Pedobiologia 37, 178-192 (1993) Gustav Fischer Verlag Jena

Influence de la qualité de la litière apportée à *Lumbricus terrestris* L. sur la dynamique de l'azote et la production végétale

Rasheed Hameed, Jacques Cortez et Marcel B. Bouché

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Centre Louis Emberger – Route de Mende, B. P. 5051, 34033 Montpellier Cedex, France

Summary. Nitrogen transfer from two different litters (C/N = 9.5 and 42,6) to plants was estimated and followed, in microcosms, with or without earthworms ($Lumbricus\ terrestris\ L.$), for 89 and 113 days depending the kind of litter. In these experimental conditions, three principal results were obtained. (1) Accumulation in soil of total mineral nitrogen and nitrogen coming from litter with low C/N litter and earthworms; (2) With low C/N litter the percentage of nitrogen from litter was very close with or without $Lumbricus\ terrestris\ (18,2\%\ and\ 19,8\%)$. In contrast, with high C/N litter, these proportions were always higher with earthworms (17,9% and 14,5% without animals); (3) With any of the two litters, the earthworms enhanced the N accumulation but decreased the plant production. To explain this last observation, the authors suggested four hypotheses: (1) Root eating by earthworms, (2) vegetation decrease by NH_4^+ plant absorption, (3) physiological inhibition of plant growth and (4) complexation of nutrients in microbial products.

Key words: Earthworms, *Lumbricus terrestris* L., *Lolium perenne* L., nitrogen transfer, plant production, microbial biomass

Introduction

Le rôle bénéfique des lombriciens dans les nombreux mécanismes se déroulant dans le sol n'est plus à démontrer. Ainsi, ils interviennent aussi bien au niveau de la fertilité et de la structure des sols, des vitesses d'infiltration des eaux (Slater & Hopp, 1947; Satchell, 1958; Ehlers, 1975; Lee, 1985) qu'au niveau du cycle du phosphore et de l'azote (Sharpley et al., 1979; Syers et al., 1979; Cortez & Bouché, 1987), de la croissance des plantes et du rendement des cultures (Edwards & Lofty, 1972, 1978).

Comme l'homme peut agir sur la gestion de l'espace et sur le choix du type de végétation, donc de litière produite, il serait intéressant de savoir si la qualité de la litière pourrait induire une augmentation de la biomasse lombricienne qui favoriserait la croissance végétale. Dans cet article, nous nous sommes attaché à prendre en compte la qualité de la litière.

Rhee (1963) indique que les vers de terre consomment préférentiellement des litières à C/N faible. Par ailleurs, nous avons montré (Cortez & Hameed, 1988; Cortez et al., 1989) que leur palatabilité était fonction de leur teneur en azote disponible et de leur degré de maturation préalable dans le sol. Bouché & Ferrière (1986), en montrant un taux de renouvellement élevé de l'azote corporel, indiquent, du même coup, la dépendance de l'espèce en cause (Nicodrilus longus longus) vis-à-vis de l'alimentation azotée. Il est donc

Correspondence to: J. Cortez

178 Pedobiologia 37 (1993) 3

- Flaig, W., Beutelsbacher, H., Rietz, E. (1975) Chemical composition and physical properties of humic substances. In: Gieseking, J. E. (ed.), Soil components, Vol. 1. Organic components. Springer, Berlin, pp. 1–211.
- Hassett, D. J., Bisesi, M. S., Hartenstein, R. (1988) Earthworm peroxidase: Distribution, microbial action and molecular weight. Soil Biol. Biochem. 20, 887–890.
- Jenkinson, D. S. (1971) The accumulation of organic matter in soil left uncultivated. Rep. Rothamsted Expl. Stn. 1970, Pt. 2, 113-137.
- Kirk, T. K., Farrell, R. L. (1987) Enzymatic 'combustion': The microbial degradation of lignin. Ann. Rev. Microbiol. 41, 464-505.
- Kögel, I., Ziegler, F., Zech, W. (1988) Lignin signature of subalpine rendzinas (Tangel rendzina and moder rendzina) in the Bavarian Alps (West Germany). Z. Pflanzenernaehr. Bodenk. **151**, 15–20.
- Martin, A. (1991) Short-term and long-term effects of the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (Megascolecidae, Oligochaeta) of tropical savannas on soil organic matter. Biol. Fertil. Soils 11, 234–238.
- Melillo, J. M., Aber, J. D., Linkins, A. E., Ricca, A., Fry, B., Nadelhoffer, K. J. (1989) Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: Plant litter to soil organic matter. Plant Soil 115, 189-198.
- Neuhauser, E., Younell, C., Hartenstein, R. (1974) Degradation of benzoic acid in the terrestrial crustacean *Oniscus asellus*. Soil Biol. Biochem. **6**, 101–107.
- Neuhauser, E., Hartenstein, R. (1976) Degradation of phenol, cinnamic acid and quinic acid in the terrestrial isopod *Oniscus asellus*. Soil Biol. Biochem. **8**, 95–98.
- Neuhauser, E., Hartenstein, R., Conners, J. (1978) The role of soil macroinvertebrates in the degradation of vanillin, cinnamic acid, and lignins. Soil Biol. Biochem. 10, 431-435.
- Neuhauser, E., Hartenstein, R. (1978) Reactivity of macroinvertebrate peroxidases with lignins and lignin model compounds. Soil Biol. Biochem. 10, 341-342.
- Pepper, J. M., Baylis, P. E. T., Adler, E. (1959) The isolation and properties of lignins obtained by acidolysis of spruce and aspen woods in dioxane-water medium. Can. J. Chem. 37, 1241–1248.
- Reid, J. D. (1983) Effect of nitrogen sources on cellulose and synthetic lignin degradation by *Phanerochaete chrysosporium*. Appl. Environ. Microbiol. **45**, 838-842.
- Scheu, S. (1987) The influence of earthworms (Lumbricidae) on the nitrogen dynamics in the soil litter system of a deciduous forest. Oecologia 72, 197-201.
- Scheu, S. (1990) Changes in microbial nutrient status during secondary succession and its modification by earthworms. Oecologia 84, 351 358.
- Scheu, S., Wolters, V. (1991) The influence of fragmentation and bioturbation on the decomposition of ¹⁴C-labelled beech leaf litter. Soil Biol. Biochem. **29**, 1029 1034.
- Scheu, S. (1992) Decomposition of lignin in soil microcompartments: A methodical study with three different 14-C labelled lignin substrates. Biol. Fertil. Soils 13, 160-164
- Scheu, S. (in press) Mixing of litter and soil by earthworms: effects on carbon and nitrogen dynamics

 a laboratory experiment. Acta Zoologica Fennica.
- Shaw, C., Pawluk, S. (1986) The development of soil structure by *Octolasion tyrtaeum*, *Aporrectodea turgida* and *Lumbricus terrestris* in parent materials belonging to different textural classes. Pedobiologia **29**, 327–339.
- Swift, M. J., Heal, O. W., Anderson, J. M. (1979) Decomposition in terrestrial ecosystems. Blackwell, Oxford.
- Wise, L. E., Murphy, M., d'Addieco, A. A. (1946) Chlorite holocellulose, its fractionation and bearing on summative wood analysis and on studies on the hemicellulosis. Paper Trade J. 122, 35–43.
- Ziechmann, W., Weichelt, T. (1977) Chemische Veränderungen am Lignin bei dessen Isolierung. Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd. **140**, 645-655.

probable qu'une litière qui contient une teneur élevée d'azote disponible sera consommée plus rapidement par ces animaux. L'énergie liée à ces phénomènes entraînera une augmentation des potentialités microbiennes, d'une part, par aération du sol et d'autre part, par une dispersion et une disponibilité des substrats énergétiques pour la microflore et les plantes.

