohole plants with carbon 14. In: the use of isotopes in soil organic matter studies.

 Brunswick Volkemde, Report FAO/IAEA: 391-398.
- SAUSSEY, M., 1966 Relations entre la régénération caudale et la diapause chez **Allolobophora icterica** (Savigny) (Oligochète, Lombricien). C.R. Acad. Sci. Paris **263**: 1092-1094.
- SCHOENHEIMER, R., D. RITTENBERG, D. FOSTER, G.L. KESTON et S. RATNER, 1938 ¹⁵N and metabolism on some invertebrates. Science **88**: 599-600.
- SCHÜLTZ, W. et E. FELBER, 1956 Welche Mikroorganismmen apiclen in Regenwurmdarm bei der Bildleng von Bodemkrümchen eine Rolle. Z. für Acker. U.Pflanzenbau 101: 471-476.
- STOCKDILL, S.M.J., 1959 Earthworm improve pasture growth. N.Z.J. Agric. **98**: 227-234.
- STOCKLI, A., 1928 Studien über den Einfluss des Regenwurmes auf Beschaffenheit des Bodens. Landwirtschaftl Jahrb. Schweiz 42: 1-121.
- STOUT, J.D. et K.H. GOH, 1980 The use of radiocarbon to measure the effects of earthworms on soils development. Radiocarbon 22: 829-896.
- TILLINGHAST, E.K., 1967 Excretory pathways of ammonia and urea in the earthworms **Lumbricus terrestris** L. J. exp. zool. **166**: 295-300.

- TILLINGHAST, E.K., D.C. MAC INNES et R.A. DUFFILL, 1969 The effect of temperature and water availability on the outpout of ammonia and urea in the earthworm **Lumbricus terrestris** L. Comp. Biochem. Physiol. **29**, 3: 1087-1092.
- TOUTAIN, F., sous presse Biologie des sols. In: livre jubilaire du cinquantenaire de l'AFES: 293-271.
- TOVEY, K.C., G.H. SPILLER, K.G. OLDHAM, N. LUCAS et N.G. CARR, 1974 A new method for the preparation of uniformly ¹⁴C labelled compounds by using **Anacystis nidulans**. Biochem. J. **142**: 47-56.
- TRACEY, M.V., 1951 Cellulase and chitinase of earthworms. Nature 167, 4254:776-777.
- VAN RHEE, J.A., 1971 The productivity of orchards in relation to earthworm activites. In: C.R. IV Coll. Pedobiologiae, Dijon, Septembre 1970. Ed. I.N.R.A., Ann. zool. écol. anim. nº H.S.71-77: 99-107.
- VERHUSLT, P.F., 1838 Notice sur la loi que suit la population dans son accroissement. Correspondance mathématique et physique 10: 113-121.
- VICKERY, H.B., G.W. PUCHER, R. SCHOENHEIMER et D. RITTENBERG,1939 J. Biol. Chem. 129: 791-792.
- VIMMERSTEDT, J.P. et J.M. FINNEY, 1973 Impact of earthworm introduction on litter burial and nutrient distribution in Ohio strip mine spoil banks. Proc. Soil Sci. Soc. Am. 37: 388-591.
- VOISIN, A., 1967 Productivité de l'herbe. Flammarion Ed., Paris : 1-467.
- WALLWORK, I.A., 1975 Calorimetric studies on soil invertebrates and their ecological significance. In: Progress in Soil Zoology, Ed. Vanek, Praha: 231-240.
- WAREING, P.F. et J.W. PATRICK, 1975 Source-Sink relations and partition of assimilates in the plants. In: J.P. COOPER, Photosynthesis and productivity in different environments. Cambridge University Press, London: 1-13.

