3ème CYCLE
D'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR

Thèse
de Doctorat de Spécialité
(Ecologie)

présentée à

l'UNIVERSITE DE TOURS
UER Sciences exactes et naturelles

par

André Kretzschmar

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*.

Soutenue le 28 Novembre 1975 devant la Commission d'Examen

MM LABEYRIE V. Président

LEGAY J.M.
SAUSSEY M.
MOREAU R.
} Examinateurs

A M. le Professeur LABEYRIE ; son enseignement et sa critique m'ont conduit à mieux comprendre les problèmes de la recherche en écologie,

A MM. les Professeurs LEGAY, SAUSSEY et MOREAU ; l'intérêt qu'ils portent à ce travail en acceptant de participer au jury m'honore,

A M. BESSARD, Directeur de la station de recherches sur la faune du sol ; sa bienveillante compréhension m'a permis de poursuivre ce travail dans le cadre de sa station,

A. M. BOUCHE ; il n'est rien de mon travail, depuis quatre années, qu'il n'ait pris le temps d'étudier et de discuter avec compétence et amitié,

A M. MILLIER, Directeur de la station de biométrie de Nancy ; sa patience et ses conseils m'ont permis de développer ce travail dans une voie prometteuse,

A M. BEUGNOT ; son soutien au cours des longues nuits de prélèvements et nos discussions sont pour beaucoup dans l'achèvement de cette étude,

A Mme JANISZ ; elle a su, dans des conditions difficiles, critiquer et assurer la réalisation de ce mémoire,

A tous, mes plus vifs et sincères remerciements.

Plan

I - Introduction 3

1.1 - Rôle des vers de terre 3
1.2 - Etat de nos connaissances 4
1.3 - Importance de l'étude du transit 5
1.4 - Précédentes évaluations de la durée du transit 5
1.5 - Durée et vitesse du transit 7
1.6 - Limites de l'étude 7

1.6.1 - Limites dues au traitement mathématique 7
1.6.2 - Limites stratégiques 8

II - Acquisition des données 8

2.1 - Principe de l'étude 8
2.2 - Choix du marqueur 9
2.3 - Choix des taxons 10
2.4 - Méthode d'étude au terrain 10

2.4.1 - Dispositif 10
2.4.2 - Méthode de récolte et conservation des animaux .. 12
2.4.3 - Conditions météorologiques 12

2.5 - Analyse du matériel au laboratoire 13
2.6 - Analyse statistique 13

2.6.1 - Définition 13
2.6.2 - Données initiales et traitement 14
2.6.3 - Représentation graphique 16

2.7 - Critique de la méthode 17

2.7.1 - Influence du son sur la durée du transit 17
2.7.2 - Influence de la méthode de prélèvement 18
2.7.3 - Effet de l'erreur sur la mesure de la longueur ... 19

...

III - Analyse descriptive du transit du son 19

3.1 - Schéma général 19

3.2 - Analyse des "distances" entre classes pour X_1/Y 20

3.2.1 - Comparaison de la distribution des classes établies par l'analyse à la distribution réelle 20

3.2.2 - Zonation fonctionnelle du tube digestif et vitesse du transit 22

3.3 - Analyse du transit du premier grain de son ingéré (X_1) ... 23

3.3.1 - Date et durée de la prise de nourriture 23

3.3.2 - Durée du transit 27

3.3.2.1 - Signification du 0 du premier axe factoriel 27

3.3.2.2 - Evaluation de la durée moyenne du transit 28

3.3.2.3 - Comparaison entre stades et entre taxons 29

3.4 - Analyse de la variabilité propre à chaque individu : stade-taxon x date x expérience 31

3.5 - Influence du poids et de la longueur des animaux sur la durée du transit 34

3.6 - Analyse du transit du dernier grain de son ingéré (X_2) 36

IV - Conclusions et développements futurs 37

Bibliographie 41

I - Introduction

1.1 - Le rôle des vers de terre

Darwin (1837 et 1881) a attiré notre attention sur l'importance des vers de terre et doutait "qu'il y ait beaucoup d'autres animaux qui aient joué dans l'histoire du globe un rôle aussi important". Depuis, de nombreux travaux ont amélioré nos connaissances et l'on peut, à grands traits, décrire les différents aspects de ce rôle.

Les vers de terre représentent la zoomasse la plus importante sous nos climats. Leur action métabolique sur la décomposition de la matière organique est assez faible en zone tempérée (5 %), mais ils agissent directement par un important travail mécanique du sol et indirectement par la stimulation de l'activité microbienne.

La plupart des lombriciens (80 % de la biomasse dans la prairie étudiée) creusent des galeries subverticales, assurant ainsi une voie privilégiée pour la pénétration des fluides (air et eau) dans le sol, et déposent une grande quantité de rejets en surface, effectuant une remontée des éléments fins et lessivés.

Dans les galeries, bien aérées et riches en substrat organique (dépôt de mucus et d'excréments le long des parois) et où les variations climatiques sont tamponnées, se développe une microflore très active : actinomycètes(producteurs de polysaccharides qui contribuent à la stabilité structurale), fixateurs aérobies et anaérobies, dénitrificateurs, .. ; les processus de décomposition et d'humification y sont très intenses.

En définitive, l'ensemble des propriétés dont dépend la fertilité des sols (lessivage freiné, aération, drainage et stabilité structurale importants, brassage de l'apport annuel de matière organique (litière) avec les éléments minéraux et les microrganismes, importante activité de la microflore) dépendent pour une grande part du peuplement lombricien. On sait d'ailleurs, depuis Müller (1889),que les vers de terre sont associés aux mulls actifs.

...

1.2 - Etat de nos connaissances

D'un point de vue général, deux approches sont possibles dans ce domaine de recherches :

- des études descriptives dans lesquelles un ou plusieurs aspects du rôle des vers de terre sont étudiés , en conditions naturelles ou en laboratoire, par l'évaluation numérique ou qualitative de certaines caractéristiques : nombre de galeries, aspect de la matière organique, quantité de rejets, consommation de substrat alimentaire en élevage, analyses chimiques des rejets ; sur la base de ces observations, directes ou provoquées, les processus de l'évolution de la biogéocénose étudiée sont décrits de façon qualitative.

- des études quantitatives : elles visent, à partir de données recueillies en conditions naturelles ou en laboratoire, à établir, grâce à une formalisation mathématique, une loi représentative des phénomènes étudiés ; loi qui permet de connaître les valeurs numériques que prennent les différentes caractéristiques du phénomène en fonction des variations des facteurs du milieu, à l'exception de toute autre. Cette loi définit donc, outre les valeurs, les limites de ces valeurs.

L'ensemble des lois établies, synthétisé en un modèle fonctionnel, décrit d'une manière quantitative les processus d'évolution d'une biogéocénose.

Jusqu'à présent, seule l'étude qualitative des processus a été entreprise. Les travaux antérieurs sont le fait soit d'études <u>in situ</u> livrant des données de haute qualité qui permettent aujourd'hui de se faire une première idée de l'importance du rôle de ces animaux, soit d'études en laboratoire dont les résultats sont souvent difficilement transposables en conditions naturelles.

Par ailleurs, l'étude du rôle des lombriciens, en raison de sa complexité, requiert la participation de nombreuses disciplines : zoologie, pédologie, microbiologie, phytosociologie, ...

Enfin, dans les précédentes études, les populations responsables des effets mesurés sont mal connues tant du point de vue systématique que démographique.

...

C'est pourquoi, dans le cadre de la station de recherches sur la faune du sol de l'I.N.R.A. à Dijon, un programme a été élaboré, dès 1966, visant à établir une quantification écologique des diverses conséquences de l'activité des vers de terre dans une prairie permanente équilibrée (21-Cîteaux). La connaissance préliminaire de la population lombricienne de cette prairie, la pluridisciplinarité et la mise au point de techniques spécifiques constituent le support logistique qui a permis d'aborder ces recherches dans des conditions favorables.

1.3 - Importance de l'étude du transit

Les effets simultanés des différents aspects du rôle des vers de terre ne peuvent être étudiés qu'au moyen d'un modèle fonctionnel. Cette démarche implique la formalisation et la quantification des différents processus. Dans cet ensemble, les résultats de l'étude du transit sont utilisés de deux manières :

- d'une part par l'évaluation du phénomène lui-même ; la durée et la vitesse de transit permettent d'estimer le rythme auquel s'effectue l'action des vers de terre. Or c'est l'aspect répétitif de cette action qui fait son importance ; Darwin (1881) déplorait "l'impuissance (de ses contemporains) à évaluer les effets d'une cause se répétant de façon continuelle", et Müller (1889), étudiant la formation des terreaux, donnait comme argument du rôle des vers de terre : "..., songeons aux résultats qu'un pareil travail peut produire s'il s'accomplit pendant des siècles au même endroit";

- d'autre part, l'étude des fonctions écologiques des lombriciens est fondée sur des mesures statiques(étude des variations pondérales et des caractéristiques physico-chimiques des fractions organiques et minérales du contenu intestinal et des rejets ; étude descriptive des galeries) qui sont intégrées dans le temps par les lois établies pour des processus dynamiques (transit et production de turricules).

L'étude du transit intestinal permet donc de quantifier les effets à long terme des interactions entre les différentes composantes de l'activité des vers de terre.

1.4 - Précédentes évaluations de la durée du transit

L'idée selon laquelle l'étude du transit est un élément clef de la compréhension du rôle des vers de terre n'est pas nouvelle et plusieurs auteurs ont tenté soit d'évaluer sa durée directement, soit de l'estimer

La critique de ces travaux ayant déjà été faite et la justification de la méthode employée ici ayant été donnée (Kretzschmar, 1974), je me bornerai à rappeler brièvement le principe et les résultats des travaux antérieurs.

Evans (1948), à partir d'une série d'hypothèses sur le comportement des vers de terre, et d'évaluations de populations, estime que la quantité de terre remuée par hectare et par an, dans des prairies permanentes d'âges différents, est comprise entre 45 et 90 tonnes (poids sec).

Le marquage radioactif a permis à Parle (1963), puis à Crossley (1971) et Maldague et Couture (1971) d'évaluer une durée du transit en conditions expérimentales. Les résultats oscillent entre 15 et 20 heures.

Barley (1959), Lavelle (1974) et Fernandez (1974) ont mesuré la quantité de terre passant par le tube digestif des vers de terre en évaluant la production des rejets ; les résultats diffèrent grandement d'un auteur à l'autre en raison des comportements particuliers de l' espèce étudiée par chaque chercheur. Allolobophora caliginosa a une durée de transit de 20 heures (Barley) et une population de Millsonia anomalla (vers de terre de la savane de Lamto, Côte d'Ivoire) consomme en moyenne 500 tonnes par hectare et par an, en poids sec (Lavelle). Allolobophora icterica, étudié par Fernandez, ingère en un jour un poids sec de terre équivalent à son propre poids frais, tube digestif plein, ce qui correspond à une durée de transit de 4 heures.

Enfin, van Gansen (1962) et Parle (1963) ont étudié l'avancement dans le tube digestif d'un matériel reconnaissable en disséquant à intervalles réguliers des lots d'animaux. Van Gansen trouve une durée de transit de 15 heures en moyenne pour Eisenia foetida, et Parle, étudiant A. caliginosa, estime cette durée à 20 heures.

Ces mesures, qu'elles ne soient fondées que sur des hypothèses, qu'elles résultent de l'étude d'un petit nombre d'animaux élevés en conditions artificielles, ou enfin qu'elles s'appliquent à un animal étranger au milieu tempéré, ne sont pas utilisables dans le modèle quantitatif ; c'est pourquoi, en expérimentant au terrain et sur un grand nombre d'animaux, j'ai repris l'étude du transit.

...

1.5 - Durée et vitesse du transit

Le transit des éléments à travers le tube digestif des vers de terre est caractérisé par deux grandeurs non identiques : la durée qui est le temps mis par un élément pour passer de la bouche à l'anus et la vitesse qui est le rapport de la distance bouche-anus à la durée. Durée et vitesse peuvent être établies pour la totalité du tube intestinal ou sur une partie de celui-ci. La signification et l'utilisation de ces deux variables sont différentes.

La durée du transit total permet de connaître en combien de temps une fraction du contenu intestinal (ici la fraction organique) est renouvelée et le rythme d'ingestion de cette fraction ; la vitesse permet d'évaluer les mouvements relatifs de cette fraction à l'intérieur du tube intestinal et de les interpréter en fonction de la partition fonctionnelle du tube digestif. Le calcul de la vitesse de transit exige une modélisation du phénomène, car son évaluation découle de l'interprétation de la loi mathématique figurant le transit.

1.6 - Limites de l'étude

Les limites dues à la technique d'observation et de prélèvements étant étudiées au paragraphe 2.3, je parlerai ici seulement de celles dues au traitement mathématique des données et à la stratégie générale du programme.

1.6.1 - Limites dues au traitement mathématique

En raison de la complexité du phénomène et de la grande variabilité des mesures, il n'a pas encore été possible de mettre au point le modèle du transit pour lequel les hypothèses de départ sont longues à valider. Cette démarche exige de préciser, par de nouvelles expériences au terrain et au laboratoire, certains paramètres-clef du processus. Mais ces études complémentaires ne pourront être entreprises qu'après une première ébauche du modèle. Je présente donc ici une étude descriptive du processus du transit, à l'aide de l'analyse des correspondances. Cette méthode diffère, dans sa démarche, de la précédente en ce qu'elle ne nécessite aucune hypothèse de départ ; l'interprétation du nuage de points représentant les données est rendue possible par l'effet de condensation et de synthèse de ce mode d'analyse. Elle permet de faire apparaître clairement les différences entre expériences et de définir les hypothèses nécessaires au modèle.

...

Le but recherché est d'acquérir des données permettant une formalisation mathématique du phénomène réel afin de l'introduire dans un modèle fonctionnel (cf. 1.3). Cette démarche conduit à replacer l'étude du transit au sein d'un tout et à l'améliorer, non pas en fonction de ce sujet propre, mais en considérant l'état actuel de l'ensemble du modèle et les exigences de son fonctionnement.