Ce travail a donc eu pour but d'étudier en microcosmes (1) les transferts d'azote de la litière vers la plante, (2) la répartition de cet azote dans les différents compartiments du modèle, en présence ou en absence de lombriciens nourris avec deux types de litière (*Lolium perenne* L. à C/N 9,5 et 42,6) et (3) l'influence de ces paramètres sur la production végétale.

Matériel et méthodes

Expression des résultats

Les abréviations suivantes sont utilisées: $E\%-NH_4^+$, $E\%-NO_3^-$, E%-BM, E%-LB, E%-Pl, E%-LT sont respectivement les enrichissements en ^{15}N ($E\%=^{15}N/N^{l}$) des ions NH_4^+ , NO_3^- , de la biomasse microbienne, des lombriciens, des plantes et des litières; *N , $^*NH_4^+$, $^*NO_3^-$, C^*N indiquent que l'azote de ces composés provient uniquement de la litière; N^t et C^t = azote et carbone total; Nmin = azote minéral; $^\circN$ = azote provenant de la matière organique native du sol.

Caractéristiques du sol

Le sol utilisé est un sol brun acide prélevé sous prairie permanente. Sa texture est limono-argilo-sableuse sur la totalité du profil. Ses caractéristiques physico-chimiques sont les suivantes: argile 18,0%; limon fin 21,9%; limon grossier 17,9%; sable fin 12,1%; sable grossier 30,1%; C 4,15%; N 0,44%; C/N 9,4; pH H₂O 6,7.

Caractéristiques des lombriciens

L'espèce retenue pour cette expérience est un épianécique, *Lumbricus terrestris* L., dont la biomasse sur le terrain est de 128 g·m⁻². Les vers de terre adultes ont été capturés par la méthode au formol (Raw, 1959). Après un premier tri sur le terrain, les lombriciens de l'espèce *Lumbricus terrestris* sont rincés plusieurs fois à l'eau, placés dans du sol à 14 °C et pF 3 (= 0,098 MPa) et nourris pendant 3 à 4 semaines pour leur permettre de retrouver des conditions d'activité optimale. Après élimination des juvéniles, les lombriciens adultes sont nettoyés à l'eau, essuyés à l'aide de papier filtre et pesés au moment de leur introduction dans les microcosmes.

Caractéristiques des litières

Deux litières marquées au ¹⁵N et de C/*N différents (9,5 et 42,6) ont été utilisées. Ces litières sont constituées par des parties aériennes de ray-gras (*Lolium perenne* L.) cultivé en solution nutritive enrichie en ¹⁵N depuis la germination. Ces parties aériennes ont été récoltées après respectivement 30 et 80 jours de culture. Après séchage des plantes à l'étuve, à 60 °C pendant 36 h, les parties aériennes sont hachées entre 2 et 5 mm et ajoutées aux microcosmes au fur et à mesure du besoin des lombriciens. La litière la plus jeune, de C/*N 9,5, renferme environ 32% de son azote sous forme de NO₃ intravacuolaires (13 mg N-NO₃ g⁻¹·ms de plante). Par contre, la litière à C/*N 42,6 ne contient pratiquement pas d'azote nitrique. E% des deux litières est de 10,3%.

Dispositifs expérimentaux

Après élimination des racines et des cailloux, le sol (horizon Ah) est séché à l'air, tamisé à 2 mm, réhumidifié à pF 3 (= 0,098 MPa) et réparti dans 32 bocaux d'une capacité de 1,51 à raison de 1 kg de terre humide par bocal. Chaque pot a reçu 15 graines de *Lolium perenne*. La diversification des microcosmes s'est effectuée après apparition des plantules.

Pour évaluer l'activité lombrico-microbienne, 12 bocaux ont reçu un ver de terre et une quantité de litière de C/*N 9,5 déposée à la surface de chaque microcosme. A titre de comparaison, 4 autres pots avec vers de terre ont reçu la même quantité de litière de C/*N 42,6. La quantité de litière ajoutée à chaque microcosme représentait au départ 10% du poids frais de l'animal; elle a été ensuite apportée au fur et à mesure du besoin des lombriciens. Ces microcosmes ont été désignés par (SPVL). Pour évaluer l'activité due aux seuls microorganismes du sol, les 16 pots restants ont reçu la même quantité de litière sans ver de terre (12 pots avec litière C/*N 9,5 et 4 pots avec litière C/*N 42,6). Ces microcosmes ont été désignés par (SPL).

Les bocaux, enveloppés dans du papier aluminium pour maintenir la partie sol à l'obscurité, ont été placés en serre dans un bac dans lequel circule en permanence de l'eau maintenue à 14 °C. Cette température du sol est en effet considérée comme la température d'activité optimale de *Lumbricus terrestris*. La température de l'atmosphère de la serre évolue entre 18 °C la nuit et 24 °C le jour. L'humidité du sol est contrôlée périodiquement et réajustée si nécessaire. Les masses de litière, les quantités de N^t, ¹⁵N et *N apportées aux différents microcosmes sont indiquées dans le tableau 1 en fonction du C/*N des litières. Dans chaque microcosme, la masse de ver de terre de début et de fin d'expérience est indiquée dans le tableau 2. Les microcosmes contenant de la litière à C/*N 9,5 ont été sacrifiés après 21, 35, 49, 69, 89 et 113 jours à fin d'analyses. Par contre, ceux contenant de la litière à C/*N 42,6 ont été sacrifiés après 21, 35, 69, et 89 jours pour des raisons d'ordre technique.

Méthodes analytiques

 N^{t} a été déterminé selon la méthode Kjeldahl. L'azote minéral du sol (N-NH₄⁺ et N-NO₃⁻ échangeable) a été extrait par agitation des échantillons de sol en présence de $K_{2}SO_{4}$ 0,5 M (p/v = 3/1) pendant

Tableau 1. Quantités d'azote $(N^t, {}^{15}N$ et *N) apportées aux microcosmes au cours du temps avec les deux types de litière. Les colonnes 1, 4, 5, 6, 9, 10 sont exprimées en mg/pot. Les colonnes 2 et 7 sont exprimées en mg \cdot g $^{-1}$ ms. Les colonnes 3 et 8 représentent l'enrichissement en ^{15}N des litières (en %)

Temps (jours)	C/*N = 9.5										
	Masse totale apport	N ^t	Е%	Masse ¹⁵ N apport	Masse *N apport (5)						
	(1)	(2)	(3)	(4)							
0	0										
21	1500	41,0	10,3	6,33	61,28						
35	2100	41,0	10,3	8,67	83,93						
49	2400	41,0	10,3	10,14	98,16						
69	3800	41,0	10,3	16,05	155,37						
89	4350	41,0	10,3	18,16	175,80						
113	4750	41,0	10,3	20,60	194,19						