- WAREMBOURG, F.R., 1977 Les flux de carbone dans la végétation, la rhizosphère et le sol de formation herbacées marquées avec du ¹⁴C. Thèse Doct. Etat, Univ. sci. Tech. Languedoc, Montpellier: 1-163.
- WAREMBOURG, F.R. et E.A. PAUL, 1973 The use of ¹⁴CO₂ canopy techniques for measuring carbon transfert through the plant soil system. Plant and Soil **38**: 331-345.
- WAREMBOURG, F.R., E.A. PAUL, R.L. RANDELL et R.B. MORE, 1979 Modèle de répartition du carbone assimilé dans une prairie naturelle. OEcol. Plant. 14: 1-12.
- WOLF, A.V., 1940 Paths of water exchange in the earthworms Physiol. Zool. 13: 296-308.
- ZAJONC, I., 1972 Participation des lombrics (Lumbricidae) dans la libération des éléments minéraux des feuilles mortes d'une forêt de hêtres et de chênes. In : C.R. IV^e Coll. Pedobiologiae, Dijon, septembre 1970. Ed. I.N.R.A., Ann. zool.-écol. anim., nº H.S. 71-7: 367-395.
- YU, O., G. GINTZBURGER et M. GOUNOT, 1975 Modèle de fonctionnement d'un peuplement de dactyle (**Dactylis glomerata** L.) en phase végétative. Approche morphogénétique. OEcol. Plant. 10, 2: 107-139.
- ZINKLER, D., 1966 Vergleichende Untersuchungen zur Atmung physiologie von Collembolen (Apterygota) und anderen bodenkleinenarthropoden. zt. vegleichlnd. Physiol 52: 99-144.

LISTE DES FIGURES

			Page
Figure nº1	:	Schématisation des excrétions et des assimilations des lombriciens	19
Figure nº2	:	Schéma conceptuel du modèle R.E.A.L. I (Bouché, 1980)	27
Figure nº3	:	Classement des lombriciens par l'analyse factorielle des correspondances d'après les fragments végétaux identifiés et les débris non identifiables.	33
Figure nº4	:	Schéma de l'appareil de culture utilisé pour la production en continu d'algues.	35
Figure nº5	:	Boîte d'élevage pour obtenir des cocons de Nicodrilus longus	37
Figure nº6	:	Dispositif permettant l'éclosion des cocons	37
Figure nº7	:	Schéma du dispositif d'alimentation en air saturé d'humidité des boites d'élevage.	39
Figure nº8	:	Schéma du dispositif utilisé pour le marquage au $^{14}\mathrm{C}$ ou au $^{15}\mathrm{N}$ des juvéniles.	41
Figure nº9	:	Emanation azotée	47
Figure nº10	:	Emanation carbonée	51
Figure nº11	:	Comparaison de l'ajustement obtenu à partir d'une exponentielle simple et d'une exponentielle double.	53
Figure nº12	:	Mesure écologique des débits : Schématisation des différentes phases de la méthode.	65
Figure nº13	:	Coupe du dispositif mis en place dans la prairie de Cîteaux pour la mesure écophysiologique du débit d'émanation azotée des lombriciens.	67
Figure nº14	:	Mesure écophysiologique de l'émanation azotée	69
Figure nº15	:	Azote initial retrouvé dans les tissus lombriciens (L), l'endentère (E), le sol + les turricules (S + Tf), les plantes (P).	87
Figure nº16	:	Les turricules : production journalière en masse sèche	87

Figure nº17	:	Ajustement des variations de biomasse du compartiment plante au cours de l'expérience et calcul de la croissance journalière moyenne.	
Figure nº18	:	Accumulation d'azote lombricien observée dans les plantes et calculée après ajustement mathématique sur une période de 60 jours.	91
Figure nº19	:	Courbes cumulées de distribution de l'azote initial au cours des 40 jours d'expérience dans les compartiments réellement observés.	93
Figure nº20	:	Courbes cumulées de la distribution de l'azote initial au cours des 40 jours d'expérience dans les compartiments observés et extrapolés aux racines profondes	95
Figure nº21	:	Cycle de l'azote : compartiments et transferts succèdant à l'activité métabolique lombricienne.	97
Figure nº22	:	Cinétique de l'azote initial et de l'azote renouvelé	97
Figure nº23	:	Absorption de l'azote initial par les plantes, obtenue par simulation sur 60 jours.	98
Figure nº24	:	Simulation no I	101
Figure nº25	:	Simulation no III	105
Figure nº26	:	Simulation nº 3 - Ecarts par défaut, ou par excès, de l'azote initial ou renouvelé fourni à la plante par rapport à l'assimilation de celle-ci.	106
Figure nº27	:	Simulation nº 3 - Azote initial assimilable par la plante : quantités "fournies" à la plante à chaque jour.	106
Figure nº28	:	Appréciation de la taille du compartiment CTLP à partir de la simulation III, sur 60 jours.	106
Figure nº29	:	Simulation nº 4 - Schéma de principe des termes utilisés dans l'équation traduisant l'assimilation d'azote lombricien par les plantes.	107
Figure nº30	:	Schématisation du modèle utilisé lors de la simulation nº 4	109
Figure nº31	:	Simulation nº 4 - Cinétique de l'assimilation par la plante de l'azote lombricien libéré le 1 ^{er} jour.	109