Compte tenu de la grande variabilité de comportement des différents taxons, des situations très diverses dans lesquelles chaque stade de chacun d'entre-eux peut se trouver (diversité du substrat alimentaire, des conditions climatiques ou pédologiques, des états physiologiques, ...), la progression de la précision dans la mesure n'a pas de limite appréciable a priori. Par contre, dans le cas présent, après l'évaluation d'un des éléments du processus global du transit (transit des éléments organiques pour 3 stades-taxons à 3 périodes de l'année, cf. II) et cette évaluation introduite dans le modèle, ce dernier peut déterminer les priorités à respecter pour que l'ensemble de l'étude progresse de la manière la plus efficace possible. Cette démarche, exigeante en qualité et en nombre de données, permet cependant d'exploiter au maximum les résultats et simultanément d'en connaître l'importance relative par rapport à l'ensemble. On peut ainsi espérer avoir un critère objectif de l'opportunité d'un travail.

II - Acquisition des données

2.1 - Principe de l'étude

Il s'agit de donner à ingérer aux vers de terre un élément-marqueur dont on suit la progression dans le tube digestif en fonction du temps. La méthode de répérage du marqueur (dissection du tube digestif) étant fatale pour l'animal, chaque étape est étudiée successivement sur un lot de vers distincts. L'interprétation des résultats ne peut donc être que statistique, puisque à chaque étape on observe un ensemble de points dont chacun est un élément d'une trajectoire décrivant le transit d'un animal particulier. C'est à partir de ce nuage de points que l'on tente de reconstituer le processus moyen pour l'ensemble de la population d'un stade-taxon à une époque donnée.

...

2.2 - Choix du marqueur

En conditions naturelles, on peut repérer la nourriture prise par un ver de terre soit en marquant la litière existante (par un élément radioactif par exemple), soit en déposant au niveau de la litière un élément végétal susceptible d'être ingéré par les animaux en même temps que leur aliment naturel et distinguable,par la seule observation à la loupe binoculaire, du reste des débris organiques de l'endentère (= contenu intestinal, Bouché et Kretzschmar, 1974).

Une expérience de préférendum alimentaire a été faite en laboratoire entre quatre aliments : son, foin séché et broyé (mélange de dactyle et de luzerne), feuilles de tilleul séchées et broyées (Tilia platyphyllos) et paille de blé séchée et broyée (Bouché, Kretzschmar et Rouelle, en préparation). Les résultats montrent que le son est consommé 1,3 fois plus que le foin, 2,7 fois plus que les feuilles de tilleul et 6,8 fois plus que la paille (ces différences sont significativesau seuil de 5 % pour la première et au seuil de 1 % pour les deux autres). Les vers de terre utilisés pour cette expérience appartiennent aux mêmes taxons que ceux étudiés ici. La consommation moyenne de son pour l'ensemble des animaux était de 1300 mg par gramme de poids frais (tube digestif plein) et par semaine.

Sachant que la prairie étudiée porte environ 200 g (poids frais, tube digestif plein) de vers de terre au mètre carré, j'ai épandu, dans un premier essai pour vérifier l'ingestion du son en conditions naturelles, 300 g de son au mètre carré. Ce son a été épandu le soir et les vers de terre ont été récoltés 12 et 36 heures plus tard. J'ai retrouvé du son dans tous les tubes digestifs de vers de terre qui ont l'habitude de venir se nourrir en surface.

Du même coup, j'ai pu observer que le son est facilement repérable. En effet, la structure épidermique de la glume de blé est très particulière : elle présente, sur une face, un agencement régulier de cellules rectangulaires et petites ; l'autre face est transparente et laisse apparaître les cellules rondes, à bords sombres et très régulières du parenchyme. La tranche du fragment est brun sombre et le fragment lui-même, qui conserve sa couleur initiale pendant le transit, est brun clair.

J'ai aussi mesuré la taille du fragment de son retrouvé dans le tube digestif ; elle varie entre 1 et 3 mm (mesure de la plus grande dimension).

...

livrent sous cette dénomination les minoteries, à raison de 200 g/m2 environ.

2.3 - Choix des taxons

Dans la prairie étudiée, les vers de terre anéciques (animaux à déplacement préférentiel subvertical, venant se nourrir la nuit en surface) représentent 80 % de la biomasse lombricienne. Par ailleurs, ce sont ces animaux qui ont, du fait de leur importance numérique et de leur comportement, l'impact le plus grand au niveau du sol. Pour cette raison et parce que l'emploi du son est particulièrement bien adapté à leur cas, j'ai retenu pour cette étude les deux anécique de la prairie ; j'ai regroupé ces animaux en 3 stades-taxons (entre parenthèses le numéro de code) ;

- Nicodrilus longus, Ude (1886), adulte (1200)
- Nicodrilus nocturnus, Evans (1946) var.cistercianus, adulte (1160)
- Immatures confondus de ces taxons (3290).

Ces animaux ont une morphologie et un comportement très voisins. Les poids moyens (animaux fixés, tube digestif plein) des stades-taxons 1200, 1160 et 3290 sont respectivement 1920 mg, 1885 mg et 890 mg. Les résultats sont obtenus par l'étude de plus de 5000 vers de terre.

2.4 - Méthode d'étude au terrain

Cette étude a été effectuée dans une prairie permanente datant au moins de 1840, située au Monastère de Cîteaux, à 30 km au sud de Dijon (21).

2.4.1 - Dispositif

Les données ont été recueillies lors de 4 expériences :

a) 26-27/12/73, durée de l'expérience : 24 h

b) 24-25-26/03/74, " : 48 h

c) 26-27/05/74, " : ?

d) 29-30/10/74, " : 24 h.

Pour chacune d'elles, le dispositif de récolte des animaux a légèrement varié :

...

a) J'ai délimité 15 carrés de 2 m2 chacun, disposés en ligne et distants de 3,5 m. Le son a été épandu à 17h30. A 19 heures (soit 90 mn plus tard), on a récolté les animaux du premier carré ; à 20h30, les animaux du deuxième carré ont été prélevés, et ainsi de suite toutes les 90 mn. La ligne est dirigée Ouest (1) - Est (15).

b) J'ai délimité 32 carrés de 2 m2 chacun, disposés en ligne et distants de 3,5 m. Le son a été épandu à 15h30 et le premier prélèvement a été fait à 17 heures, puis j'ai fait de même que pour a. La ligne est dirigée Est (1) - Ouest (32).

c) A cette époque, en raison de l'humidité très faible du sol, l'activité des vers de terre est quasi nulle. En effet, si quelques animaux ont été collectés pendant la nuit, dès 6 heures aucun animal n'est recueilli. L'expérience a donc été interrompue. Dans la suite du texte, lorsque que l'on dira "de mars à octobre", ceci sous-entendra une interruption de l'activité de fin mai à fin août.

d) J'ai délimité, sur deux lignes (1 et 2) distantes de 10 m, 16 carrés de 3 m2 chacun et distants de 8 m. Le son a été épandu à 15 heures et le premier prélèvement a été effectué à 16h30, puis on a procédé comme pour a et b. Les lignes sont dirigées Ouest (1) - Est (16).

Pour les prélèvements de nuit, les carrés ont été éclairés par deux projecteurs et, les taxons étudiés étant particulièrement lucifuges, un écran permettait de laisser dans l'ombre les carrés non encore prélevés de manière à ne pas perturber le comportement des vers de terre.

La première expérience a été arrêtée à la fin de la première journée car des températures inférieures à 0° étaient annoncées pour la nuit suivante et les vers de terre sont connus pour leur sensibilité aux cristaux de glace (Bouché, communication personnelle).

La deuxième expérience a suivi son cours normal ; mais pour la troisième, j'ai voulu augmenter le nombre de données en étudiant 2 fois 3 m2 à chaque étape; ceci n'a pu être fait sur 48 heures faute de personnel.

La variation de la date d'épandage du son est due en partie à la difficulté de mise en place du matériel pour la récolte des animaux (amenée d'eau courante, installation électrique, ..). Mon inexpérience explique l'heure tardive du premier prélèvement de a ; pour b et d, j'ai voulu épandre le son avant l'heure à laquelle les animaux viennent se nourrir.

...

Les vers de terre ont été récoltés par la méthode au formol (Bouché, 1972) dont les opérations sont les suivantes :

1° arroser le sol avec une solution d'eau formolée (25 cm3 de formol pour 10 litres d'eau par demi mètre carré) et prélever pendant 10 mn ;

2° même opération, même temps de collecte ;

3° même opération mais avec une solution contenant 50 cm3 de formol pour 10 litres d'eau par demi mètre carré) ; même temps de collecte ;

4° même opération, même temps de collecte que 3° ; le formol employé est une solution aqueuse à 30 % de formaldéhyde).

Afin de tuer les animaux rapidement, sans qu'ils se contractent ou s'enroulent (ce que provoquent l'alcool ou la solution formolée), je les ai plongés, après en avoir récolté un petit nombre, dans de l'eau bouillante (mort instantanée en détente). Ils sont ensuite placés dans des flacons contenant de l'alcool éthylique à 70° où ils sont conservés pendant 15 jours. Puis, on remplace l'alcool à 70° par une solution aqueuse de formol à 4 %. Cette succession empêche que les animaux, une fois tués sans contraction, ne durcissent trop (conservation immédiate dans du formol) mais évite qu'ils se ramollissent et se désagrègent à la longue (conservation uniquement dans l'alcool à 70°). Il est ainsi facile de les étaler et de les disséquer.

2.4.3 - Conditions météorologiques

Les conditions météorologiques des 3 expériences ont été les suivantes :

a) pluie et neige alternées durant la nuit ; beau temps pendant la journée ;

b) beau temps pendant les 48 heures de l'expérience ;

d) pluie et vent pendant toute l'expérience.

La variation de la température atmosphérique (à 2 mètres au-dessus du sol) et celle de la température du sol (- 10 cm) sont représentées figures 1 et 2.

...

Fig. 1 - Température atmosphérique

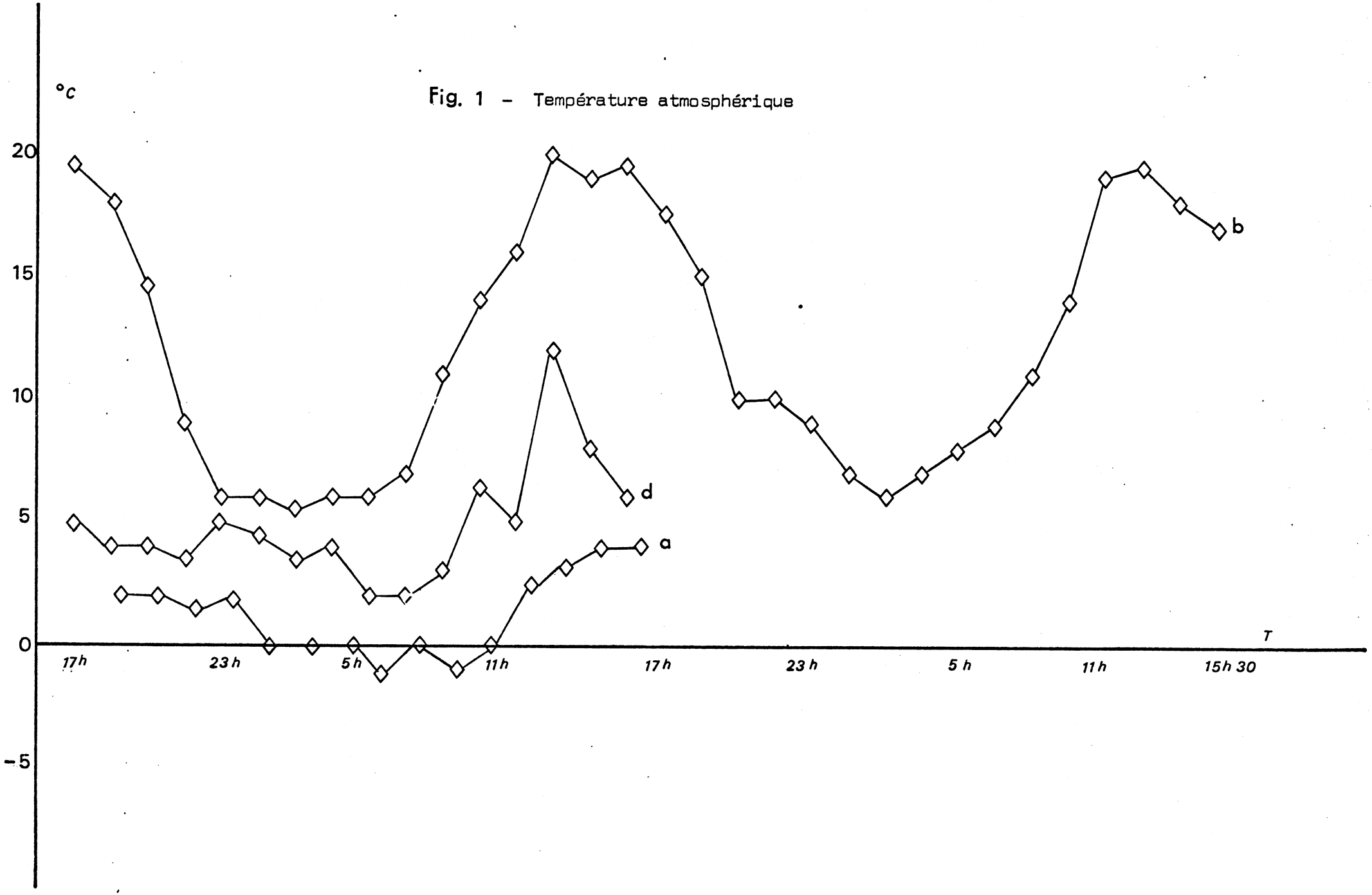
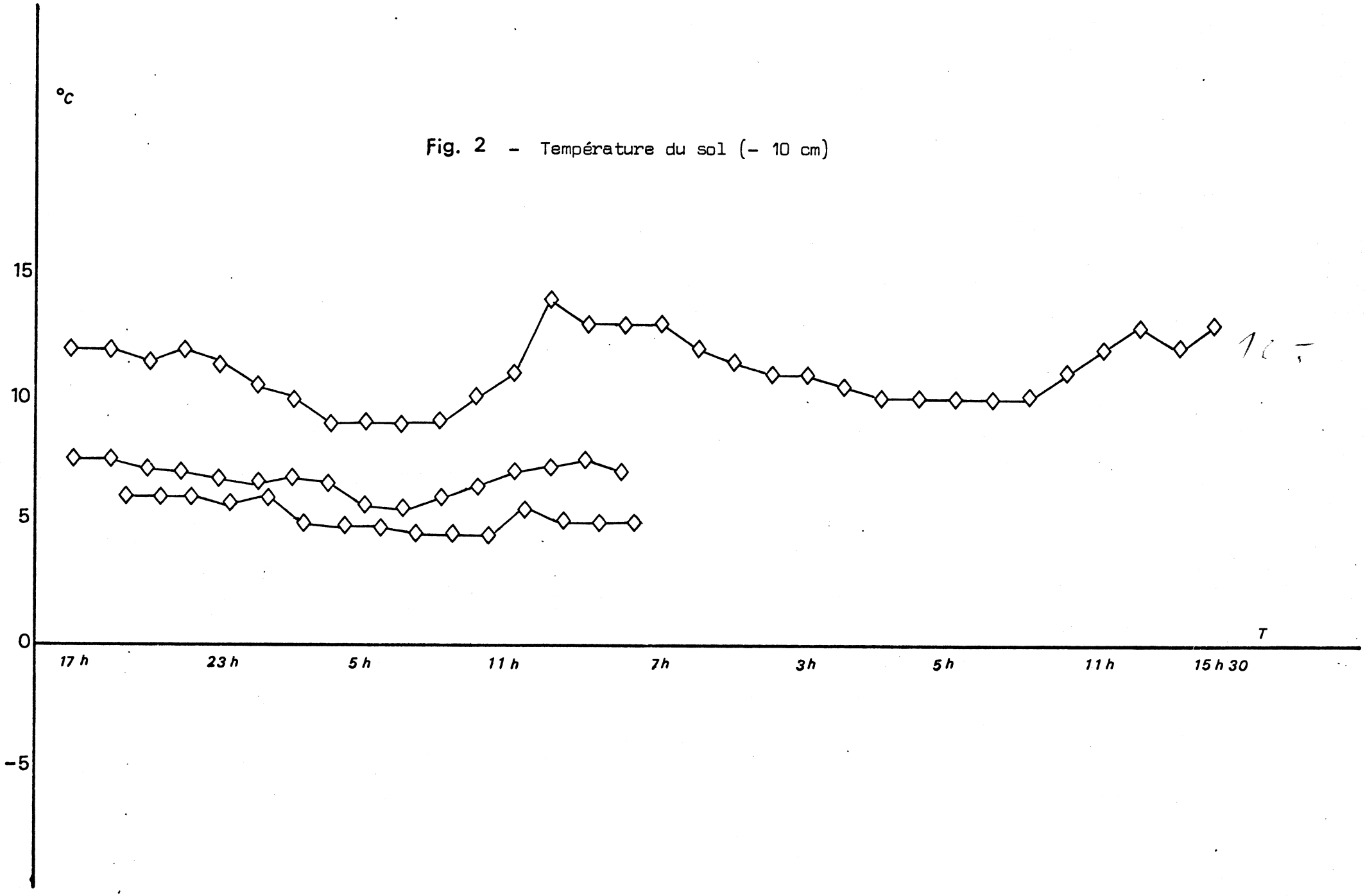