Temps	C/*N = 42.6									
(jours)	Masse totale apport	N ^t	E%	Masse ¹⁵ N apport	Masse *N apport					
	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)					
0	0									
21	1500	9,5	10,3	1,27	12,29					
35	2100	9,5	10,3	2,15	20,81					
69	3800	9,5	10,3	3,57	34,56					
89	4350	9,5	10,3	4,06	39,30					

30 minutes. NH₄⁺ et NO₃⁻ sont distillés à chaud par entraînement à la vapeur et dosés en colorimétrie selon la méthode de Berthelot. Les distillats contenant du ¹⁵N sont acidifiés à pH 3 pour prévenir les pertes d'azote sous forme de NH₃ et sont évaporés à sec sur une plaque chauffante à 70 °C. ¹⁵N₂ gazeux est préparé à partir des sels de ¹⁵NH₄⁺ par oxydation en présence d'hypobromite de lithium (Rittenberg et al., 1948). Les enrichissements isotopiques sont déterminés par spectrométrie optique (Guiraud & Fardeau, 1980). Les mesures de C^t ont été effectuées au Carmograph. C et N de la biomasse microbienne ont été estimés respectivement selon les méthodes de Jenkinson & Powlson (1976) et de Brookes et al., (1985).

Résultats

Azote minéral dans le sol

Litières à C/*N 9,5: Les résultats (Fig. 1.I) montrent, en présence de lombriciens, jusqu'au jour 49, une accumulation importante d'azote minéral dans le sol principalement sous forme de NO₃ (environ 94% de Nmin total). A partir du 49ème jour, cette concentration en NO₃ diminue rapidement jusqu'au 69ème jour, puis plus lentement et atteint une valeur pratiquement nulle en fin d'expérience. Il semble donc qu'en présence de lombriciens, on assiste à une intense minéralisation de l'azote pendant la première partie de l'expérience mais, au 113ème jour, la totalité du Nmin présent a disparu.

La figure 1.II montre que *Nmin du sol (essentiellement sous forme de *NO₃) suit la même dynamique que N^t puisqu'il passe par un maximum au jour 49 pour décroître et s'annuler en fin d'expérience. Il faut cependant noter que le rapport *N/N^t (E%) des *NO₃ augmente régulièrement tout au long de l'expérience sauf au jour 113 (Tableau 2).

Si l'on compare E%-NH $_4^+$ et E%-NO $_3^-$ (Tableau 3), on constate qu'ils sont pratiquement les mêmes au jour 49, ce qui montre bien que les *NO $_3^-$ du sol proviennent de la nitrification de *NH $_4^+$ déjà présent dans le sol. Par contre au 89ème jour d'expérience on voit que E%-NH $_4^+$ est 5 à 6 fois plus faible que E%-NO $_3^-$. Ceci indique que les *NO $_3^-$ proviennent d'une autre source que celle de la minéralisation directe de NH $_4^+$ par les microorganismes du sol. Or, nous avons vu que la litière à C/*N 9,5 contenait une quantité de *NO $_3^-$ importante (environ 13 mg *NO $_3^-$ · g $^{-1}$ matière sèche de plante; E% = 10,3%), certainement concentrés dans les vacuoles des cellules. Nous pouvons donc en déduire qu'à cette période, les *NO $_3^-$ retrouvés dans le sol proviennent en grande partie de l'apport direct

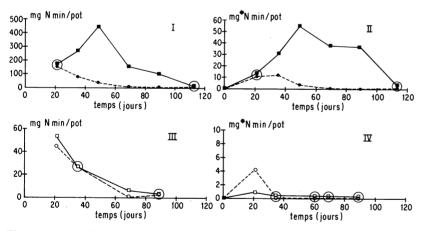


Figure 1. Dynamique de l'azote minéral total et de l'azote issu des litières (*N) dans le sol, en présence des deux types de litière (C/*N = 9.5 (I, II); C/*N = 42.6 (III, IV)), avec et sans lombriciens (respectivement traits pleins et tirets). Les points entourés indiquent que les valeurs ne sont pas significativement différentes.

des *NO₃ des cellules végétales introduites dans le sol par les vers de terre plutôt que de la minéralisation de la litière par le système lombrico-microbien.

En absence de lombricien (Fig. 1.I), les quantités de Nmin total et de *Nmin diminuent jusqu'au 113^{ème} jour et sont toujours beaucoup plus faibles qu'en présence de lombriciens. La quasi totalité de Nmin est sous forme de NO₃ et *NO₃. Il faut remarquer que E%-NO₃ varie au cours des prélèvements mais est toujours plus bas en absence de lombricien (Tableau 3).

Tableau 2. Evolution de la biomasse lombricienne au cours du temps dans les microcosmes à lombriciens nourris avec les deux types de litière. Les colonnes 2, 4, 5 sont exprimées en $mg \cdot g^{-1}$ ms, les colonnes 6, 7 et 10 en g et la colonne 9 en mg. # = Lombricien non retrouvé

Temps (jours)	N^{t}	E%	¹⁵ N	*N	Masse fraîche début exp	Masse fraîche fin exp	gain biomasse (%)	*N assimilé par ver	Masse sèche fin exp
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
21	54,81	0,13	0,07	0,71	3,600	3,650	1,39	0,65	0,92
35	54,81	1,36	0,75	7,23	4,500	5,020	11,83	9,11	1,26
49	54,81	1,28	0,70	6,82	4,400	4,950	12,36	8,45	1,24
69	54,81	2,60	1,43	13,84	4,100	4,895	19,39	17,02	1,23
89	54,81	3,73	2,04	19,84	4,650	4,990	7,31	24,81	1,25
113	54,81	3,82	2,09	20,33	3,950	6,130	61,80	31,31	1,54
21	54,81	1,28	0,70	6,79	2,950	3,400	15,25	5,84	0,86
35	54,81	1,49	0,82	7,91	3,100	5,050	62,90	10,05	1,27
69	54,81	2,20	1,21	11,71	2,850	4,750	66,32	13,93	1,19
89	#	#	#	#	#	#	#	#	#

Tableau 3. Evolution, en fonction du temps, de l'enrichissement en ^{15}N (exprimé en %; E% = $^{15}N/N^i$) dans les différents compartiments, avec et sans lombriciens et en présence des deux types de litière. Pl = plantes; BM = biomasse microbienne; LB = lombriciens; nd = non déterminé

C/*N 9,5											
Temps (jours)	Avec 1	ombricie	ns		-	Sans lombricien					
	Pl	BM	LB	NH ₄ ⁺	NO ₃	Pl	BM	NH ₄	NO ₃		
21	2,20	0,69	0,13	0,00	0,89	1,71	1,22	0,00	0,86		
35	1,68	1,23	1,36	0,00	1,20	2,16	0,87	0,87	1,69		
49	2,03	1,17	1,28	1,20	1,22	2,64	0,55	1,48	0,80		
69	2,74	1,50	2,60	0,00	2,50	2,43	0,83	0,00	0,30		
89	2,68	1,87	3,73	0,59	3,30	3,20	1,06	0,00	1,48		
113	3,42	1,45	3,82	2,99	2,40	3,22	0,59	1,09	_		

Temps (jours)	Avec 1	ombricie		Sans lombricien					
	P1	BM	LB	NH ₄ ⁺	NO ₃	Pl	BM	NH ₄ ⁺	NO ₃
21	0,27	0,35	1,28	0,69	0,18	0,19	0,30	0,00	0,95
35	0,36	0,19	1,48	0,00	0,59	0,38	0,39	0,00	0,23
49	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
69	0,73	0,27	2,20	0,00	0,72	0,90	0,64	0,00	0,00
89	1,45	0,51	#	0,00	1,27	0,92	0,25	0,00	0,27
113	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd

Litière à C/*N 42,6: En présence ou en absence de lombriciens, nous constatons tout au long de l'expérience une accumulation très faible de Nmin et de *Nmin dans le sol avec ce type de litière (Fig. 1.III et Fig. 1.IV).