LISTE DES TABLEAUX

		Page
Tableau nº1 :	Emanation azotée : Résultats bruts de l'expérience conduite au laboratoire	48
Tableau nº2 :	Emanation carbonée: Résultats bruts de l'expérience conduite au laboratoire à 15° C.	52
Tableau nº3 :	Importance relative des deux fractions "labile" et "stable" dans la constitution et l'émanation carbonée et azotée de Nicodrilus longus longus à 15° C.	55
Tableau nº4 :	Conditions météorologiques ayant prévalu durant l'expérimentation.	63
Tableau nº5 :	Mesure écophysiologique du débit d'émanation azoté - Résultats bruts	70
Tableau nº6 :	Azote 15 issu des lombriciens et retrouvé dans l'endentère	81
Tableau nº7 :	Azote 15 issu des lombriciens et retrouvé dans les turricules et le sol	83
Tableau nº8 :	Azote 15 issu des lombriciens et retrouvé dans le compartiment plante.	83
Tableau nº9 :	Circulation de l'azote lombricien dans le système expérimental à partir des données homogénéisées.	85
Tableau nº10 :	Croissance du compartiment plante au cours de l'expérience.	89
Tableau nº11:	Extrapolation des quantités d'azote émanés par les lombriciens à l'ensemble du peuplement de la prairie de Cîteaux.	117
Tableau nº12 :	Extrapolation des quantités d'azote émanées par les lombriciens sur 1 an dans la prairie de Cîteaux.	119

VANNEXES

LISTE DES ANNEXES

- Annexe nºl : Précision sur le vocabulaire utilisé
- Annexe n°2 : Milieu de culture pour **Synechococcus cedorum** (Nägeli, 1849)
- Annexe nº3 : Schématisation de l'appareil de culture utilisé pour le marquage au ¹⁴C de la souche d'algues.
- Annexe nº4 : Destruction de la matière organique à l'aide de l'eau oxygénée électrolytique.
- Annexe n°5 : Résumé des différentes phases et techniques utilisées lors du dosage de l'azote 15 contenu dans les échantillons.
- Annexe nº6 : Préparation des échantillons contenant du ¹⁴C, en vue de leur dosage au compteur à scintillation liquide.
- Annexe nº7 : Principe de la méthode d'ajustement à partir du programme Nelder-Mead.
- Annexe nº8 : Ajustement du transfert d'azote lombricien aux plantes.
- Annexe nº9 : Fournisseur des produits utilisés.

ANNEXE nº 1: Précision sur le vocabulaire utilisé

du grec aneko: monte au dessus Anécique:

> Se dit des vers de terre qui creusent des galeries verticales, parfois profondes, plus ou moins ramifiées. Cette activité est essentielle dans nos écosystèmes où

les anéciques sont étroitement associés aux mulls (Bouché, 1972b).

Expression d'une variable (exemple : "un loup" comporte deux variables, "un" = Donnée: dénombrement, "loup" = espèce).

Drilosphère: du grec 8pilos, ver et de sphère, zone environnante. Se ditde la zone environnant les galeries des vers de terre (Bouché, 1975c)

Echantillon: Elément représentatif de la station d'étude. L'échantillon correspond à une somme de prélevats (voir déf. de prélevat).

du grec Ēvsor, à l'intérieur et Yñ, terre. Endogé:

> Se dit des vers de terre qui vivent en profondeur dans le sol et creusent des galeries sub-horizontales, ne débouchant théoriquement pas à la surface.

du grec ἐνδον , à l'intérieur et ἔντερ€, entrailles. Endentère:

> Se dit du contenu du tube digestif des vers de terre. C'est une portion du milieu extérieur, isolé à des fins digestives.

du grec Eni, au contact de yñ, terre. Epigé:

> Définit des lombriciens vivants dans la partie non minérale du sol. Trois catégories d'épigés peuvent être distinguées sur la base de l'habitat (Bouché, 1972b):

- les straminicoles, vivent essentiellement dans la litière
- les corticoles, adaptés à la vie dans les écorces et les troncs d'arbres en décomposition
- les pholéophiles, vivent dans les galeries et les fractures du sol.