Fig. 2 - Température du sol (- 10 cm)



2.5 - Analyse du matériel au laboratoire

Après les avoir triés parmi tous les vers de terre récoltés, les animaux appartenant aux trois stades-taxons cités en 2.3 ont été individuellement pesés, déterminés, puis étalés sur une plaque de liège et leur tube digestif a été ouvert de l'anus à la bouche. Pour chaque animal, on a noté :

. le poids fixé, tube digestif plein (en mg),
. le taxon,
. le stade,
. la distance (en cm) entre la tête et le fragment de son le plus près de l'anus (premier fragment ingéré) : X_1
. la distance (en cm) entre la tête et le fragment de son le plus près de la tête (dernier fragment ingéré) : X_2 ; cette mesure n'a été faite qu'à partir du 8ème prélèvement de l'expérience b,
. la longueur totale du ver (en cm) : Y,
. l'abondance (beaucoup ou peu) ou l'absence de matière organique figurée dans le tube digestif,
. l'endroit à partir duquel le tube digestif est vide,
. la coïncidence X_1 - gésier (le premier fragment de son ingéré est dans le gésier),
. la coïncidence X_2 - gésier (le dernier fragment de son ingéré est dans le gésier).

2.6 - Analyse statistique

2.6.1 - Définitions

J'appellerai :

- classes, les portions de tube digestif (la longueur des vers étant prise comme unité) définies de la manière suivante (entre parenthèses : centre de la classe) :

1ère classe : jabot-gésier. Il n'y a pas de classe antérieure à celle-ci car le transit est très rapide entre la bouche et le gésier (van Gansen, 1962) et le son est immédiatement retrouvé dans ce dernier après son ingestion ; cette classe est particulière du fait de son unité fonctionnelle sans équivoque d'une part et d'autre part de sa taille très réduite (~~X~~ 4 segments) (0,17);

...

2ème classe : 0,17 - 0,25 (0,21),

3ème classe : 0,25 - 0,45 (0,35),

4ème classe : 0,45 - 0,55 (0,50),

5ème classe : 0,55 - 0,65 (0,60),

6ème classe : 0,65 - 0,75 (0,70),

7ème classe : 0,75 - 0,85 (0,80),

8ème classe : 0,85 - 0,90 (0,875),

9ème classe : 0,90 - 0,95 (0,925),

10ème classe : 0,95 - 1 (0,975).

Les intervalles de classes ont été établis de manière à maximiser l'effectif de chacune, tout en gardant une zonation fine.

- Epoque, le moment d'une expérience, à savoir décembre, mars ou octobre.
- Date, les prélèvements à l'intérieur d'une expérience soit 15 dates pour l'expérience a), 32 pour l'expérience b) et 2 fois 16 pour l'expérience c).

2.6.2 - Données initiales et traitement

La position du son, à l'intérieur du tube digestif d'un animal, est repérée par X_1 ou X_2. Pour éviter de faire intervenir , dans la variabilité entre individus, les différences de contraction à la fixation ou d'allongement lors de l'épinglage pour la dissection, j'ai pris comme données de base les rapports X_1/Y ou X_2/Y. Ces données sont repérées selon 2 axes : temps (axe des abscisses) et longueur des vers prise comme unité (axe des ordonnées) suivant lesquels on dispose directement X_1/Y ou X_2/Y.

Pour un taxon, à une époque donnée, le processus du transit est représenté graphiquement par un nuage de points repérés suivant les 2 axes précédents. L'allure générale du nuage donne une idée globale du phénomène, mais ne permet pas une comparaison aisée entre stades-taxons ou entre époques. De même, les différentes phases du phénomène n'apparaissent pas clairement. C'est pourquoi il a fallu construire des "individus" intermédiaires (cf.3.1) dont la représentation synthétise le nuage.

Les données initiales, pour un stade-taxon, peuvent être organisées selon un tableau de fréquence relative dont les colonnes sont les classes et les lignes les dates de chaque expérience (ou date-expérience).

...

pour la comparaison des variables, mais, grâce à l'analyse des correspondances, on peut résumer toutes ces courbes en une information uni- ou bi-dimensionnelle.

A partir du tableau des fréquences, cette analyse établit des "distances" entre classes (colonnes) et entre dates (lignes). Ces distances permettent de situer les classes ou les dates dans un espace à n dimensions (n = nombre de dates pour le nuage des classes ou n = nombre de classes pour le nuage des dates). On définit alors des axes factoriels dont les combinaisons successives constituent des sous-espaces d'ajustement ; l'ajustement est de plus en plus précis au fur et à mesure que l'on considère le premier axe seulement, puis les deux premiers, puis les trois premiers. etc. La part d'"explication" de la distribution des classes ou des dates dans l'espace va décroissant du premier au nème axe factoriel (ou facteur).

Les résultats de l'analyse permettent de discriminer :

- les classes pour X_1/Y ou X_2/Y, la distance entre deux classes étant d'autant plus grande que leurs effectifs relatifs et respectifs sont différents à une même date ;
- les dates, la distance entre les dates étant d'autant plus grande que les effectifs relatifs et respectifs des classes de chacune d'elles sont différents.

Dans la présente étude, seuls le premier et le deuxième facteurs ont été pris en compte. Ils expliquent 50 % de la distribution des points. Les graphiques issus de l'analyse représentent la projection orthogonale des points (classes ou dates) sur le premier axe factoriel (droite) ou sur le plan déterminé par le premier et le deuxième axes. Ceci explique que l'on puisse avoir une même valeur, pour le premier facteur, de deux points séparés par une distance non nulle. Mais ils peuvent être séparés dans le sous-espace de dimension supérieure (n = 2) ; si deux points exigent plus de deux facteurs pour que se manifeste graphiquement leur distance, le pourcentage d'explication des deux premiers facteurs indique que leur discrimination relève d'une cause marginale par rapport aux caractéristiques principales du phénomène.

On remarque cependant que l'analyse des correspondances, bien que plus discriminante que l'examen global du nuage de points représentant les données initiales, ne décrit pas la variance à l'intérieur d'un même individu, ce qui est possible par contre grâce à la modélisation.

...

2.6.3 - Représentation graphique

Pour interpréter la discrimination entre classes, établie par l'analyse, par rapport à leur discrimination fonctionnelle dans le tube digestif de l'animal, la projection des points représentatifs des classes sur le premier axe factoriel a été comparée à la position réelle des classes le long de l'animal.

Pour comparer les taxons et les époques et étudier l'influence de la longueur de l'animal ou de son poids sur la durée du transit, le graphique de la projection des points représentant les dates sur le premier axe factoriel a été établi en fonction du temps. Cette courbe est une image synthétique du nuage initial (sa courbure, inverse de celle du nuage, est un artéfact de l'analyse).

2.7 - Critique de la méthode

Dans les techniques décrites précédemment, trois éléments peuvent avoir introduit un biais dans la lecture du processus de transit :

- l'utilisation du son comme marqueur,
- le prélèvement par la méthode éthologique au formol,
- la mesure de la longueur des vers.

2.7.1 - Influence du son sur la durée du transit

On peut mettre en évidence, de façon indirecte, que le son est un marqueur neutre vis-à-vis du phénomène étudié :

- Des animaux, maintenus pendant dix huit mois en élevage et nourris avec du son, se sont développés sans anomalie (Bouché, Kretzschmar et Rouelle, en préparation) ; par ailleurs, le son est un débris tendre, de faible taille et rapidement colonisé par les microrganismes, champignons en particulier. Ces propriétés caractéristiques sont définies par Wright (1972) comme les principaux facteurs gouvernant le choix des aliments par les vers de terre. Le son est donc un élément non toxique et susceptible d'être facilement ingéré.

Graminacées

- Les résultats des précédentes expériences permettent de comparer le pourcentage d'animaux ayant ingéré de la matière organique (I) (y compris du son) au pourcentage des seuls animaux ayant ingéré du son (II), pourcentages calculés par rapport au total des animaux collectés (tableau 1 et figures 3 à 11).

De l'ensemble de ces données, on peut conclure que :

- pour un stade-taxon, à l'intérieur d'une expérience, la différence entre les animaux (I) et les animaux (II) est constante, excepté au début de l'expérience quand le son est placé après que les animaux aient normalement commencé à s'alimenter en surface.(cf. 3.3.1, cas de l'expérience d). Cette constatation est erronée pour les stades-taxons 1160 et 3290, au mois de décembre ; mais le faible nombre de données ne permet pas de tenir compte de cette anomalie.;

- la diminution du pourcentage d'animaux (II), entre le mois de mars et le mois d'octobre, est générale pour tous les stades-taxons, bien que plus marquée pour le stade-taxon 1160. Or, la différence essentielle entre ces deux époques est la quantité de matière organique libre disponible en surface (litière).

..

Expérience	Stade-taxon	(I) Moyenne	(I) Ecart-type	(II) Moyenne	(II) Ecart-type
a	1200	71	18	28	19
b	1200	82	17	73	90
	1160	60	18	52	19
	3290	68	17	59	19
d	1200	82	9	52	25
	1160	46	14	18	11
	3290	67	14	34	16

Tableau 1 - Pourcentage, par rapport au total des animaux étudiés, des animaux ayant ingéré de la matière organique, y compris du son (colonne I) et des seuls animaux ayant ingéré du son (colonne II). Pour l'expérience a, seul le taxon 1200, qui présente un nombre suffisant de données, est pris en compte.

Légende des figures 3 à 11

▲——▲ Pourcentage, par rapport au total, des animaux ayant ingéré de la matière organique (y compris du son)

○——○ Pourcentage, par rapport au total, des seuls animaux ayant ingéré du son

Pour chaque figure, le code du taxon et l'époque sont donnés.