E%-NO₃ du sol augmente constamment en présence de vers de terre (de 0,18% à 1,27% en fin d'expérience) mais diminue en leur absence (de 0,95% à 0,27%; Tableau 3). Lorsque les animaux sont présents, il y a donc une minéralisation accrue de la litière qui libère par nitrification des *NO₃ dans le sol, ce qui provoque une augmentation de son enrichissement. Par contre, sans lombricien, la seule présence des microorganismes telluriques n'est pas suffisante pour décomposer aussi rapidement une quantité importante de litière à C/*N élevé, de telle sorte que la majorité des NO₃ du sol provient plutôt de la minéralisation de la matière organique native du sol (°N). Cet apport de °N entraîne donc une diminution de l'enrichissement de Nmin du sol (Tableau 3).

Compartiment plante

Production de biomasse végétale: Les figures 2 (I, II, III, IV) montrent que la biomasse végétale produite est toujours plus importante en absence de lombricien, quel que soit le rapport C/*N de la litière apportée. Ce phénomène se vérifie au niveau de la biomasse totale des plantes mais également au niveau des biomasses aériennes et racinaires. Or, on sait que les lombriciens peuvent, par leur métabolisme, augmenter la disponibilité en Nmin pour les plantes. D'une façon générale, lorsque N est abondant, les plantes investissent proportionnellement plus dans la partie aérienne (P_a) que racinaire (P_r) . En présence de lombriciens le rapport P_a/P_r est effectivement plus faible que sans lombricien (Fig. 3); Toutefois cette hypothèse n'a pu jouer qu'un rôle accessoire car la production végétale globale a diminué en présence de lombriciens alors que cette disponibilité en azote aurait dû induire une production plus élevée.

Origine de l'azote assimilé par les plantes

Litière à C/*N 9,5: La répartition du °N et du *N provenant respectivement du sol et de la litière est différente en présence ou en absence de lombriciens (Tableau 4). En effet, la

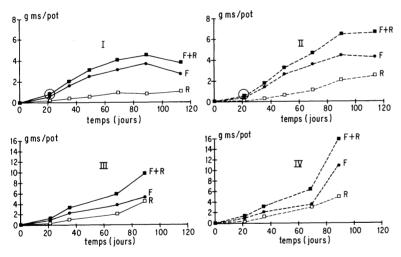


Figure 2. Production de la biomasse végétale de *Lolium perenne* en microcosmes, en présence des deux types de litière (C/*N = 9,5 (I, II); C/*N = 42,6 (III, IV)), avec et sans lombricien (respectivement traits pleins et tirets). F = feuilles; R = racines; F + R = feuilles + racines. Les points entourés indiquent que les valeurs ne sont pas significativement différentes.

Tableau 4. Répartition, en fonction du temps, des différentes formes d'azote dans les différents compartiments, avec et sans lombriciens et en présence des deux types de litière. Les résultats sont exprimés en mg/pot. # = lombricien non retrouvé

Avec lon	Avec lombriciens								Sans lombricien									
	Sol			Plante	;		Biom	asse bienne	Lomb	oriciens	Sol			Plante	:		Biom micro	asse bienne
Temps (jours)	NH ₄ ⁺	NO ₃	*N ^t	N ^t	*N ^t	°N	N ^t	*N ^t	N ^t	*N ^t	NH ₄ ⁺	NO ₃	*N¹	Ν ^ι	*N ^t	°N	Nt	*N ^t
21	5,0	164,9	12,7	38,2	8,2	30,0	60,3	4,1	50,4	0,7	1,4	152,1	10,6	25,7	4,4	21,4	68,1	8,1
35	14,8	255,7	29,5	99,0	16,0	82,9	77,6	9,2	69,1	9,1	14,6	61,1	11,3	83,0	17,9	65,2	96,9	8,2
49	30,0	418,2	53,2	137,9	27,7	110,2	83,8	9,5	68,0	8,5	5,0	29,9	3,6	119,0	29,3	89,6	82,0	4,4
69	7,9	146,6	35,1	158,2	39,0	119,2	52,1	7,6	67,4	17,0	0,0	4,3	0,1	153,0	35,1	117,9	80,8	6,5
89	7.2	97,6	35,8	173,1	44,7	128,5	80,8	14,7	68,5	24,8	0,0	1,2	0,2	133,6	42,5	91,1	75,2	7,7
113	10,4	1,1	3,8	105,1	35,1	70,0	71,9	10,1	84,4	31,3	4,6	0,0	0,5	123,0	38,6	84,4	76,8	4,4
21	2,2	51,4	1,1	56,4	1,3	55,1	85,3	2,9	47,1	5,8	0,4	44,1	4,0	55,9	0,9	55,0	79,9	2,3
35	18,4	7,6	0,4	81,5	2,4	79,0	93,6	1,7	69,6	10,0	17,0	10,4	0,2	76,9	2,6	74,4	99,7	3,8
69	0,0	6,1	0,4	92,8	6,2	86,6	80,1	2,1	65,2	13,9	0,0	0,0	0,0	60,3	5,0	55,3	68,5	4,3
89	0,0	2,8	0,4	95,9	11,6	84,3	84,0	4,1	#	#	0,0	1,7	0,1	143,8	9,7	134,1	80,6	2,0

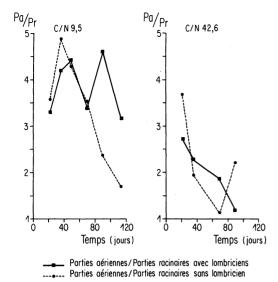


Figure 3. Dynamique du rapport Parties aériennes/Parties racinaires (P_a/P_r) des plantes (*Lolium perenne*) développées en microcosmes, en présence des deux types de litière (C/*N = 9,5) (I); C/*N = 42,6 (II), avec et sans lombriciens (respectivement traits pleins et tirets).

teneur globale des plantes en °N est toujours plus élevée avec vers de terre alors que les quantités de *N sont généralement voisines dans les deux cas. Ceci est l'indication d'une plus grande assimilation de °N du sol par les plantes en présence de vers de terre. Après 113 jours de culture, *N assimilé par les plantes est similaire en présence ou non d'animaux (18,2% et 19,8% de *N apporté) (Tableau 5). Ce résultat est dû à la différence de biomasse végétale qui, comme nous l'avons vu, est toujours plus importante en absence de lombricien. Par contre, la concentration de *N · g $^{-1}$ ms de plante est augmentée par la présence de vers de terre (Fig. 4).

Donc, dans le cas de litière à C/N faible, le lombricien favorise l'assimilation de l'azote par la plante tout en limitant sa production végétale.

Litière à C/*N 42,6: *N total assimilé par les plantes (Tableau 5) est, par contre, dans ce cas, plus important en présence de vers de terre (17,9% et 14,5% de *N apporté). Il en est de même pour les concentrations de $N^t \cdot g^{-1}$ ms et de *N $\cdot g^{-1}$ ms de plante toujours plus élevée avec lombriciens (Fig. 4).