Géodrilologie:

du grec yñ, terre; spilos, ver et ÓYOS, étude. Science qui étudie les vers de terre.

Masse fraîche:

masse fraîche, fixée au formol, tube digestif plein = m.p.h. masse fraîche, fixée au formol, tube digestif vide = m.v.h.

Prélevat :

Portion de l'espace - temps, isolée pour obtenir une donnée d'une variable (Bouché, 1975).

Turricules: du latin: turris, la tour; formation diminutive calquée sur mons→monticulum. Fécès rejetés à la surface du sol par les anéciques.

ANNEXE nº 2 : Milieu de culture pour Synechococcus cedorum (Nägeli, 1849).

Solutions mères:

HCO3 Na	84 g/2000 ml	en prélever	200 ml
K ₂ HPO ₄	50 g/100 ml	en prélever	1 ml
Na NO3	25 g/100 ml	en prélever	10 ml
M _q SO ₄ , 7H ₂ O	15 g/100 ml	en prélever	1 ml
Ca Cl ₂	0,4 g/100 ml	en prélever	10 ml
Fe SO ₄	0,1 g/100 ml	en prélever	10 ml
EDTA	0 , 8 g/100 ml	en prélever	10 ml

Ajouter 1 ml de la solution A_5 et 1 ml de la solution B_6 , compléter à 1 l avec de l'eau permutée.

Solution A5 dans 11:

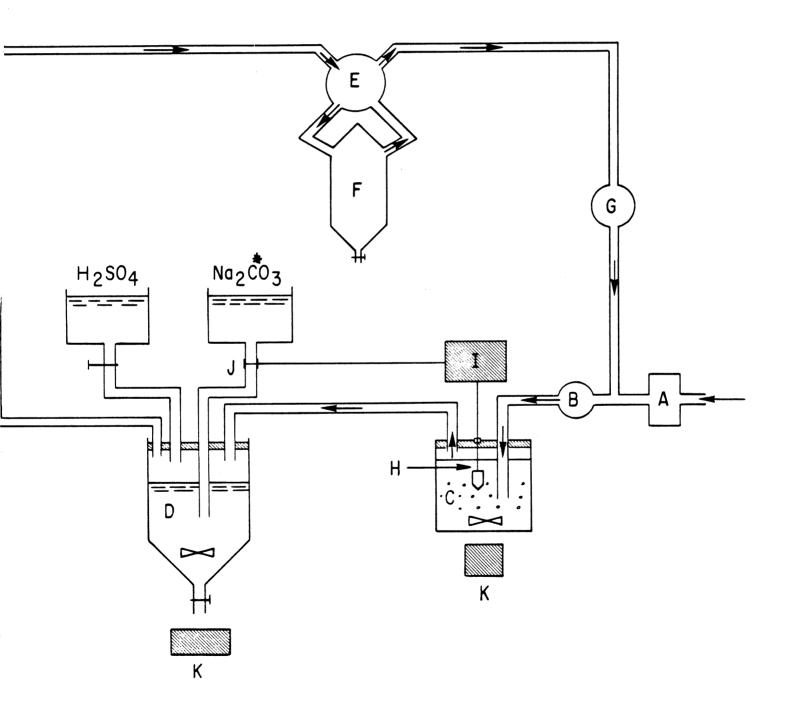
H ₃ BO ₃	2,860 g
MnCl ₂ , 4H ₂ 0	1 , 810 g
SO ₄ Zn, 7H ₂ 0	0 , 222 g
Na ₂ MOO ₄ , 2H ₂ O .	0,391 g
SO ₄ Cu, 5H ₂ O	0 , 790 g
(NO ₃) ₂ CO ₂ 6H ₂ O .	0,049 g

Solution B₆ dans 11:

citrate de fer	1 , 625 g
Fe SO4	0 , 625 g
perchlorure de fer .	0,625 g

ANNEXE nº 3: Schématisation de l'appareil du culture utilisé pour le marquage au 14C de la souche d'algues.

A = filtre et clapet anti-retour, B = manomètre, C = fiole de culture, D = réacteur, E = vanne à 4 voies, F = réserve de 2 litres, G = pompe, H =éléctrode, I = pH mètre, J =électrovanne, K =agitateur magnétique.



ANNEXE nº 4: Destruction de la matière organique à l'aide de l'eau oxygénée électrolytique.

Principe: La matière organique du sol est oxydée par de l'eau oxygénée électrolytique. Cette dernière s'évapore après chauffage.