Fig. 3 _ 1200 _ Exp.a

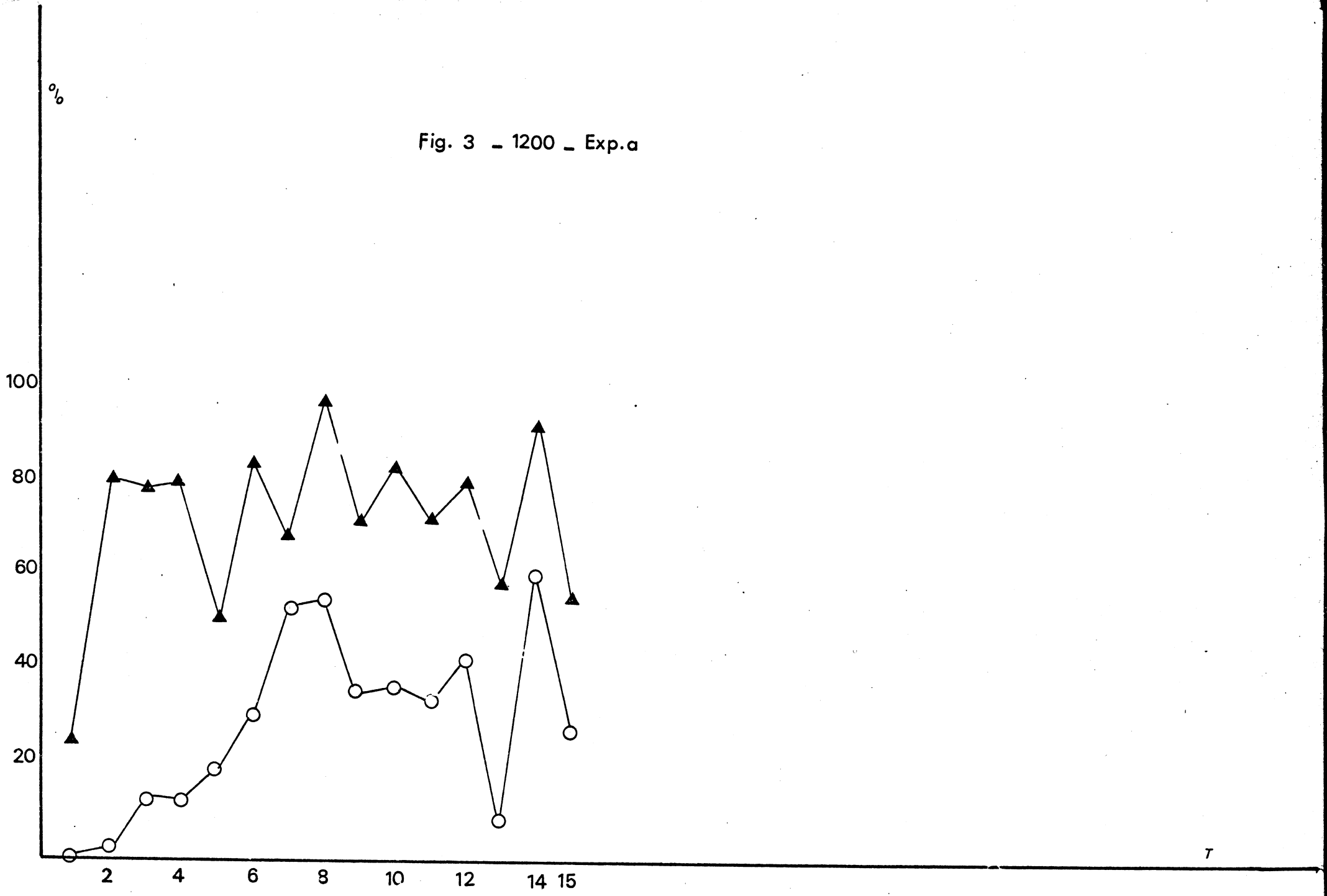


Fig. 4 – 1160 – Exp.a

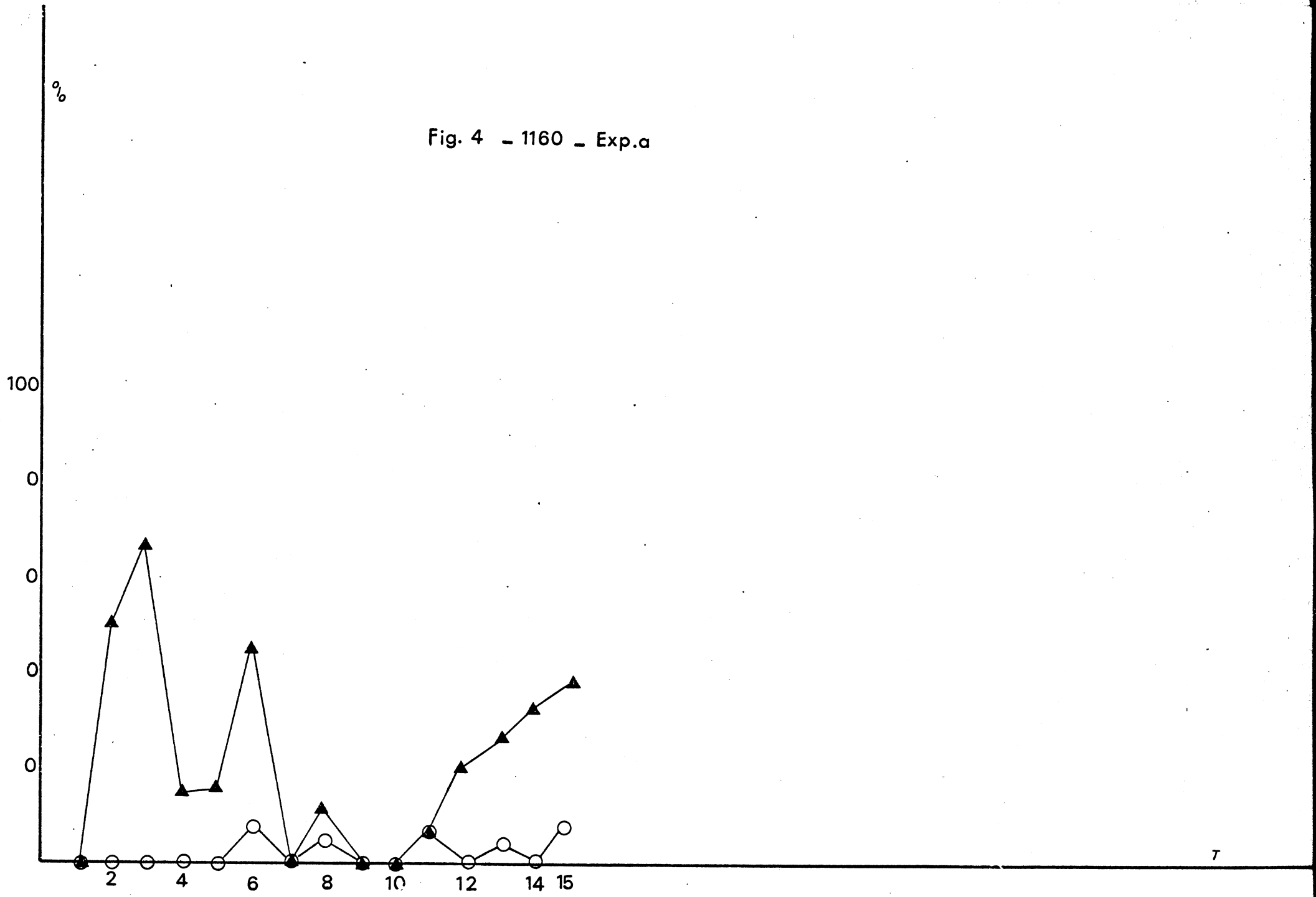


Fig. 5 _ 3290 _ Exp. a

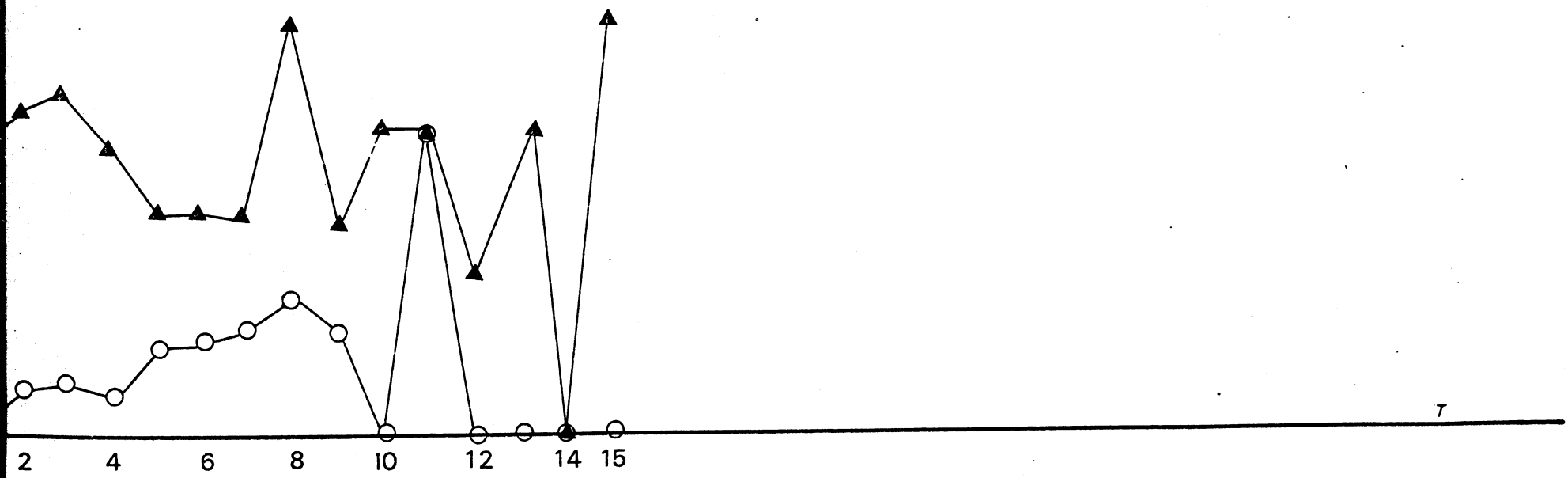


Fig. 6 _1200_ Exp.b

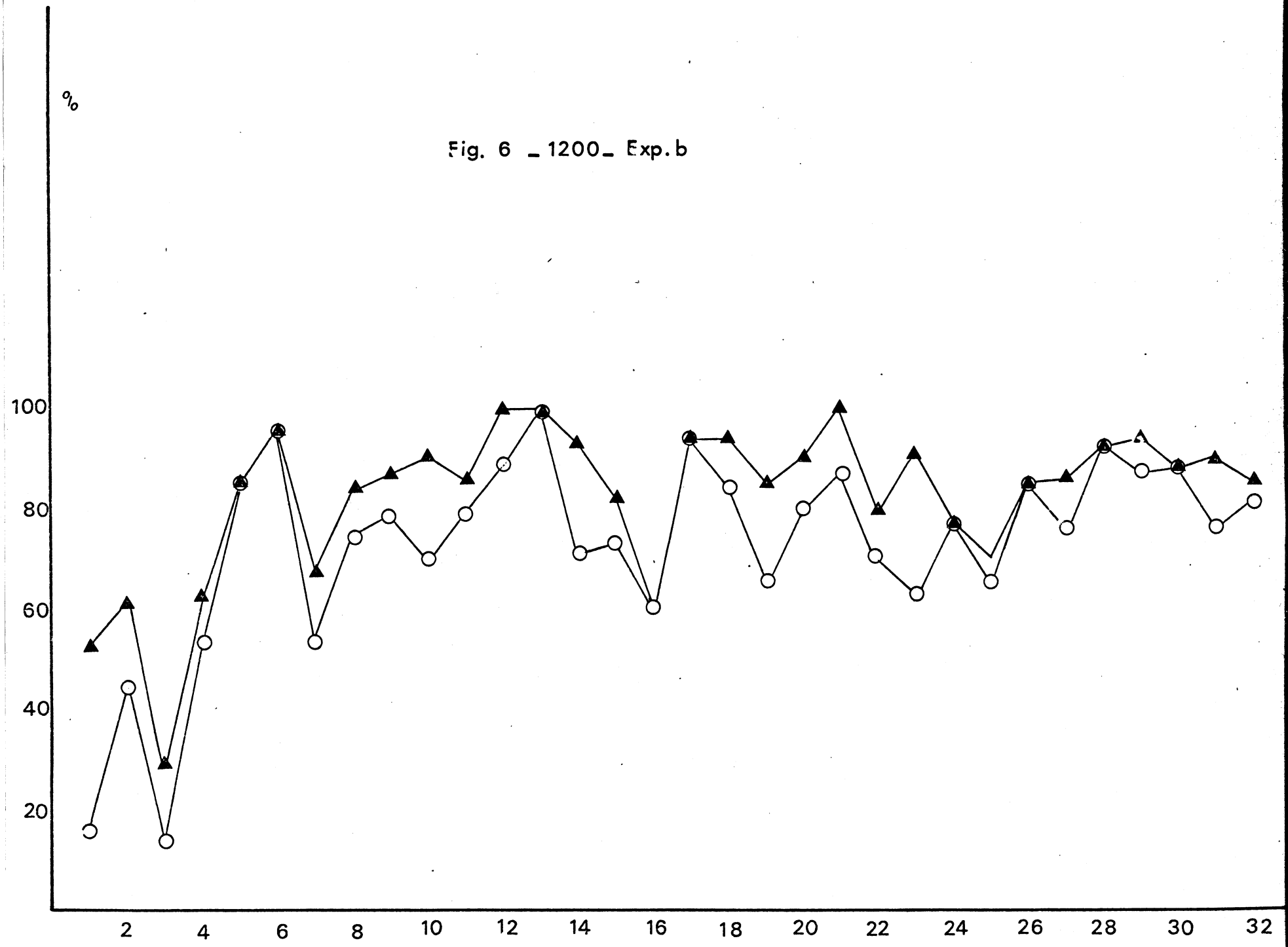


Fig. 7 – 1160 – Exp. b