Tableau 5. Répartition de *N (exprimé en % de *N apporté) dans les différents compartiments, avec et sans lombriciens et en présence des deux types de litière. Pl = plantes; BM = biomasse microbienne; LB = lombriciens; *Nsf # = *N calculé par différence. Il correspond au *N de la litière restée en surface

		Avec	lombri	ciens		Sans lombricien				
		LB	BM	Pl	*Nsol	*Nsf#	BM	Pl	*Nsol	*Nsf#
	*N/*Napporté (%) E%		5,1 1,45	18,2 3,42	,	25,3	2,3 0,59	19,8 3,22	20,4	57,5 —
,	*N/*N apporté (%) E%	40,5 2,20	-	17,9 0,73	15,6	19,9 -	12,3 0,64	14,5 0,91	14,8	58,4 -

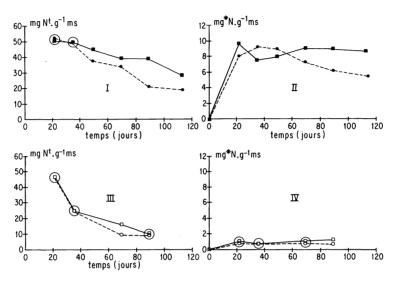


Figure 4. Dynamique de la concentration d'azote total (N^i) et d'azote issu des litières (*N), en présence des deux types de litière $(C/*N = 9.5 \ (I, II); C/*N = 42.6 \ (III, IV))$, avec et sans lombriciens (respectivement traits pleins et tirets). Les points entourés indiquent que les valeurs ne sont pas significativement différentes.

Discussion

Dynamique de l'azote minéral dans le sol

En présence de lombriciens, la chute de Nmin total présent dans le sol, entre les jours 49 et 113, pourrait s'expliquer par sa reprise et sa réorganisation à la fois par les plantes, les microorganismes du sol et les lombriciens. De plus, une partie de cet azote pourrait se retrouver dans l'humus de synthèse microbienne issu d'élaborats et de débris microbiens néo-formés. Sachant que, entre le 49ème et le 113ème, jour la diminution du Nmin du sol a été de 436,7 mg/pot (Tableau 4) et que, (1) le ver de terre a incorporé 16,3 mg de N soit 3,7%, (2) la plante a assimilé 36 mg de N soit 8,2% et (3) N réorganisé dans la biomasse microbienne a été négligeable, il s'en suit que la diminution totale de Nmin du système représente au moins 88% (il est en effet certain que la nitrification a continué durant cette période et la diminution du Nmin a donc été supérieure à la valeur de 436,7 mg/pot). Cette diminution de Nmin ne peut donc être due qu'à deux phénomènes: soit une perte de N par dénitrification, soit une réorganisation de ces NO₃ par la microflore tellurique suivie de l'émanation de cet azote dans le milieu à la mort des microorganismes (humus de synthèse microbienne). Par ailleurs, si on calcule le bilan de N^t en faisant la différence entre les entrées et les sorties (Tableau 6), on s'aperçoit que ces données sont comparables et diffèrent seulement de 3 à 4%. En conséquence, il n'y a pratiquement pas de diminution du N' entre le début et la fin de l'expérience. Nmin qui a disparu se retrouve donc dans le sol sous forme organique, dans la nécromasse après réorganisation des NO₃. L'hypothèse de la dénitrification de ces NO₃ est donc à exclure. Par contre, entre ces deux mêmes dates (49ème et 113ème jour), le tableau 4 montre que la diminution de *Nmin du sol (49,5 mg *N/pot), correspondant à celle de N^t décrite ci-dessus, n'a été que de 37,5% (18,5 mg *N/pot) puisqu'on retrouve respectivement dans la plante, le lombricien et la biomasse microbienne un surcroît en *N de 15,1% (7,5 mg *N/pot), 46,2% (22,9 mg *N/pot) et 1,2% (0,6 mg *N/pot). Cette diminution du *Nmin du sol ne peut s'expliquer, ici aussi, que par la réorganisation des *NO₃ sous forme de nécromasse et d'humus de synthèse microbienne.

En absence de lombricien, durant la croissance des plantes, la diminution de Nmin total du sol est de 148,9 mg/pot entre les jours 21 et 113. Or, durant ce laps de temps, le gain de N des plantes est de 97,2 mg soit 65,3% et celui de la biomasse microbienne de 8,6 mg soit 5,8%. Les différences observées ne s'élèvent plus qu'à 28,9% du Nmin présent au 21ème jour. Le tableau 6 indique, ici aussi, une différence de 1,8% entre les entrées et les sorties de N¹ du milieu. Ceci montre qu'il n'y a pratiquement aucune perte de N¹ durant l'expérience et ce résultat confirme l'hypothèse de la transformation du Nmin en humus de synthèse microbienne.

Croissance végétale

Contexte des interprétations: Il est certain que, dans le cadre de notre expérience, la présence de vers de terre semble avoir eu un effet plutôt négatif sur la croissance des plantes. Ces résultats peuvent peut-être s'expliquer par un excès voulu de la biomasse lombricienne que nous avons à peu près quintuplée par rapport à ce qui existe dans la nature. Cette surpopulation était initialement souhaitée pour une visualisation optimisée des mécanismes mis en jeu, mais, en contrepartie, cela a apparemment masqué l'effet lombricien. Nous avons vu cependant que le lombricien, malgré cet effet globalement négatif, a permis une stimulation de l'assimilation de N par les plantes. En effet, les teneurs en N^t · g⁻¹ ms de plante et en *N · g⁻¹ ms sont toujours plus élevées en présence de vers de terre (Figure 4). Cette production végétale plus faible a déjà été observée par Abbott & Parker (1981) sur Lolium rigidum L. mis en présence d'Allolobophora trapezoides. Ils émettent l'hypothèse que le lombricien aurait transformé le N organique relativement assimilable en formes moins disponibles pour les plantes. Nos résultats invalident cette hypothèse. Nous avons au contraire constaté, en début d'expérience, une accumulation de Nmin (Fig. 1.1) considérable en présence de lombriciens et particulièrement avec de la litière à C/*N 9,5. Pour notre part, nous émettons quatre hypothèses à savoir (1) une assimilation d'ions NH₄ par les plantes qui réduirait la biomasse végétale, (2) une consommation des racines vivantes par les lombriciens, (3) une inhibition d'ordre physiologique sur la croissance végétale et (4) une séquestration des éléments biogènes dans la nécromasse et l'humus de synthèse microbien. Examinons chacune d'entre elles.

Hypothèse 1. Inhibition due à l'abondance de NH_4^+ . Clarkson & Wagner (1979) ont démontré que lorsque la température des racines de Lolium perenne L. et de Lolium multiflorum L. se situe aux alentours de 14 °C dans un milieu contenant à la fois des ions NH_4^+ et NO_3^- comme seule source d'azote, l'absorption de NH_4^+ par les plantes est nettement favorisée. Salzac et al. (1987) indiquent d'autre part, que la nutrition ammoniacale évite aux plantes la dépense énergétique entraînée par la réduction des NO_3^- (de l'ordre de 15 à 16 $ATP \cdot mole^{-1} NO_3^-$) mais que les plantes alimentées en NH_4^+ ont généralement des productions de matière sèche plus faibles.