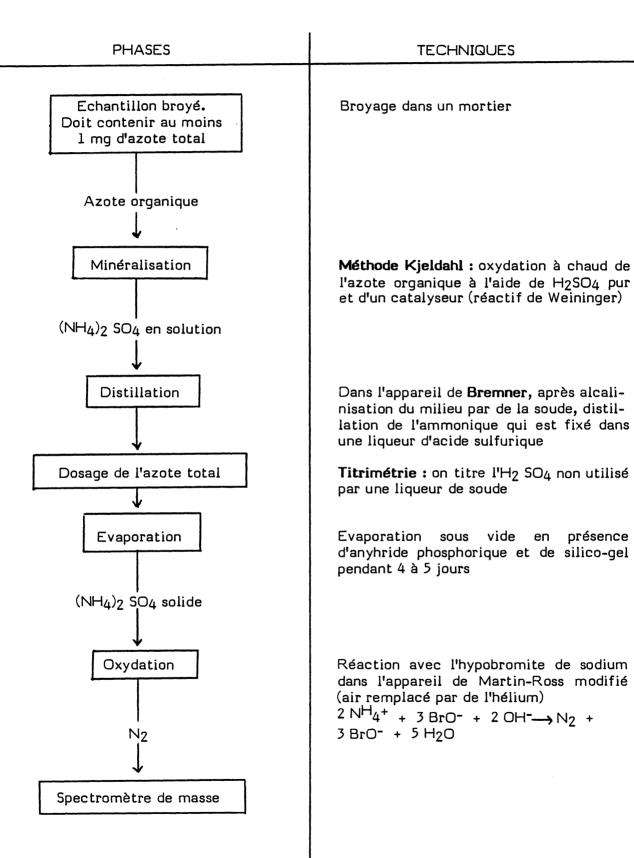
Méthode: - Pour 100 g de terre fine, humecter l'échantillon avec de l'eau permutée, puis ajouter 100 ml d'eau oxygénée électrolytique à 110 volumes et 150 ml d'eau permutée.

Bien mélanger et laisser l'attaque se produire pendant 6 heures.

- Ajouter après ce laps de temps, 50 ml d'eau oxygénée électrolytique et porter sur une plaque chauffante à 80° C. L'attaque à chaud se produit jusqu'à ce que le liquide surnageant devienne incolore (environ 48 heures).

- Filtrer à chaud puis rincer la terre.

ANNEXE nº 5 : Résumé des différentes phases et techniques utilisées lors du dosage de l'azote 15 contenu dans les échantillons.



ANNEXE nº 6: Préparation des échantillons contenant du ¹⁴C, en vue de leur dosage au compteur à scintillation liquide.

- . Echantillon broyé dans un mortier puis placé dans une fiole de verre (fiolle Milli 20 de Lumac) d'une contenance de 20 ml.
- . Introduction dans la fiole d'un liquide solubilisant (Lumasolve) contenant un sel quaternaire d'ammonium en raison de 1 ml pour 0,2 g de tissus sec. La solubilisation dure 30 minutes environ et se déroule dans une étuve à 50° C.
- Apport du liquide scintillant (Lipo-luma) 90 % en volume du contenu de la fiole.
- . Dosage immédiat après refroidissement à l'aide du compteur à scintillation liquide de type Rack Beta de LKB Wallac. Chaque échantillon est analysé 2 fois. La valeur minimale dosable avec l'apparail est de 100 dpm et la valeur maximale est de 100.000 dpm.

B-: particule B-émise par le radioisotope

Tol: molécule de Toluène

S: scintillateur

*: indique que la molécule correspondante est dans un état électronique excité

Fournisseur des produits : Lumac S.A.R.L. 32 rue Caumartin - 75009 PARIS

ANNEXE nº 7: Principe de la méthode d'ajustement à partir du programme Nelder - Mead.

Le problème est de trouver les valeurs de n paramètres Pi, d'un modèle f_{p_i} (x) tel que la courbe représentant le modèle soit la plus proche possible de la courbe expérimentale $y_i = f(x_i)$.

Le critère de "proximité" entre les 2 courbes peut être apprécié de plusieurs façons. Une des plus utilisée est la valeur d'une fonction du type :

$$F_{Pi} = \xi_j \left(f_{Pi} (x_j) - y_j \right) 2$$

La fonction F est progressivement minimisée à l'aide d'une procédure de recherche séquentielle développée par Nelder et Mead (1965).