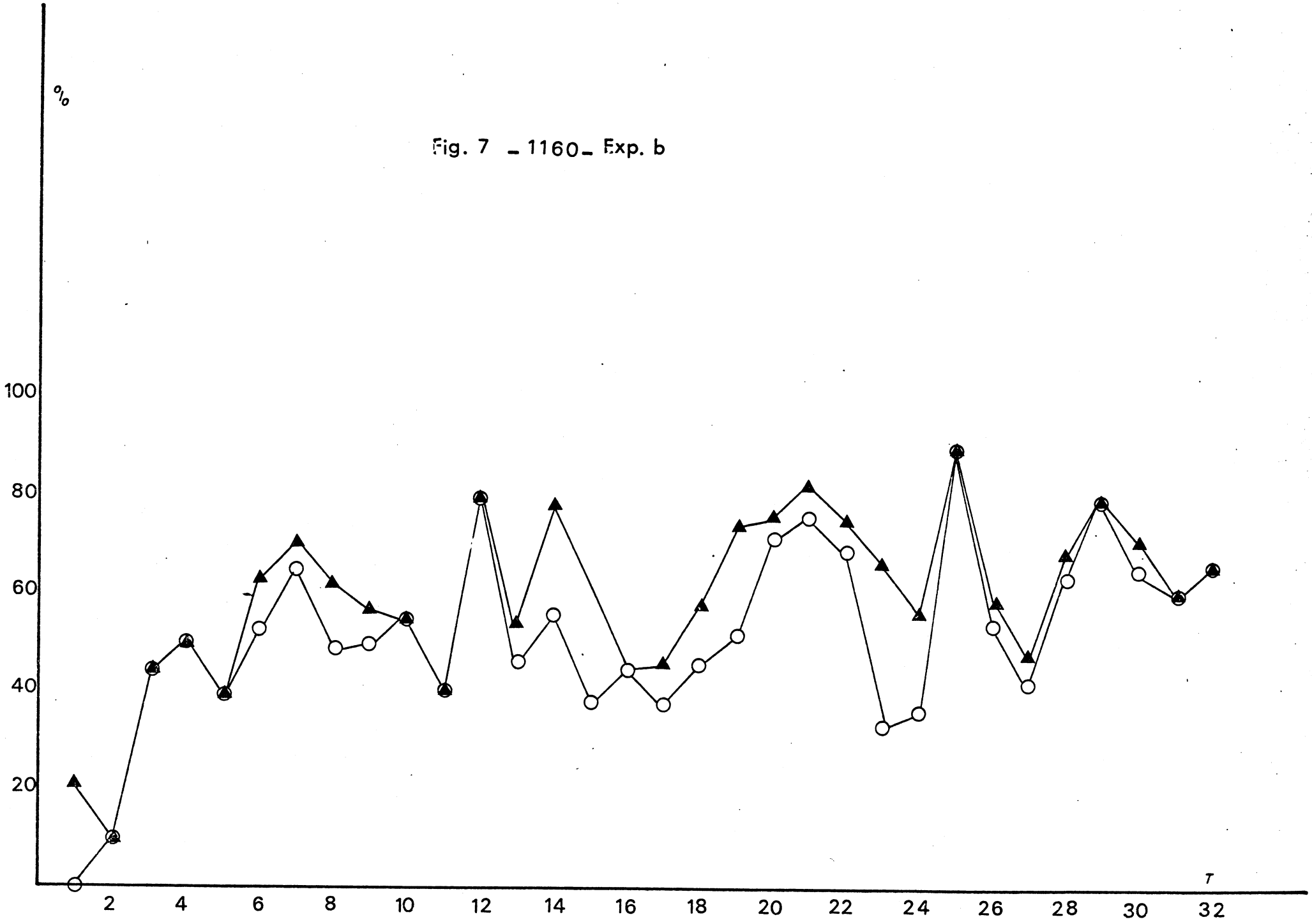


Fig. 8 _ 3290_ Exp. b

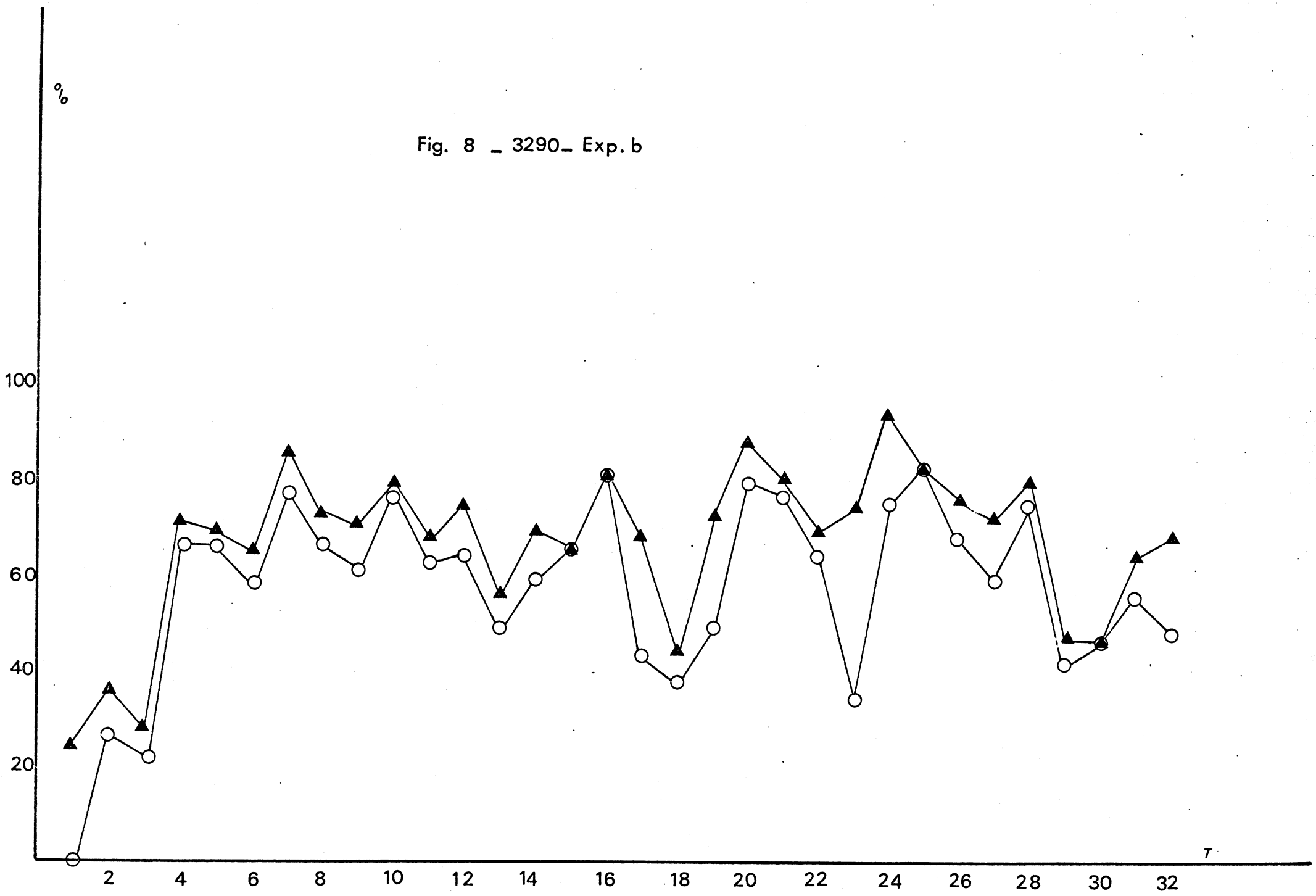


Fig. 9 – 1200 – Exp. d

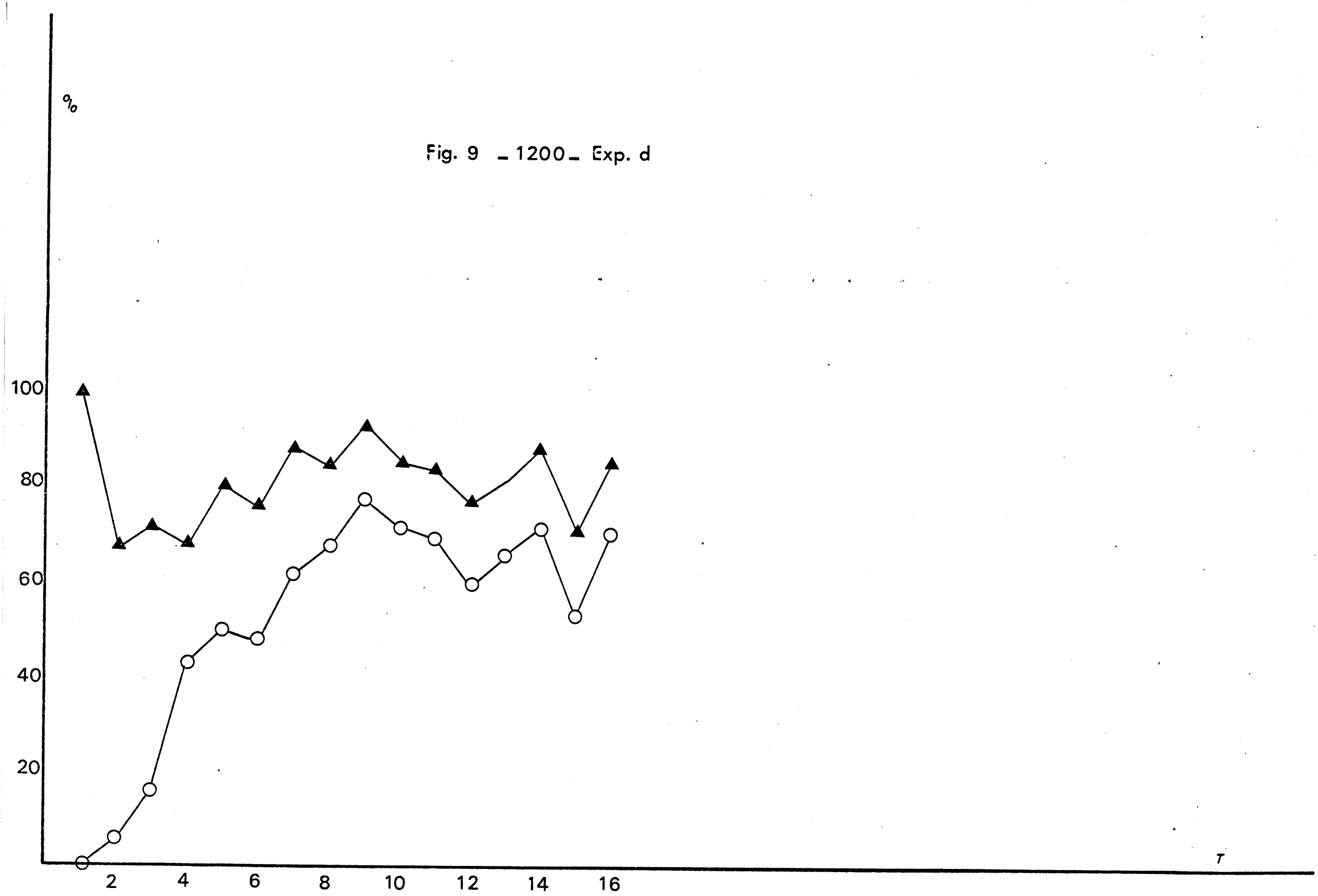


Fig. 10 - 1160 - Exp. d

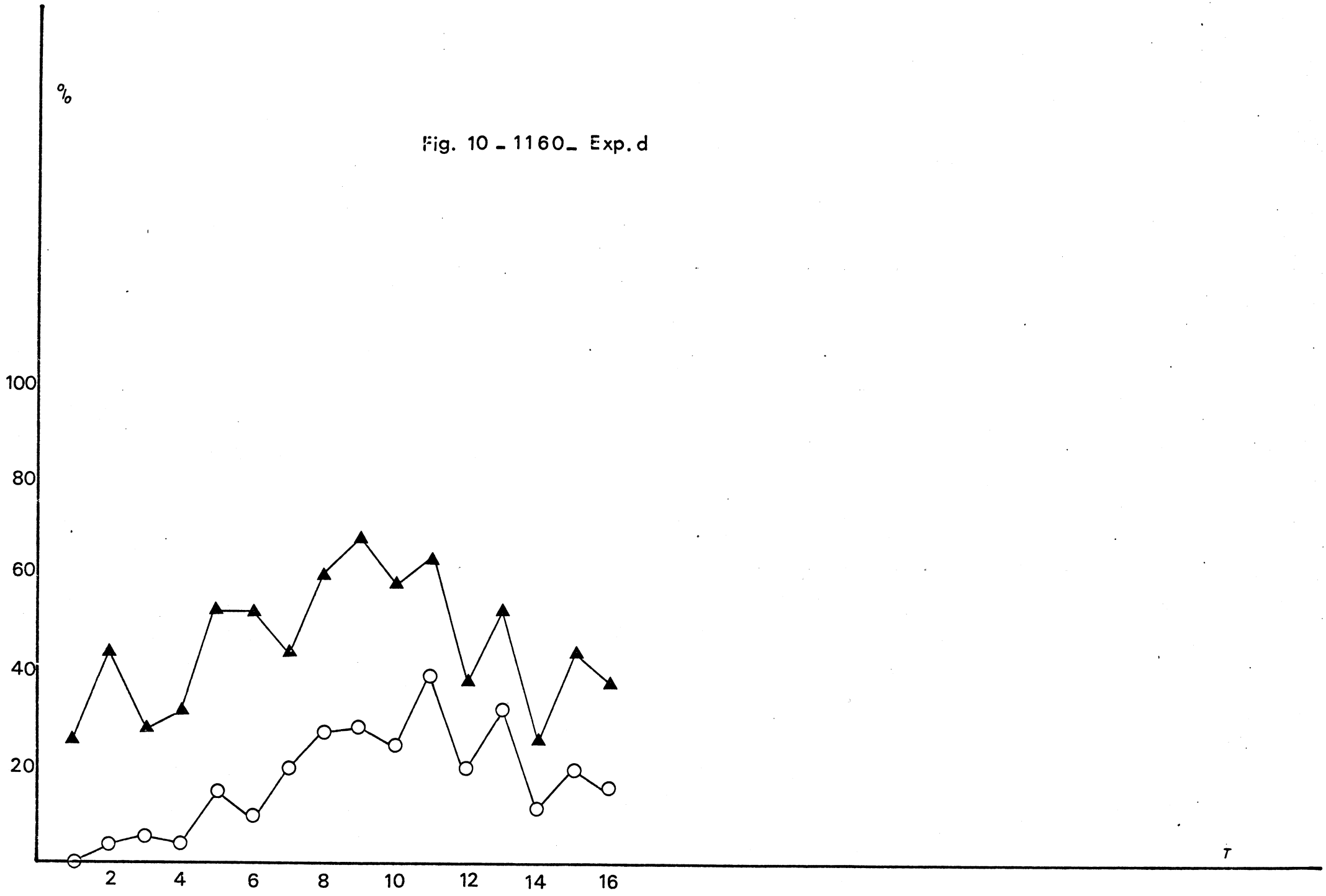
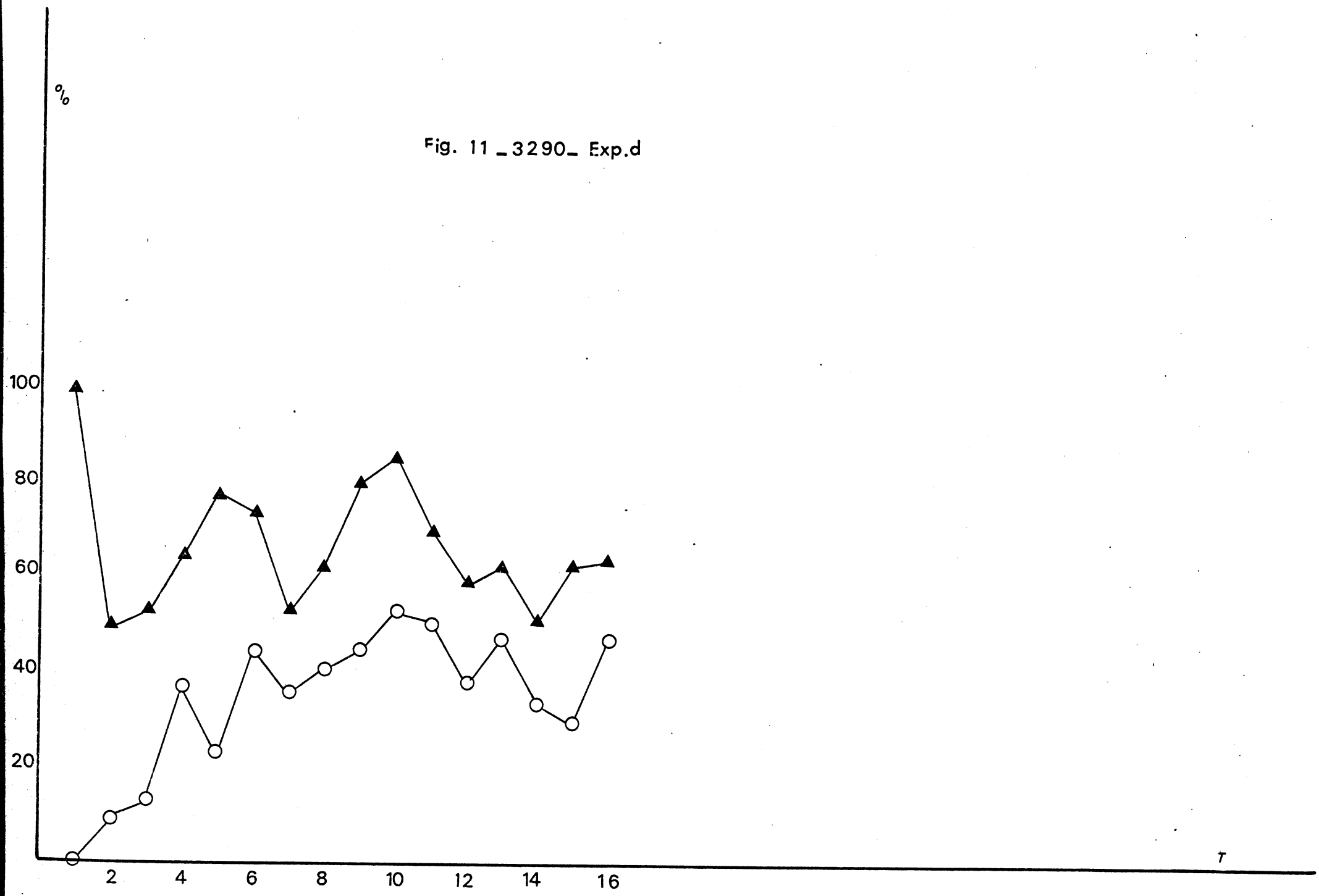