L'interprétation de ce phénomène fait appel à plusieurs hypothèses développées par Salzac et al. (1987), et notamment, celle relative à la nécessité pour les plantes d'investir en acides organiques solubles dans les vacuoles, pour compenser l'absence de NO_3^- .

Dans notre expérience, la température des racines a été maintenue en permanence à 14 °C pour que l'activité lombricienne soit optimale. Les ions $\mathrm{NH_4^+}$ provenant de la minéralisation de la litière mais surtout des excrétats lombriciens très riches en $\mathrm{NH_4^+}$ (Needham, 1957; Lee, 1983), se trouvent donc dans des conditions tout à fait favorables à leur assimilation par les plantes. Cette absorption d' $\mathrm{NH_4^+}$ aurait entraîné une moindre croissance de la biomasse végétale.

C'est dans les microcosmes ayant reçu de la litière à C/*N élevé et en présence de lombriciens que nous trouvons quelques arguments relatifs à cette hypothèse.

Le tableau 3 montre que, dans le cas de la litière de C/*N 42,6, les E% des différents compartiments du système étudié se classent dans l'ordre croissant: E%-BM < E%-Pl < E%-LB < E%-LT (10,3%). Ainsi la plante n'a pas pu assimiler que du *N provenant

de la minéralisation des litières par voie microbienne car elle n'aurait en aucun cas dépassé E%-BM. Elle a donc absorbé du N nécessairement plus enrichi en *N. De plus, cette litière de C/*N 42,6 ne contient pas de Nmin et nous avons émis l'hypothèse que la plante a assimilé directement une partie de *NH₄⁺ émané par les lombriciens, ce qui a conduit à une limitation de la croissance végétale.

Remarquons toutefois que, si ce phénomène peut effectivement intervenir ici, dans l'autre type de microcosme à lombriciens, il est inapparent et il ne peut pas expliquer la croissance végétale moyenne des microcosmes sans ver de terre à litière C/*N 9,5.

Hypothèse 2. Consommation de jeunes racines par les lombriciens. Nous avons vu que la biomasse racinaire est toujours plus faible en présence de lombriciens. Cette constatation apparaît nettement lorsqu'on étudie en fonction du temps la dynamique du rapport (P_a/P_r) (Fig. 3). Il est donc concevable que les vers de terre consomment une partie du système racinaire notamment les apex terminaux certainement plus appétents. De ce fait, pour renouveler en permanence son système racinaire, la plante a besoin d'énergie et C réinvesti constamment dans le système racinaire ne peut donc pas servir à augmenter la biomasse végétale.

C'est dans les microcosmes à lombriciens, en présence de litière à C/*N 9,5, que nous pouvons trouver des indications dans ce sens.

Le tableau 3 montre la dynamique des E% des différents compartiments de ces microcosmes en fonction du temps. On voit que E%-LB augmente au cours du temps et rejoint puis dépasse E%-Pl après 69 jours. Or, à partir de 69 jours, on constate que la croissance racinaire qui se poursuit nettement en absence de lombricien s'annule pratiquement en leur présence (Fig. 2.I et 2.II) et, corrélativement, dans ce dernier cas, on observe une augmentation du rapport P_a/P_r (Fig. 3). D'autre part, E%-BM n'atteint jamais E%-LB. Cela indique que les lombriciens ont consommé un substrat dont la teneur en *N est supérieure à celles des microorganismes et des produits de dégradation microbiens. Ils ont donc ingéré et assimilé soit des composés organiques issus de la litière soit des racines.

Etant donné que la biomasse racinaire est plus faible en présence de lombriciens, cela conforte l'hypothèse de la consommation des racines par les animaux: ce qui vient d'être montré expérimentalement (Cortez & Bouché, 1992). Comme nous l'avons indiqué précédemment, ce phénomène a certainement été amplifié par le fait que, dans notre expérience, le rapport biomasse lombricienne/masse de sol est relativement élevé.

Si cette hypothèse ne peut être écartée dans ce type de microcosme, elle n'est pas vérifiable dans ceux à lombriciens en présence de litière à C/*N élevé et n'explique évidemment pas les différences observées en absence de ver de terre.

Hypothèse 3. Inhibition physiologique de la croissance végétale. Les plantes ont l'aptitude à stocker une importante «consommation de luxe» d'azote notamment par accumulation des NO_3^- dans les vacuoles. On ne peut toutefois exclure un autre mécanisme, inconnu des auteurs, lié à un excès d'azote puisqu'il existe un lien étroit entre la réduction de la croissance des végétaux et l'abondance d'azote dans leurs tissus.

Le développement des plantes a aussi été influencé par la qualité de la litière apportée. En effet lorsque l'on compare les microcosmes sans ver de terre, en fonction des deux C/*N, on note que:

- 1) La quantité de racines est environ 2,5 fois plus importante avec la litière à C/*N 42,6. Ceci est normal car, du fait d'une plus faible disponibilité d'azote dans la litière, la plante développe un chevelu racinaire plus important.
- 2) En présence de litière à C/*N 42,6, E%-BM est plus faible que E%-Pl, mais, du fait de l'accroissement du système racinaire, donc de l'activité microbienne dans la rhizosphère, la minéralisation est accrue et s'exerce à la fois sur la litière mais aussi sur la réserve organique du sol.
- 3) En présence de litière à C/*N 9,5, E%-Pl augmente constamment pendant 113 jours au cours desquels il est toujours supérieur à E%-BM et à E%-NO₃. Ces résultats montrent que la plante a certainement assimilé directement une partie des *NO₃ relâchés par la litière.

Hypothèse 4. Séquestration d'un élément biogène limitant, par la microflore stimulée par l'abondance d'azote et les lombriciens. On constate, qu'en début d'expérience, les apports de litière riche en *N (C/*N 9.5) et l'activité lombricienne stimulent la croissance. On remarque ensuite une accumulation massive de NO₃ dans les pots avec lombriciens (Fig. 1), spectaculaire dans les microcosmes à litière de C/*N 9,5. Ces NO₃ proviennent en partie de la litière mais aussi massivement du sol comme en témoigne leur E%, certes plus élevé en présence de lombriciens, mais bien moindre que celui du marquage initial de la litière. Si ces NO₃ sont bien issus de la litière, une part non négligeable provient d'un mécanisme de stimulation lombrico-microbienne (excrétion et ammonification suivie de nitrification). Ce processus de production de NO₃ n'est pas totalement compensé par une assimilation végétale ou microbienne de sorte qu'il y a accumulation jusqu'au 21ème jour (C/*N 9,5, sans lombricien) et 49^{ème} jour (C/*N 9,5, avec lombriciens) (Fig. 1.I). De plus, nous avons constaté que la quantité de NO₃ réorganisés autrement que sous forme de biomasse lombricienne, microbienne et végétale représentait 88% de la différence pour N^t et 37,5% pour *N (C/*N 9,5) ou 28,9% de Nt (C/*N 42,6) (Tableau 4). Ceci souligne l'intense réorganisation de Nmin par les microorganismes qui, en produisant une importante nécromasse, ont bloqué l'azote sous forme organique plus ou moins élaborée. Remarquons que cette observation minore considérablement le phénomène. Le calcul «ignore» la nitrification, ayant lieu durant cette période, et qui ne peut pas être mise en doute. On admet enfin que les lombriciens puisent leur N en totalité des NO₃ alors qu'ils exploitent aussi des sources aminées. Malgré cette réserve, les quantités apparentes sont de 436,7 $\times 88/100 = 384.3 \text{ mg/pot pour N}^{t}$ et de $49.5 \times 37.5/100$, soit 18.6 mg/pot pour *N dans les microcosmes à C/*N faible. De même, avec le même type de litière et sans lombricien, les quantités de N^t/pot sont de 148,9 × 28,9/100 soit 43 mg. Or, associée à cette séquestration de N, il y a nécessairement une séquestration d'autres éléments biogènes constitutifs tels P et/ou S. Ceci peut expliquer l'inhibition croissante des végétaux en présence d'une quantité importante de N disponible.