Son intérêt réside dans le fait suivant : les variations de F sont suivies au fur et à mesure que la fonction approche de son minimum.

Plusieurs étapes sont nécessaires :

Etape 1:

La fonction F est considérée comme une fonction à n variables indépendantes. Elle est évaluée à partir de n+1 paramètres (po, ..., pn) dans l'espace des variables. Si n=2, F est évaluée à partir des 3 sommets d'un triangle. Cet ensemble s'appelle le simplex.

Etape 2:

Les valeurs de F étant évaluées à tous les sommets du triangle, le sommet Pn ou F accuse la valeur maximale est réfléchi à travers la centroīde p des autres sommets afin d'obtenir un nouveau point d'essai p* dont ses coordonnées sont définies par :

$$p^* = p + \sqrt{(p - ph)}$$

Etape 3:

- si la valeur de F* en p* correspond à un nouveau minimum, il est possible de passer directement à l'étape 4. Si ce n'est pas le cas et si la comparaison de F* avec toutes les autres valeurs de F montre que F* ne correspond pas à la plus grande valeur de F, ph est remplacé par p* et il est possible de passer directement à l'étape 6.

- si la comparaison donne F* égal à Fh, il faut alors remplacer ph par p* et se rendre à l'étape 5.

- si F* > Fh, se rendre à l'étape 5.

Etape 4:

Un nouveau point d'essai p** est alors défini de la façon suivante :

$$p^{**} = \overline{p} + \chi (p^* - \overline{p})$$

Si à F^{**} correspond un nouveau minimum, pn est remplacé par p^{**} et les calculs se continuent dans l'étape 6.

Dans le cas échéant, pn est remplacé par p* avant de passer à la phase suivante.

Etape 5:

Un autre point d'essai p** est défini par la contraction du simplex :

$$p^{**} = \bar{p} - \beta (\bar{p} - ph)$$

- si F** est plus petit que Fn, ph est remplacé par p**

- si F** est plus grand que Fn, la contraction du simplex n'est pas bonne. Dans ce cas, tous les points sont alors ramenés vers le point pe auquel correspond la valeur minimale de F par la relation

$$pi = pi + ph$$

Etape 6:

Il faut vérifier que le minimum de la fonction F soit atteint. Pour cela le critère utilisé est la comparaison de l'écart-type des valeurs de F à une valeur prédéterminée.

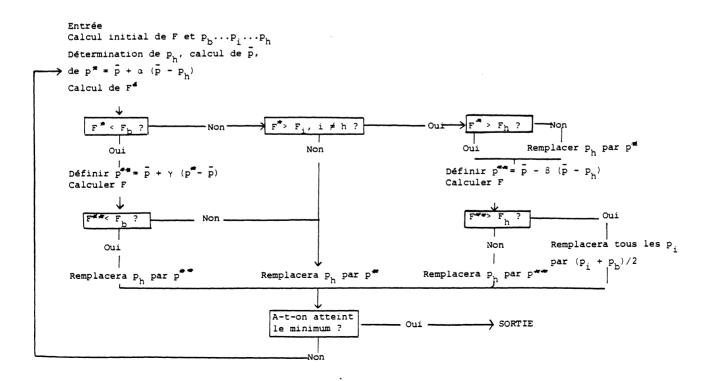
L'écart type est défini par la relation suivante :

$$SD^2 = \begin{cases} i & (\underline{F}i - \overline{F})^2 \end{cases}$$

Si SD est supérieur à la valeur prédéterminée, les calculs sont à recommencer depuis l'étape 2.

Si SD est inférieur ou égal à la valeur prédéterminée, le minimum de F est atteint et les coordonnées de pe où F est minimale sont retenues comme paramètres.

Les valeurs données par Nelder et Mead pour les coefficients \propto , β et δ sont respectivement 1; 0,5; 2.



ANNEXE nº 8: Ajustement du transfert d'azote lombricien aux plantes

Nous avons étudié dans la 4ème partie, l'incorporation dans le compartiment végétal de l'azote d'origine lombricienne (Np).

A partir des résultats, fournis par le tableau nº 9 (ramenés à 1 g d'azote initial par m²), nous allons essayer d'ajuster une courbe théorique d'équation connue.