Fig. 11 _3290_ Exp.d



ment rien de la litière de l'automne précédent, les vers de terre l'ayant consommée.

Le son est donc ingéré comme un élément de la litière, plus ou moins "dilué" dans celle-ci et ne présente ni attraction, ni répulsion particulière. Ce qui est vrai pour l'ingestion ne l'est pas forcément pour le transit ; mais il est peu probable qu'un élément non toxique, ingéré en même temps que l'aliment naturel, soit éliminé d'une manière différente de cet aliment. Il semble donc légitime d'admettre que la présence du son est sans conséquence sur la durée de transit.

2.7.2 - Influence du mode de prélèvement

Un moyen de connaître le degré d'activité des animaux est de comparer la biomasse recueillie par la méthode d'extraction au formol à la biomasse d'animaux restant dans les 20 premiers centimètres du sol après ce premier mode de prélèvement. Plus les animaux sont actifs, plus le rendement de la méthode éthologique est bon (Bouché, 1975). De même, j'ai remarqué qu'à certaines heures de la nuit, qui correspondent aux moments où les vers de terre viennent se nourrir, le rendement de la méthode au formol est particulièrement élevé.

Il faut donc vérifier si la durée de transit des animaux capturés par la méthode éthologique est différente de celle des animaux restant dans le sol après ce traitement, ces derniers étant extraits par lavage-tamisage (méthode in Bouché, 1972).

Le lavage-tamisage est malheureusement une méthode qui ne permet pas d'obtenir beaucoup d'individus entiers. Donc, je n'ai pu contrôler l'influence de la méthode de prélèvement sur plus de 20 animaux (obtenus par le lavage d'une tonne de terre).

Pour ce faire, j'ai épandu du son en soirée et récolté les vers de terre 15 heures après l'épandage. Après le prélèvement au formol, j'ai pris de la terre au même endroit pour en extraire par lavage-tamisage les animaux restant. Les animaux prélevés au formol et ceux récoltés par lavage ont été disséqués. La position moyenne du premier grain de son ingéré est identique pour les deux groupes (0,82 $\pm$ 0,17 pour les premiers ; 0,83 $\pm$ 0,27 pour les seconds). Il n'y a donc pas d'effet sélectif du mode de prélèvement

..

pour cette variable. Par contre, on remarque que le nombre d'animaux s'étant alimentés (y compris avec du son) est plus grand chez les animaux prélevés au formol (82 % contre 62 %), ce qui confirme le type d'action de cette méthode qui réussit d'autant mieux que les animaux ont une activité les conduisant à se déplacer vers la surface.

2.7.3 - Effet de l'erreur sur la mesure de la longueur

En utilisant les rapports X_1/Y ou X_2/Y (cf. 2.6), une partie de la variabilité, due à la manipulation des vers de terre pour l'analyse, est déjà éliminée. Mais l'erreur sur la mesure de la longueur des vers de terre peut intervenir si elle est proche de la variabilité de leur longueur réelle. En fait, il n'en est rien car cette dernière varie de 40 à 195 mm dans cette expérience alors que l'erreur de mesure est de l'ordre de 2 %.

La méthode employée présente donc de bons critères de fidèlité par rapport au phénomène étudié. On doit remarquer en outre que la distribution des prélèvements révèlant une hétérogénéité spatiale (variation du pourcentage respectif de chaque stade-taxon) n'intervient pas dans la lecture du phénomène. En effet, la similitude, à une époque donnée, de la durée de transit pour tous les stades-taxons n'est pas modifiée en fonction de cette hétérogénéité (cf. 3.3.2). Les variations sur lesquelles se base l'interprétation des données sont donc bien dues au phénomène réel du transit.

III - Analyse descriptive du transit du son

3.1 - Schéma général

Dans le tableau des fréquences relatives utilisé pour l'analyse, on distingue des caractères (= colonnes) et des individus (= lignes). On a étudié 2 types de caractères (X_1/Y ou X_2/Y) et trois sortes d'individus : stades-taxons x date x expérience (A), classe de longueur x date x expérience (B), classe de poids x date x expérience (C).

Dans un premier temps, la variation du caractère X_1/Y a été étudiée pour les individus A en se basant sur les variations de la valeur du premier facteur et sur la répartition des individus sur le plan limité par les deux premiers facteurs.

...

On a enfin observé, par rapport à X_2/Y, la variation de la valeur du premier axe factoriel des individus A.

3.2 - Analyse des "distances" entre classes pour X_1/Y

De même que l'on peut étudier la répartition des éléments unitaires d'une espèce animale ou végétale en fonction d'un facteur du milieu, le pH par exemple, ici est étudiée la répartition des vers de terre appartenant à un même individu (stade-taxon x date x expérience) en fonction de leur aptitude à faire transiter le premier grain de son ingéré jusqu'à une position dans le tube digestif repérée par les différentes classes délimitées sur celui-ci.

Les résultats de l'analyse des correspondances établissent des distances entre ces classes et il est particulièrement intéressant de comparer la distribution des classes sur le premier axe factoriel à celle de ces mêmes classes sur l'animal. La première distribution est pondérée, par rapport à la seconde, par le rôle de chaque classe du tube digestif dans le transit ; les différences y sont donc à la fois anatomiques et fonctionnelles.

3.2.1 - Comparaison de la distribution des classes établies par l'analyse à la distribution réelle

Cette comparaison est établie en regroupant tous les individus A de manière à mettre en valeur des différences pouvant exister entre les classes seulement. La non identité des distributions (fig. 12) et la variation (augmentation relative) des effectifs, croissant depuis les classes antérieures jusqu'aux classes postérieures (fig. 13) (pour la comparaison, les effectifs réels sont corrigés afin de les estimer par rapport à une classe unique égale à un dixième de la longueur), mettent en évidence trois éléments remarquables : la discrimination du gésier et de la dernière classe, la différenciation en deux zones distinctes et le ralentissement progressif du transit.

La discrimination de la dernière classe est due à la valeur plus forte (- 0,41) du premier facteur (fig. 12) et à son faible effectif (fig. 13) Le premier fait est un artéfact dû à un changement dans le mode de lecture de

...

L'étude de l'influence du poids et de la longueur a été faite en comparant la variation de la valeur du premier axe factoriel par rapport à X_1/Y des individus B et C.

On a enfin observé, par rapport à X_2/Y, la variation de la valeur du premier axe factoriel des individus A.

3.2 - Analyse des "distances" entre classes pour X_1/Y

De même que l'on peut étudier la répartition des éléments unitaires d'une espèce animale ou végétale en fonction d'un facteur du milieu, le pH par exemple, ici est étudiée la répartition des vers de terre appartenant à un même individu (stade-taxon x date x expérience) en fonction de leur aptitude à faire transiter le premier grain de son ingéré jusqu'à une position dans le tube digestif repérée par les différentes classes délimitées sur celui-ci.

Les résultats de l'analyse des correspondances établissent des distances entre ces classes et il est particulièrement intéressant de comparer la distribution des classes sur le premier axe factoriel à celle de ces mêmes classes sur l'animal. La première distribution est pondérée, par rapport à la seconde, par le rôle de chaque classe du tube digestif dans le transit ; les différences y sont donc à la fois anatomiques et fonctionnelles.

3.2.1 - Comparaison de la distribution des classes établies par l'analyse à la distribution réelle

Cette comparaison est établie en regroupant tous les individus A de manière à mettre en valeur des différences pouvant exister entre les classes seulement. La non identité des distributions (fig. 12) et la variation (augmentation relative) des effectifs, croissant depuis les classes antérieures jusqu'aux classes postérieures (fig. 13) (pour la comparaison, les effectifs réels sont corrigés afin de les estimer par rapport à une classe unique égale à un dixième de la longueur), mettent en évidence trois éléments remarquables : la discrimination du gésier et de la dernière classe, la différenciation en deux zones distinctes et le ralentissement progressif du transit.

La discrimination de la dernière classe est due à la valeur plus forte (- 0,41) du premier facteur (fig. 12) et à son faible effectif (fig. 13) Le premier fait est un artéfact dû à un changement dans le mode de lecture de

...

Fig. 12 - Comparaison de la distribution des classes sur le premier axe factoriel à la distribution réelle.

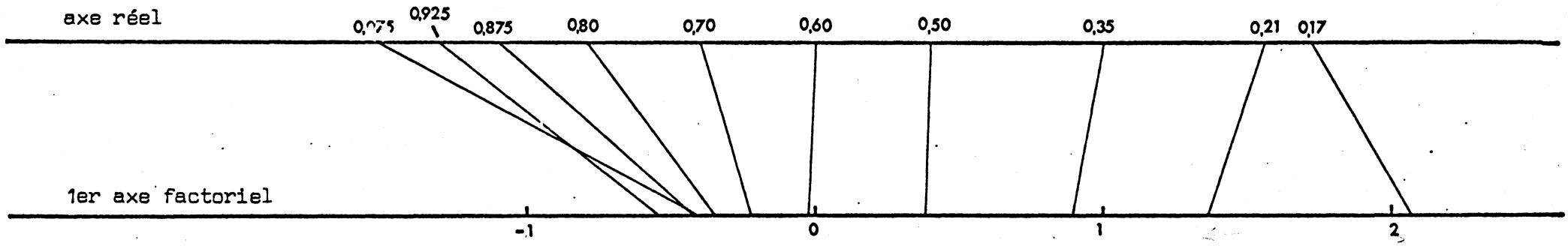
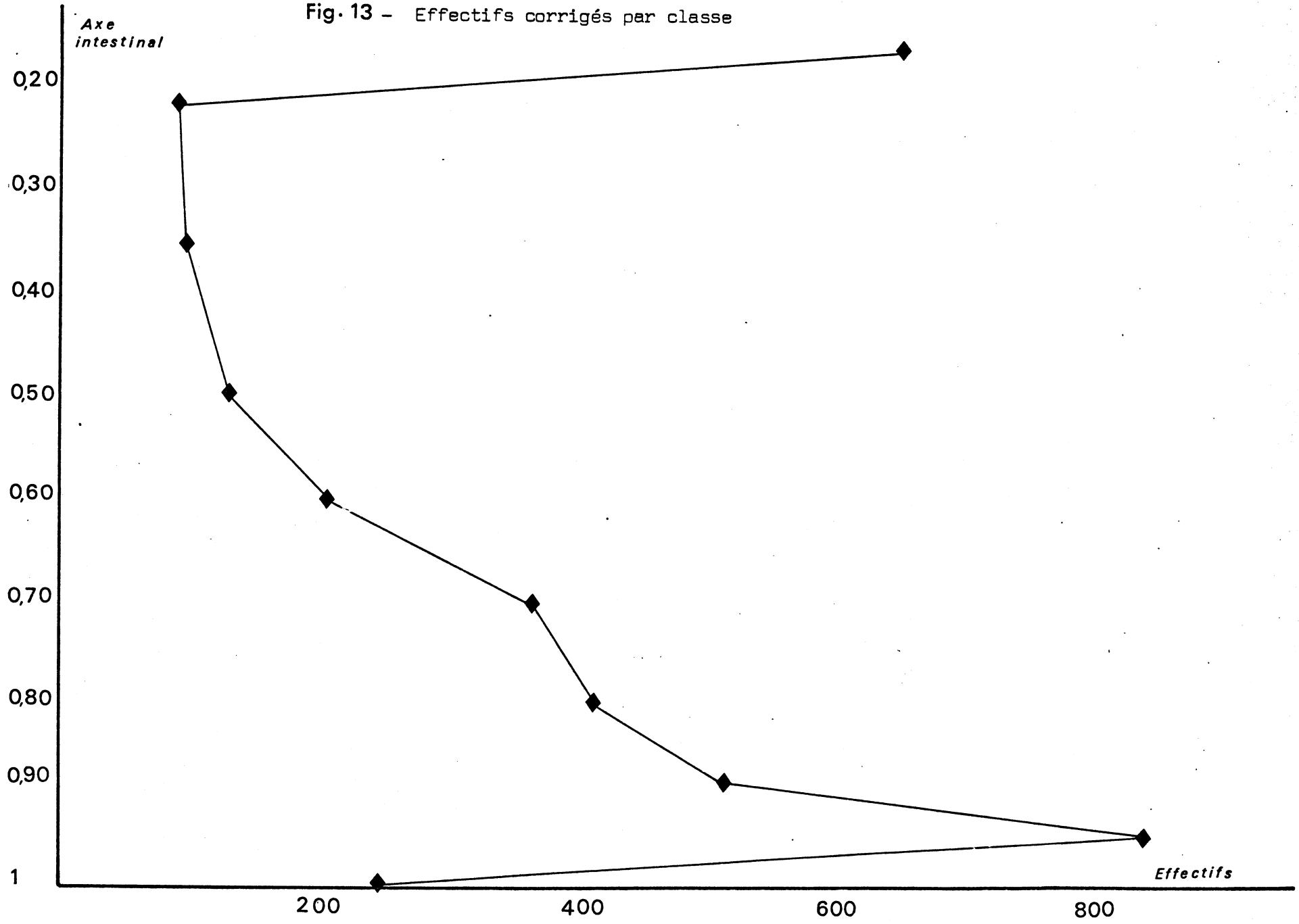