On peut interpréter ces phénomènes par l'absence de source énergétique suffisante dans la phase précédant le maximum d'accumulation de NO₃. Par la suite, interviendrait un apport carboné important qui permettrait une résorption graduelle des NO₃. Celui-ci proviendrait d'un système racinaire croissant qui libérerait dans le milieu des exsudats hautement énergétiques. L'activité microbienne confirme d'ailleurs ce processus en présence de litière à C/*N faible. Le tableau 4 montre que, en présence de vers de terre, la biomasse microbienne a concentré une proportion de *N plus importante (5,2% contre 2,3% de *N apporté). Ce résultat est tout à fait logique puisque les lombriciens, en introduisant de la litière dans le sol, activent la microflore.

Cette observation, nette dans les microcosmes à litière à C/*N faible, se vérifie-t-elle avec ceux à litière à C/*N élevé?

Dans ces derniers microcosmes, en présence ou en absence de ver de terre, il existe une apparente accumulation de NO₃ jusqu'au 21^{ème} jour. Celle-ci est modérée et la diminution des NO₃ est respectivement de 50,7 mg/pot et de 42,8 mg/pot avec et sans lombriciens. Cependant, durant la même période (21^{ème} au 89^{ème} jour), les plantes n'ont assimilé que 39,5 mg/pot de N¹ en présence de vers de terre et 87,9 mg/pot en leur absence.

Si les différences sont moins spectaculaires que précédemment, le processus observé auparavant intervient probablement encore dans les microcosmes avec lombriciens. D'ailleurs, ces derniers accélèreront le passage de N de la litière aux plantes, comme en témoigne E%-Pl, nettement plus rapide en présence de lombriciens; cet enrichissement des végétaux ne pouvant provenir des microorganismes car la teneur en *N de la biomasse microbienne est généralement plus faible en présence de vers de terre. Après 69 jours d'expérience (rappelons que le ver de terre à 89 jours n'a pas été retrouvé dans le microcosme), elle représente en effet 6,1% de *N apporté contre 12,3% sans animal (Tableau 5).

En conclusion, si les quatre hypothèses sont partiellement concurrentes, une seule est vérifiée par des faits nets. Elle reste à confirmer.

La séquestration des éléments biogènes limitants est un phénomène explicatif global applicable aux quatre types de microcosmes.

La compétition entre plantes et microorganismes est un mécanisme classique lors du déséquilibre induit par l'apport massif d'énergie organique dans le sol. Cet apport déclenche en effet une croissance microbienne telle que les plantes sont alors privées d'azote; L'exemple typique est la «faim» d'azote observée après une culture céréalière par l'enfouissement des pailles.

L'inhibition, que nous avons observée, est proportionnelle à l'excès des accumulations en NO_3^- et coïncide chronologiquement avec la résorption de cette accumulation.

Si l'ensemble de ces résultats confirment l'importance de ce phénomène ils ne peuvent pas rejeter les trois autres mécanismes supposés; Une légère diminution de la biomasse racinaire au 89ème jour en présence de lombriciens et de litière à C/*N faible, attesterait même de la possibilité de consommation de racines vivantes par les lombriciens. Une recherche directe visant à vérifier la validité de ce dernier processus reste a déjà été conduite (Cortez & Bouché, 1992). Elle confirme la possibilité, pour *Lumbricus terrestris* L., de consommer des racines vivantes, en conditions de laboratoire.

La «prime» offerte aux microorganismes de la rhizosphère («Priming action»; Jenkinson, 1966) sous forme d'exsudats racinaires se doublerait-elle d'un processus analogue pour les lombriciens?

Tableau 6. Bilan global de l'azote dans les microcosmes, avec et sans lombriciens et en présence des deux types de litière. Les résultats sont exprimés en mg/pot. Pl = plantes; Lit = litière; LB = lombriciens

Avec lombrio	ciens						
		N ^t sol	N ^t LB	N ^t Lit apportée	N ^t Pl	Masse totale	Différence
C/*N 9,5	Entrée N' Sortie	2887	50,3	194,8	0,0	3131,1	_
	N ^t	3088	85,3	_	105,1	3278,4	146,3
C/*N 42,6	Entrée Nt Sortie	2887	41,0	41,3	0,0	2969,3	_
	Nt	2750	66,4	_	95,9	2912,3	57,0
Sans lombric	eien						
		N ^t sol	N ^t Lit apport	N ^t Pl ée		Masse totale	Différence
C/*N 9,5	Entrée N ^t Sortie	2887	194,8	0,0)	3082,0	_
	N ^t	3017	_	123,0)	3140,0	58,0
C/*N 42,6	Entrée Nt Sortie	2887	41,3	55,9)	2984,0	_
	Nt	2930	_	143,8	;	3073,8	89,8

Dans notre cas, nous avons induit un déséquilibre qui montre que ce phénomène a une valeur beaucoup plus générale: L'excès d'azote, amplifié par une activité lombricienne intense, a induit la séquestration dans la biomasse, puis la nécromasse microbienne de certains éléments (P, S...) nécessaires à la croissance végétale.

Conclusion

La mise en oeuvre de microcosmes à cinq compartiments (litière, lombriciens, biomasse microbienne et plante) constitue un moyen efficace d'exploitation des mécanismes de transfert des éléments biogènes. Toutefois, la mise en équilibre d'un tel modèle et le choix sur les proportions initiales des compartiments induisent des mécanismes compensateurs exagérés, telle l'accumulation des nitrates consécutive à l'action immédiate d'un gros compartiment lombricien, en présence d'une litière très riche en azote et en l'absence d'une végétation abondante.

Si de tels mécanismes ne reflètent pas, par leur amplitude, ce qui se produit dans les écosystèmes, ces phénomènes mettent en évidence des interactions usuellement perceptibles.

Nous avons aussi mis en évidence la très probable concurrence en éléments biogènes, autres que l'azote, entre plantes et microorganismes, en cas d'excès simultané de C réduit et de N minéralisé. En outre, dans ces conditions, la possibilité d'une action rhizophage des lombriciens a été dégagée.

Par ailleurs, ce modèle a permis de suivre les transferts de l'azote de la plante (par l'intermédiaire de sa litière) à la plante en croissance, via (1) l'action d'enfouissement lombricien qui libère les nitrates vacuolaires des végétaux, (2) l'ammonium des excrétions lombriciennes, (3) la réorganisation microbienne et enfin (4) les humus de synthèse. Des cinétiques de transfert différentes sont liées à ces mécanismes qui varient en fonction de la richesse en azote (C/N) des apports de litière.