L'allure générale de la courbe que l'on peut dresser à partir de ces résultats, suggère une droite

$$y = ax + b$$

Nous avons alors testé la meilleure référence des paramètres a et b en exprimant x en jours

$$y = ax$$
 SCE = 32831,1
 $y = ax + b$ SCE = 19646,6

L'adoption des degrés-jour pour x, plus conforme au rythme de croissance et probablement à l'assimilation végétale, améliore cette courbe simpliste.

$$y = ax + b$$
 où x est exprimé en degrés-jour SCE = 15898,7

En fait, nous savons que durant l'expérience seulement 1000 mg de ¹⁵NL sont disponibles et que cette masse s'épuise. Nous avons alors adopté une loi tenant compte de cette première exigence

$$y = 1000 - e^{ax + b}$$
 SCE = 11984,

mais dont l'origine, en degrés-jour, n'est pas nulle ; nous avons donc imposé cette dernière constante.

$$y = 1000 - e^{ax} + 6,9077$$
 SCE = 12103,5

Sachant que les lombriciens (cf. 2.4.3. : calcul des débits) tendent à libérer l'azote selon une exponentielle négative en deux termes et que d'autre part, il existe des excrétats azotés relativement assimilables (NH4+), ou moins rapidement assimilables (mucopolysaccharides, protéines, ...), nous avons recherché une exponentielle double :

$$y = 1000 - (1000 - e^{ax + b} + e^{cx + d})$$
 SCE = 12103,5

Cette erreur ne se réduit pas si l'on cherche à décaler l'origine de la 2^{ème} exponentielle (un certain "retard" à l'absorption de l'azote moins assimilable pouvant être soupçonné):

$$y = 1000 - (1000 - e^{ax} + b + e^{c(x + e)} + d)$$
 SCE = 12103,0

Une étude attentive des premiers points expérimentaux montre toutefois que, pour partie, ceux-ci s'ajustent selon une exponentielle assez bonne :

$$y = a - eax + b$$

avec les 3 premiers points (jours 0, 1, 2) SCE = $2,24 \times 10^{-10}$ avec les 4 premiers points (0, 1, 2, 3) SCE = 418 avec les 5 premiers points (0, 1, 2, 3, 4) SCE = 1600

Ceci conduit à l'hypothèse que l'azote libéré très rapidement par les lombriciens est assimilé par les plantes selon deux dynamiques différentes :

- 1) Selon une loi exponentielle pour les tous premiers jours
- 2) Ensuite, pour partie, selon une loi différente.

Nous avons alors testé la loi logistique qui conduit souvent à un bon ajustement des données en dynamique des populations dans des milieux à ressources limitées et à population croissante (Verhulst, 1845).

1) En considérant que la dynamique de cette deuxième fraction d'azote répond avec un certain "retard" et que x=0 pour cette fraction azotée ne correspond pas à un $o_j=0$

$$y = y_1 + y_2$$
 où y_1 est de la forme $A - e^{bx} + c$

$$y_2 = \frac{K}{1 + e^c - d(x+f)} - \frac{K}{1 + e^c - df}$$

avec
$$x = 0 \longrightarrow y = 0 \longrightarrow A = e^b$$

$$x \rightarrow 0 \longrightarrow y \rightarrow 1000 \longrightarrow A + K \frac{-K}{1 + e^{c} - df} = 1000$$

$$y = 1000 + K \frac{(e^{c} - df - 1)}{(e^{c} - df + 1)} - e^{ax} + Log \left(1000 + K \frac{c - df}{1 + e^{c} + df}\right) + \frac{K}{1 + e^{c} - d(x+f)}$$

Un tel ajustement conduit à une réduction de l'erreur, avec un SCE = 5074.

2) En considérant que la dynamique biologique régulant les transformations de l'azote du compartiment lent est une courbe logistique dont la régulation commence à x=0 (°j=0). L'opération, respectant les mêmes exigences à x=0 et tendant vers l'infini est alors

$$y = e^{b} - e^{ax} + b + \left(\frac{1000 - e^{b}}{e^{c}}\right) \left(\frac{1 + e^{c}}{1 + e^{c} - dx} - 1\right)$$

Nous obtenons pour cette équation le meilleur ajustage de nos données SCE = 3747 dont l'erreur relative moyenne des points est 6,7 %. Ces erreurs variant de $0 \ a \ 18$ %.

ANNEXE nº 9: Fournisseurs des produits utilisés.

. Vert menthe E:

Dragoco SARL, 13 rue Madeleine Michelis - 92522 Neuilly-Sur-Seine.