Fig. 13 - Effectifs corrigés par classe



la position du son. En effet, pour les 8 premiers prélèvements (date) de l'expérience b, les animaux dont le premier grain de son ingéré était au voisinage de l'anus (1cm environ) ont été comptés $X_1/Y = 1$. Cette façon de faire, abandonnée par la suite pour évaluer le rapport des mesures réelles, a conduit d'une part à regrouper les animaux des deux dernières classes Y - 1 cm/Y = 0,90 en moyenne) et d'autre part à faire apparaître des effectifs non négligeables dans la dernière classe aux dates où les premières sont fortement représentées. La présence simultanée d'effectifs semblables dans ces deux classes explique qu'elles aient été rapprochées par l'analyse. Par contre, le faible effectif, sur l'ensemble des individus de la classe 0,95-1, est dû à un phénomène réel. En effet, l'excrétion étant discontinue et la distance entre grains de son dans le tube digestif étant au moins de 1/2 cm, la probabilité de présence d'un grain dans la dernière classe est assez faible. Ce phénomène est corollaire de la très forte augmentation des effectifs pour l'avant-dernière classe, phénomène sur lequel on reviendra.

La discrimination du gésier, tient, quant à elle, a deux phénomènes principaux ; d'une part, cette classe est très différenciée et d'une taille très réduite (cf. 2.6.1) ; d'autre part, les effectifs de cette classe sont importants en début d'expérience (période de prise de nourriture) au moment où les classes postérieures sont forcément vides puisque le son vient seulement d'être introduit. On doit remarquer que, pour estimer la distance entre le gésier et les autres classes, si on ne tenait compte que des effectifs du premier au moment de la reprise d'alimentation (époque où l'ensemble des vers de terre sont susceptibles d'avoir ingéré du son), le gésier serait moins différencié par rapport aux autres. L'effectif corrigé, très grand en comparaison de celui des autres classes, doit être attribué à la faible taille de cette portion du tube digestif (facteur de correction très grand) et à la durée importante de la prise de nourriture en surface.

La discrimination de ces 2 classes revêt donc à la fois un caractère artificiel ($X_1/Y = 1$ pour les 8 premières classes et la période d'introduction du son) et un caractère fonctionnel (excrétion discontinue et étalement de la prise de nourriture).

La différence entre les deux distributions, et l'augmentation des effectifs, sont des phénomènes corollaires. Ils indiquent en effet que le transit est assez uniforme jusqu'à 0,55 (classes de l'analyse semblables aux classes réelles, effectifs corrigés peu différents), mais qu'il se

traduit, dans la deuxième partie du tube digestif, par un regroupement ,par rapport à la distribution réelle, des classes établies par l'analyse et par une augmentation des effectifs,surtout sensible dans l'avant-dernière classe. Le regroupement des classes met en évidence la simultanéité d'effectifs semblables pour chacune d'elles dans le temps. Ce qui signifie qu'à partir de 0,55 le transit est affecté d'une grande variabilité dans la population, variabilité qui est encore peu apparente dans la classe 0,55 - 0,65, mais qui est de plus en plus marquée au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'anus. D'autre part, les effectifs augmentant dans le même sens soulignent la diminution,en moyenne,de la vitesse de transit dans cette partie du tube digestif.

Enfin, la très brusque augmentation des effectifs corrigés de la classe 0,85 - 0,90 est liée au phénomène de défécation. En effet, les grains de son étant distants de 0,5 à 1 cm, le prochain élément du marqueur se trouve dans la classe 0,90 - 0,95 dès qu'un animal a excrété le premier grain de son ingéré. Or, le mode d'étude ne permet pas de savoir à quel moment se fait la défécation. Parmi tous les animaux décomptés dans la classe 0,90 - 0,95, il en est un nombre important qui, en fait, ont déjà émis à l'extérieur le premier grain de son ingéré et devraient être éliminés.

Le transit peut donc être décomposé en deux phases. La première partie du tube digestif (jusqu'à 0,55) est traversée de façon uniforme par le marqueur ; la seconde est caractérisée par un ensemble de phénomènes complexes et corollaires les uns des autres : augmentation de la variabilité, diminution de la vitesse, importance de l'excrétion discontinue. Cette analyse descriptive ne permet pas d'évaluer l'importance relative des différents phénomènes, ni de quantifier la dynamique des deux phases ; mais ce sera possible grâce au modèle dont les hypothèses de départ apparaissent ici. Par ailleurs, cette distinction en deux étapes est validée par la distinction de deux régions physiologiques et fonctionnelles différentes dans le tube digestif

3.2.2 - Zonation fonctionnelle du tube digestif et vitesse de transit

Les auteurs qui ont étudié les différentes zones du tube digestif s'accordent pour définir entre le gésier et l'anus deux parties au moins dont la limite varie peu autour d'une position qu'ils reconnaissent identique pour tous les Lumbricidae. La première partie est une zone de sécrétion, riche en cellules à bordure en brosse (Greenwood, 1892 ; Gardy, 1957 ;

...

van Gansen, 1962) ; il s'y déroule l'essentiel de la protéolyse (Heran, 1956) et le pH varie en général de 7 à 7,8 (Heran, 1954 ; de Puytorac et Mauret, 1956 ; Kagawa, 1949). La deuxième partie couvre le reste du tube digestif, hormis les 25 derniers segments (qui sont intérieurement recouverts de cuticule = proctodaeum) ; c'est une zone d'absorption ; le pH y est légèrement acide (6,8 en moyenne) et la paroi de la lumière intestinale est riche en cellules ciliées qui remplissent une double fonction de cellules absorbantes et d'agents de propulsion du bol alimentaire (Gardy, 1957 ; van Gansen, 1962). La limite entre ces deux fractions se situe aux environs de la moitié de l'animal.

Il est particulièrement satisfaisant de voir se confirmer mutuellement les résultats de deux approches si différentes. En effet, les études physiologiques et l'analyse du transit établissent la même partition du tube digestif. Les deux parties du tube digestif ainsi délimitées ont donc chacune une fonction bien définie et confirmée par la conséquence de deux analyses ; il y a une parfaite adaptation fonctionnelle entre zone d'absorption et transit ralenti.

Ce premier résultat est encourageant pour la suite puisqu'il montre que cette expérience, en dépit de la variabilité très grande des données illustrant la complexité du phénomène étudié, est à même de mettre en évidence les principales caractéristiques de celui-ci.

3.3 - Analyse du transit du premier grain de son ingéré (X_1)

Les nuages de points (fig. 14 à 26) et les courbes établies grâce à l'analyse des correspondances (fig. 27 à 33) permettent de décrire le transit de X_1 et de comparer les dates, les époques et les stades-taxons. Pour l'expérience a, tous les stades-taxons sont confondus en raison du faible nombre d'animaux récoltés.

3.3.1 - Date et durée de la prise de nourriture

Sur les nuages de points, les animaux ayant le premier grain de son dans le gésier ont été repérés (points encerclés). On peut donc connaître la période pendant laquelle ils se nourrissent en surface (période de prise de nourriture). Pour l'estimer sans faire intervenir la date d'épandage du son, il faut considérer comme date de début d'alimentation celle à partir de laquelle on voit <u>de nouveau</u> apparaître des animaux ayant X_1 dans le gésier,

Légende des figures 14 à 26

Nuage des points initiaux :

en abscisse : numéro des dates successives à l'intérieur d'une expérience avec indication des heures correspondantes ;

en ordonnée : fractions successives du tube digestif.

Chaque point du graphique indique la position du premier grain de son ingéré par un animal à une date ; le chiffre supérieur à 1 donne le nombre des animaux confondus en ce point ; lorsque X_1 a été trouvé dans le gésier, le point représentatif est encerclé.

Erratum : au lieu de d(a) et d(b)
lire d(1) et d(2)

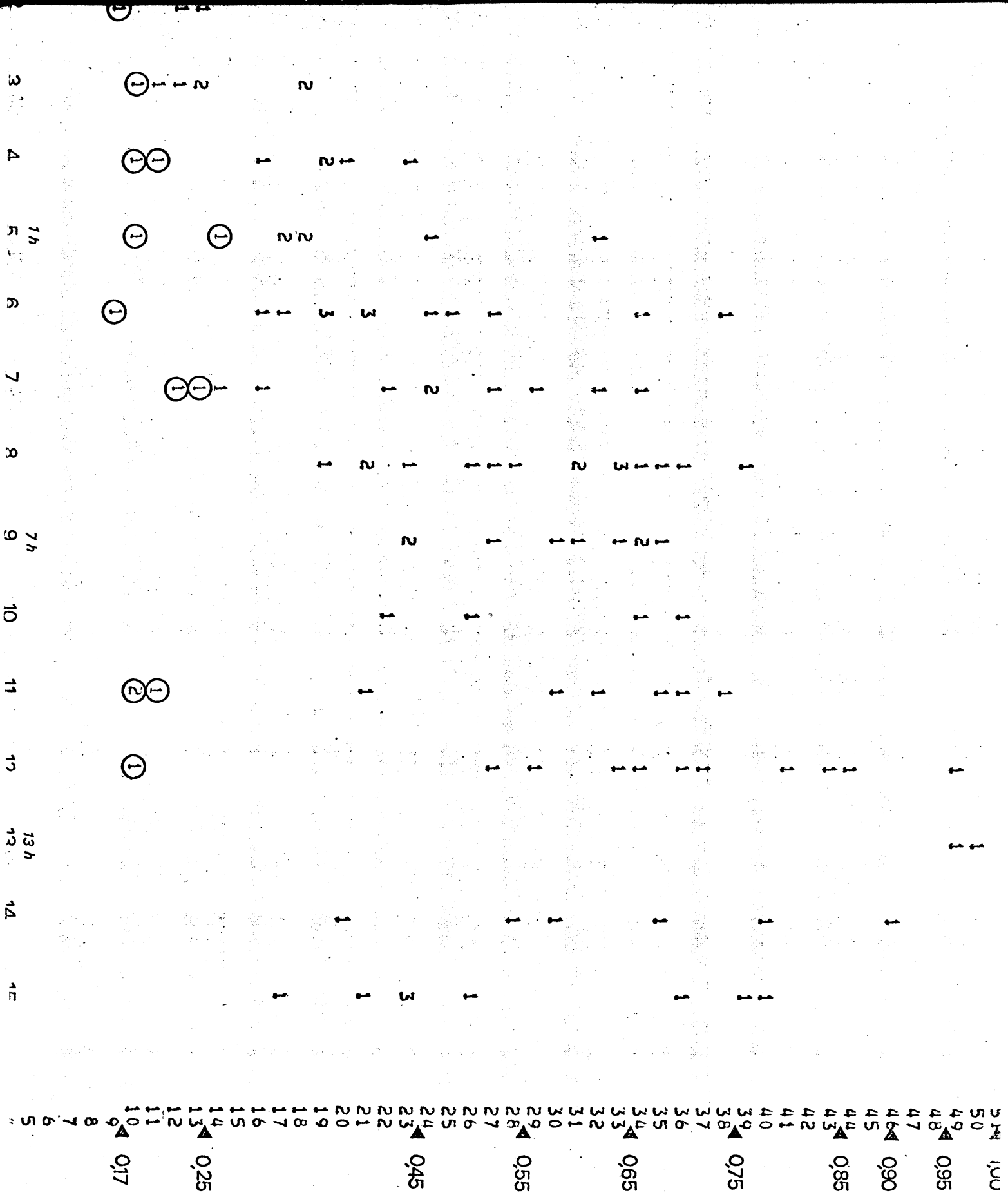


Fig. 14 - Nuage des points initiaux - tous taxons réunis

expérience a.