Bibliographie

- Abbott, I., Parker, C. A. (1981) Interactions between earthworms and their soil environment. Soil Biol. Biochem. 13, 191-197.
- Brookes, P. C., Landman, A., Pruden, G., Jenkinson, D. S. (1985) Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. Soil Biol. Biochem. 17, 837–842.
- Bouché, M. B., Ferrière, G. (1986) Cinétique de l'assimilation de l'azote d'origine lombricienne par une végétation prairiale non perturbée. C. R. Acad. Sci., Paris 302, III, (2), 75-80.
- Clarkson, D. T., Warner, A. J. (1979) Relationships between root temperature and the transport of ammonium and nitrate ions by italian and perennial ryegrass (*Lolium multiflorum* and *Lolium perenne*). Plant Physiol. 64, 557-561.
- Cortez, J., Bouche, M. B. (1987) Composition chimique du mucus cutané de *Allobophora chaetophora chaetophora* (Oligochaeta: Lumbricidae). C. R. Acad. Sci., Paris **305**, III, (6), 207–210.
- Cortez, J., Hameed, R. (1988) Effets de la maturation des litières de ray-gras (*Lolium perenne* L.) dans le sol sur leur consommation et leur assimilation par *Lumbricus terrestris* L. Revue Ecol. Biol. Sol **25**, 4, 397–412.
- Cortez, J., Hameed, R., Bouche, M. B. (1989) C and N transfer in soil with or without earthworms fed with ¹⁴C- and ¹⁵N- labelled wheat straw litter. Soil Biol. Biochem. **21**, 491 497.
- Cortez, J., Bouché, M. B. (1992) Do earthworms eat living roots? Soil Biol. Biochem. 24, 913-915.
- Edwards, C. A., Lofty, J. R. (1972) Biology of Earthworms. Chapman and Hall, London.
- Edwards, C. A., Lofty, J. R. (1978) The influence of arthropods and earthworms upon root growth of direct drilled cereals. J. Appl. Ecol. 15, 789-795.
- Ehlers, W. (1975) Observations on earthworm channels and infiltration on tilled and untilled loess soil. Soil Sci. 119, 242 249.

Guiraud, G., Fardeau, J. C. (1980) Détermination isotopique par spectrométrie optique de composés faiblement enrichis en azote 15. Analysis, 8, 148-152.

Jenkinson, D. S. (1966) The use of isotopes in soil organic matter studies. The priming action. J. Appl. Radiat. Isotopes, suppl., Pergamon Oxford, 199-208.

Jenkinson, D. S., Powlson, D. S. (1976) The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. V. A method for measuring soil biomass. Soil Biol. Biochem. 8, 209-213.

Lee, K. E. (1983) The influence of earthworms and termites on soil nitrogen cycling. In: Ph. Lebrun et al. (eds), New Trends in Soil Biology, Proc. 8th intern., Coll. Soil Zool., Louvain-la-Neuve, 1982.

Lee, K. E. (1985) Earthworms. Their Ecology and Relationship with Soils and Land Use, Academic Press Sydney, London.

Needham, A. E. (1957) Components of nitrogenous excreta in the earthworms *Lumbricus terrestris* and *Eisenia fetida* (Savigny). J. Exp. Biol. **34**, 425-446.

Raw, F. (1959) Estimating earthworms population by using formalin. Nature (London) 184, 1661 to

Rhee van, J. E. (1963) Earthworm activities and the breakdown of organic matter in agricultural soils. In: J. Doeksen & J. van der Drift (eds), Soil organisms, North Holland Publishing Company Amsterdam. 55 – 59.

Rittenberg, D., Willson, D. W., Nier, A. D. C., Rieman, P. C. (1948) In: D. W. Willson et al. (eds), Preparation and Measurements of Isotopic Tracers, Doin-Derez Paris, 123–188.

Salzac, L., Chaillou, S., Morot-Gaudry, J. F., Lesaint, C., Jolivet, E. (1987) Nitrate and ammonium nutrition in plants. Plant Physiol. Biochem. 25, 805–812.

Satchell, J. E. (1958) Earthworm biology and soil fertility. Soil & Fert. 21, 209-219.

Sharpley, A. N., Syers, J. K., Springett, J. A. (1979) Effect of surface-casting on the transport of phosphorus and nitrogen in surface runoff from pasture. Soil Biol. Biochem. 11, 459-462.

Slater, C. S., Hopp, H. (1947) Relation of fall protection to earthworm populations and soil physical conditions. Proceedings. Proc. Soil Sci. Soc. Amer. 12, 508-511.

Syers, J. K., Sharpley, A. N., Keeney, D. R. (1979) Cycling of nitrogen by surface-casting earthworms in a pasture ecosystem. Soil Biol. Biochem. 11, 181–185.

Pedobiologia

Publisher: Gustav Fischer Verlag Jena GmbH, Postfach 176, Villengang 2, D-O-6900 Jena; Telefon (03641) 27332, Telefax (03641) 22638.

Managing editor: Dr. Jürgen Schauermann, II. Zoologisches Institut, Abteilung Ökologie, Universität Göttingen. Berliner Straße 28, D-W-3400 Göttingen; Telefon (495 51 39) 54 43/54 45, Telefax (495 51 39) 54 48.

Type setting, printing, binding: Druckhaus "Thomas Müntzer" GmbH, Bad Langensalza.

Advertising sales: Gustav Fischer Verlag Jena GmbH, Anzeigenverwaltung, Frau A. Schütz, Postfach 176, Villengang 2, D-O-6900 Jena; Telefon (0 36 41) 2 73 32, Telefax (0 36 41) 2 26 38. The price list from January 1st, 1993, is effective at present.

Distribution and subscription agency: Gustav Fischer Verlag Jena GmbH, Zeitschriftenvertrieb, Frau B. Dressler, Postfach 176, Villengang 2, D-O-6900 Jena; Telefon (0 36 41) 2 73 32, Telefax (0 36 41) 2 26 38. For the USA and Canada only: VCH Publishers, Inc., Distribution Center, 303 N.W. 12th Avenue, Deerfield Beach, FL 33442-1788; Telefon (3 05) 4 28 55 66. Telefax (3 05) 4 28 82 01.

Terms of delivery (1993): 1 volume consisting of 6 issues.

Subscription rate (1993): Per volume: DM 330,— plus postage. Single issue price: DM 60,— plus postage. Reduced subscription-price for personal subscribers: DM 198,— plus postage. Preference-price for members of the Deutsche Bodenkundliche Gesellschaft and the International Society of Soil Sciences: DM 94,— plus postage.

Subscription information: Please, send your order to your scientific bookshop, to your hitherto dealer or directly to our publishing house. If not terminated the subscription will be effective until recalled. If no discontinuance is given until October. 31st, the delivery of the journal will be continued.

Banking connections: Postgiroamt Leipzig, Konto-Nr. 149 249-903, BLZ 860 100 90; Deutsche Bank, Konto-Nr. 3 907 656, BLZ 820 700 00; Commerzbank AG, Filiale Jena, Konto-Nr. 2 581 122, BLZ 820 400 00.

Copyright: The articles published in this Journal are protected by copyright. All rights are reserved. No part of the Journal may be reproduced in any form without the written permission of the publisher. Printed in Germany.

© Gustav Fischer Verlag Jena, GmbH 1993