 Lipoluma (liquide de scintillation) et Lumasolve (dissolution des matières organiques)

Lumac SARL, 37 rue Caumartin - 75009 PARIS

. Carbone 14

laboratoire de Biochimie du Centre d'Etudes Nucléaires de Saclay, Boîte postale n° 2 - 91000 Gif-Sur-Yvette

ANNEXE nº 10: Emanation azotée mesurée au laboratoire - Ajustement à partir d'une simple exponentielle

Paramètres optimaux:

Paramètre 1: - 0,0833835659

Paramètre 2: 2,17447095

Valeurs calculées et écarts

nº PT	X	Y exp	Y cal	ERR
1	0,000	9,4	8,7975278	0,6024722
2	2,000	7,3	7,4461991	0,1461991
. 3	4,000	6, 0	6,3024388	0,3024388
4	6,000	4,8	5,3343638	0,5343638
5	14,000	3,0	2,7376544	0,2623456
6	20,000	2,0	1,6599714	0,3400286
7	26,000	1,3	1,0065204	0,2934796

ANNEXE nº 11: Emanation azotée mesurée au laboratoire - Ajustement à partir d'une double exponentielle

Paramètre 1: - 0,0608290775

Paramètre 2: 1,90388472
Paramètre 3: - 0,368392
Paramètre 4: 0,9811268

Valeurs calculées et écarts

nº PT	× (1)	Y exp	Y cal	ERR
1	0,000	9,4	9,3793780	0,020622
2	2,000	7,3	7,2198681	0,0801320
3	4,000	6, 0	5,9734548	0,0265452
4	6, 000	4,8	4,9520569	0,1520569
5	14,000	3,0	2,9795616	0,0204384
6	20,000	2,0	1,9900696	0,0099304
7	26,000	1,3	1,3805590	0,080559

THÈSE de L'UNIVERSITÉ DE LYON I (SCIENCES)

NOM: FERRIERE	DATE de SOUTENANCE			
(avec précision du nom de jeune fille, le cas échéant)				
Prénoms : GERARD	13 JUIN 1986			
TITRE: Mouvements naturels des éléments dans une prairie : quantification des échanges d'azote entre lombriciens, sol et plantes.				
NATURE :	Numéro d'ordre : 1418			
DOCT. DOCTEUR- DOCTORAT DOCTORAT de d'UNIV. INGENIEUR D'ETAT 3e CYCLE Spécialité:				
Cote B.I.U Lyon : T 50/210/19 / et bis	CLASSE:			
CLASSE: MÉSUMÉ: Grâce à une méthode mise au point dans cette thèse, il a été possible de megurer, en conditions écologiques, l'émanation azotée d'un lombricien: Nicodrilus longus longus (Ude, 1860). Probablement pour la première fois en pédobiologie, il a été également possible de suivre qualitativement le transfert d'un élément chimique à partir d'un compartiment animal vers un autre compartiment vivant: la plante. Ce transfert lombricien-plante s'est avéré être, dans les conditions pédoclimatiques de l'expérience, univoque et proche de 100 %. Entre ces 2 compartiments vivants, un compartiment de transfert comportant vraisemblablement des peuplements microbiens et des fractions extramétaboliques a globalement été défini. Au cours de l'expérience, il s'est avéré que le stade (adulte) de l'espèce considérée, a fourni à lui seul environ 25 % des besoins azotés des plantes, très probablement à partir de la forme ammoniacale. Si ce résultat est extrapolé à l'ensemble du peuplement lombricien d'une prairie, c'est environ 80 % des besoins végétaux qui ont été satisfaits.				
HOTS-CLES: Anelidae - lombricidae - Nicodrilus longus - Pra	airie permanente - Azote			
Carbone - 15N, 14C - Technique de marquage - Modélisation Echange animaux-plantes.				
aboratoire (s) de recherches : Laboratoire d'écologie végétale				
Bernard, I yon - Laboratoire de Zooécologie, C.E.P.E., Mor				
Directeur de recherches : R. BARDIN				
Président de jury :				
R. BARDIN, M.B. BOUCHE, F. DI CASTRI, C. At GOUNOT, L. SALZAC, R. WAREMBOURG.	GASPAR			

CET IMPRIME DOIT FIGURER EN DERNIERE PAGE DE CHAQUE THESE (ne pas compléter la Cote B.I.U. et CLASSE) •