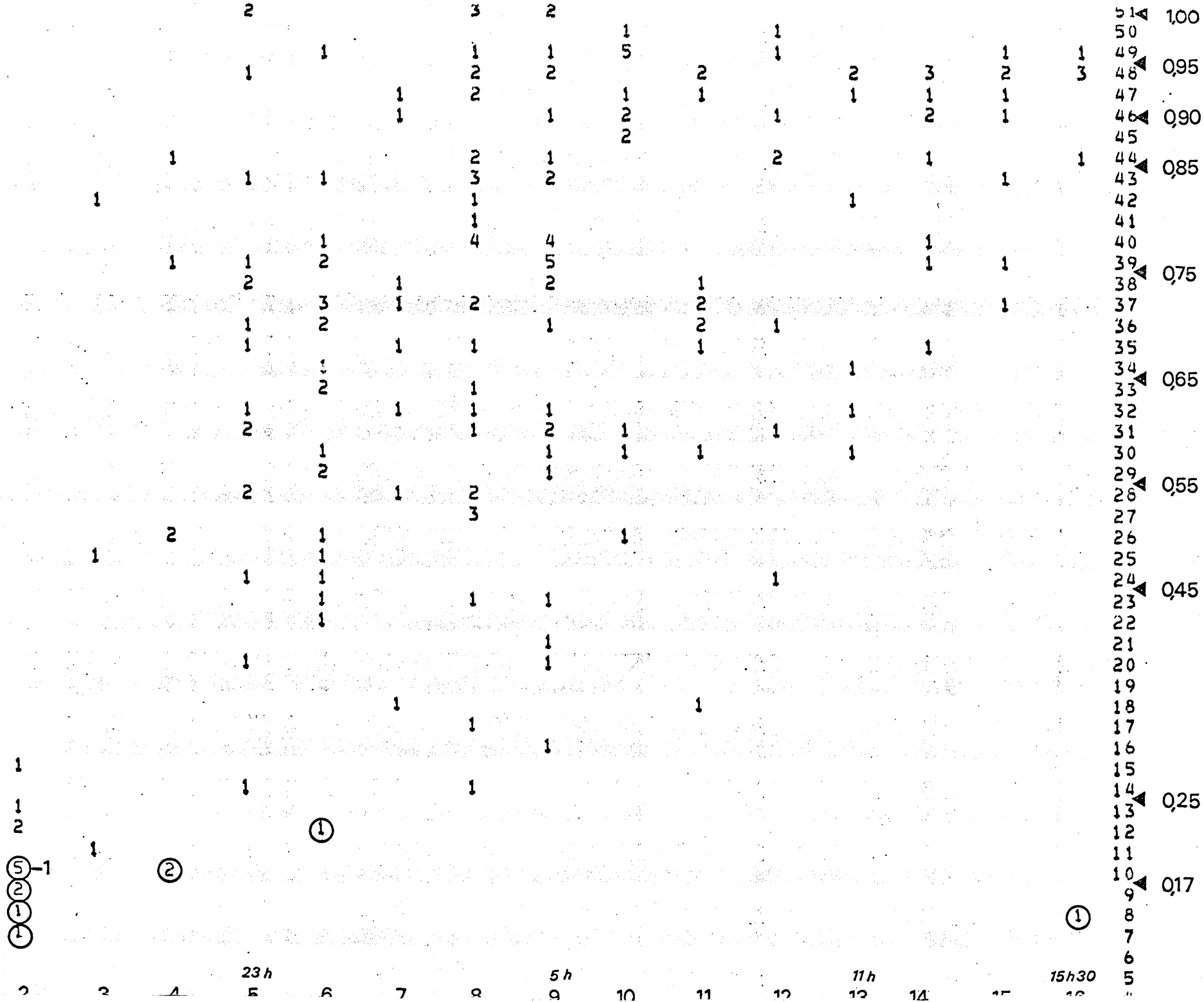


Fig. 15 – Nuage des points initiaux – 1200 – expérience b

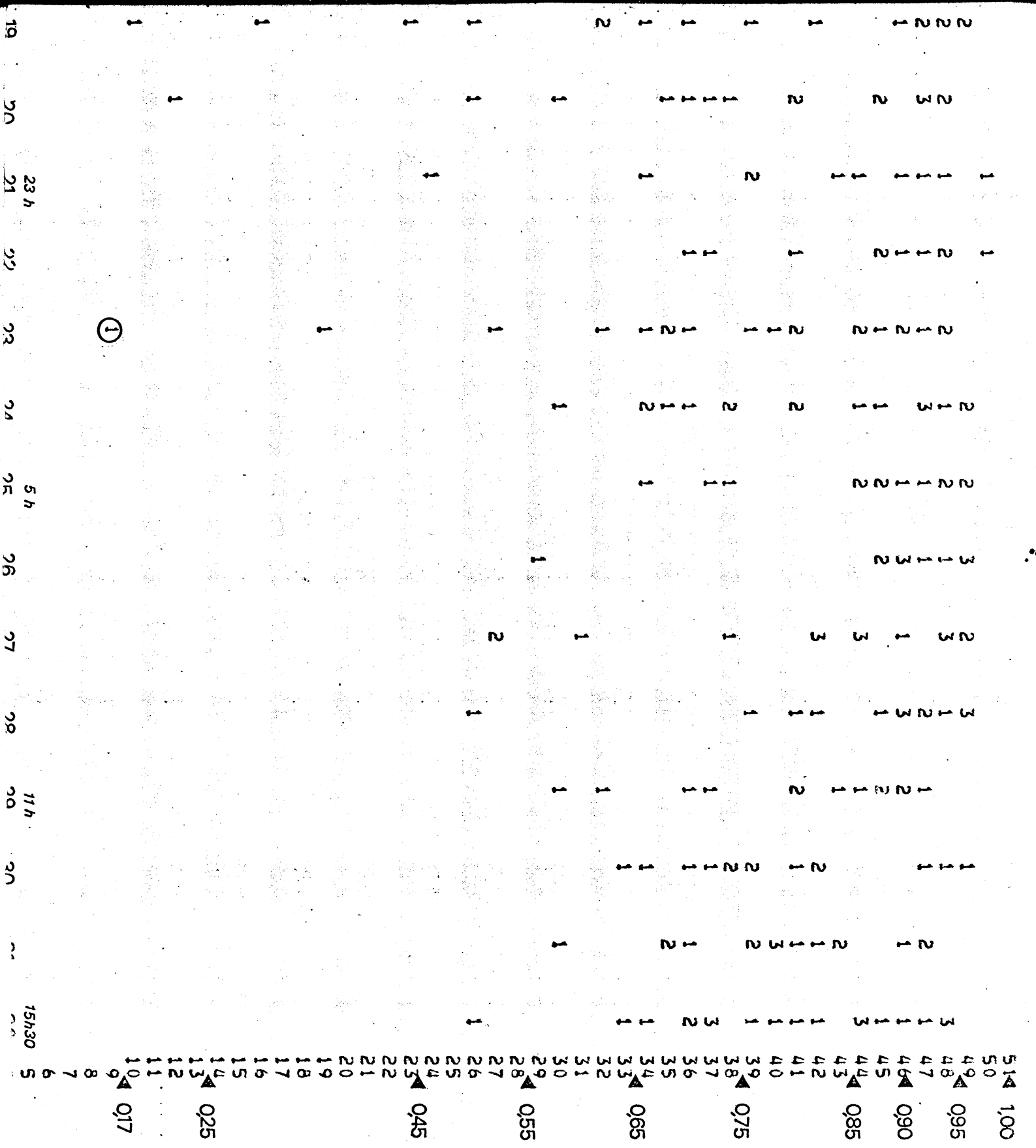


Fig. 16 - Nuage des points initiaux - 1200 - expérience b

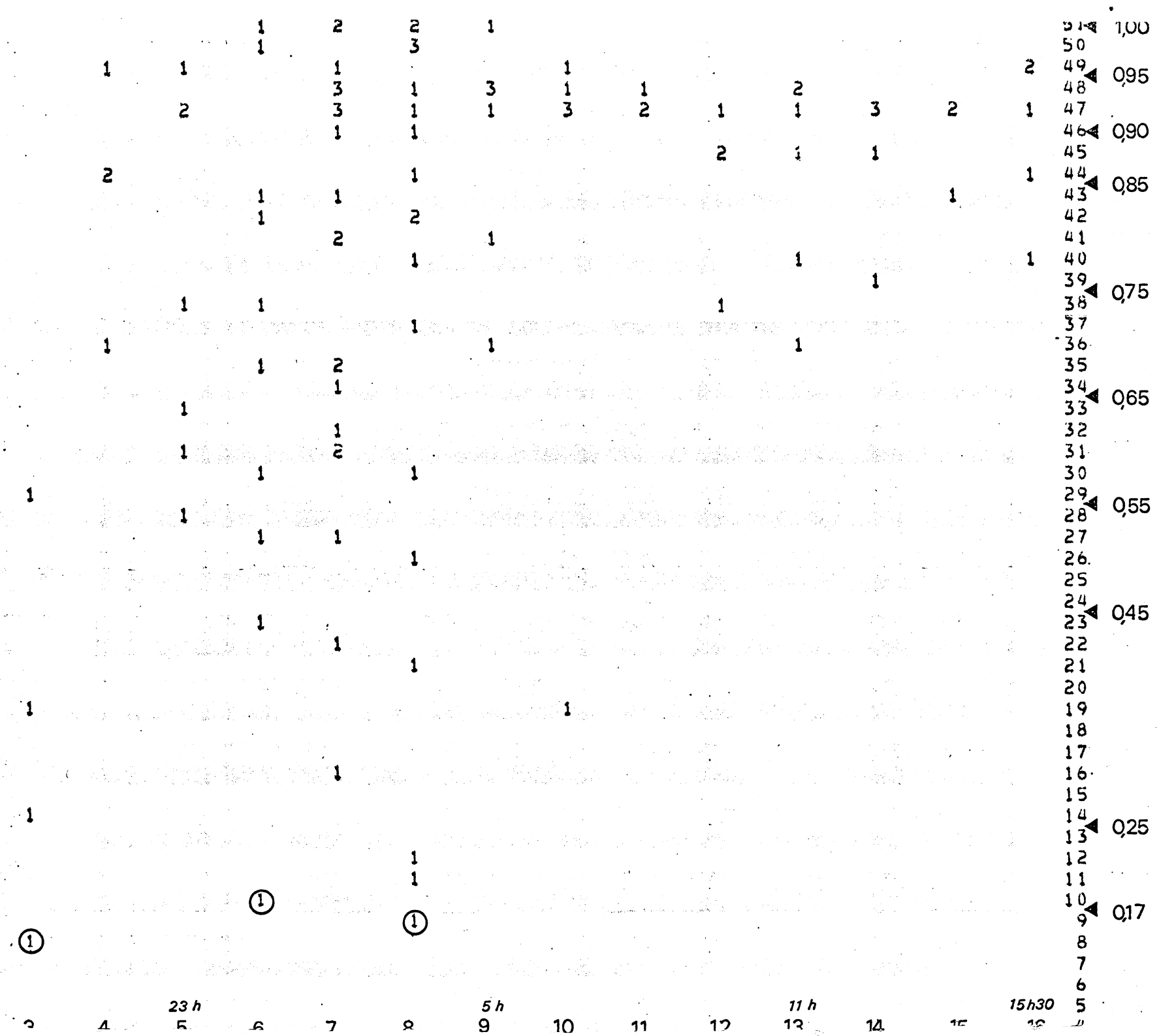


Fig. 17 - Nuage des points initiaux - 1160 - expérience b.

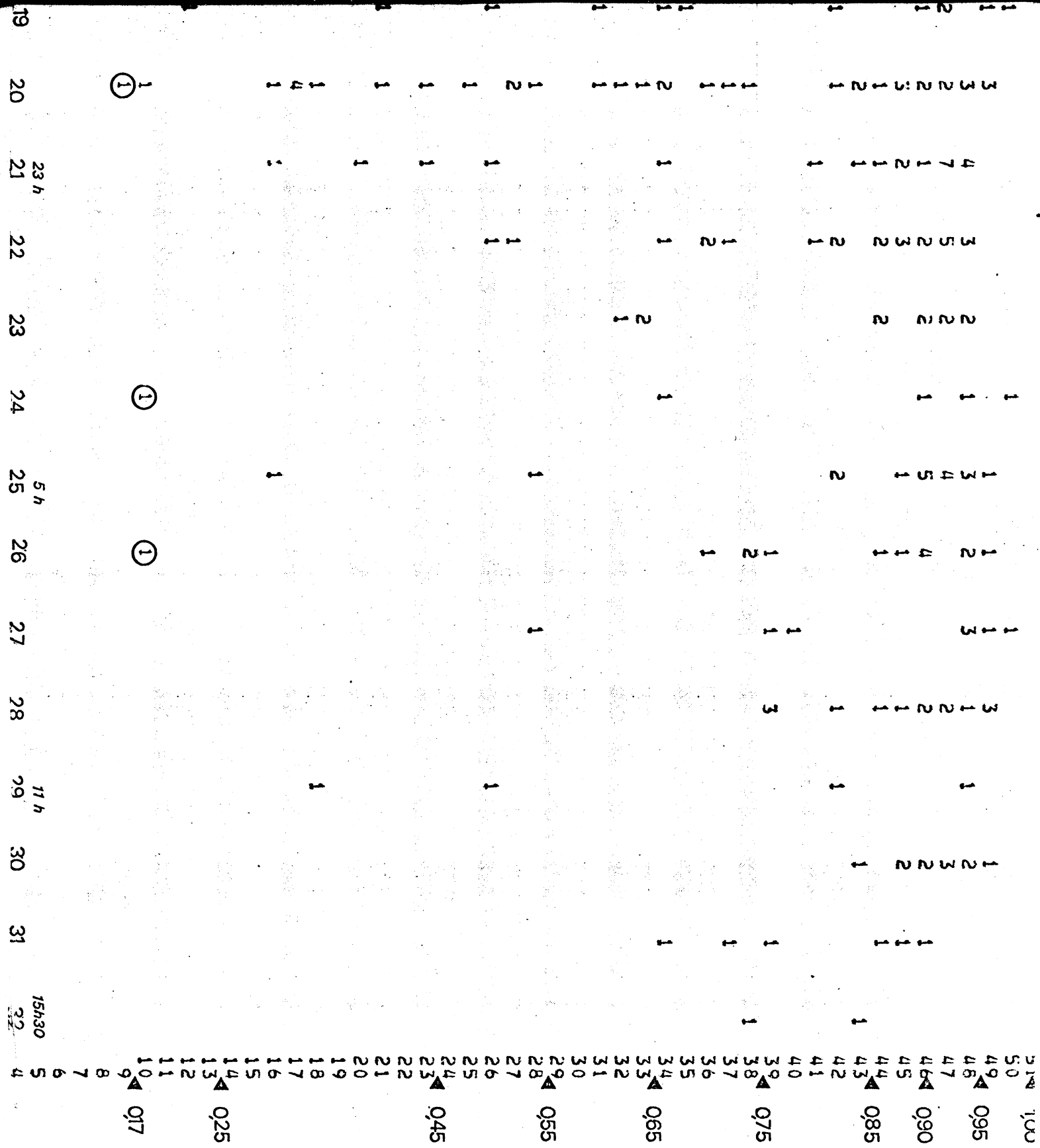


Fig. 18 - Nuage des points initiaux - 1160 - expérience b.

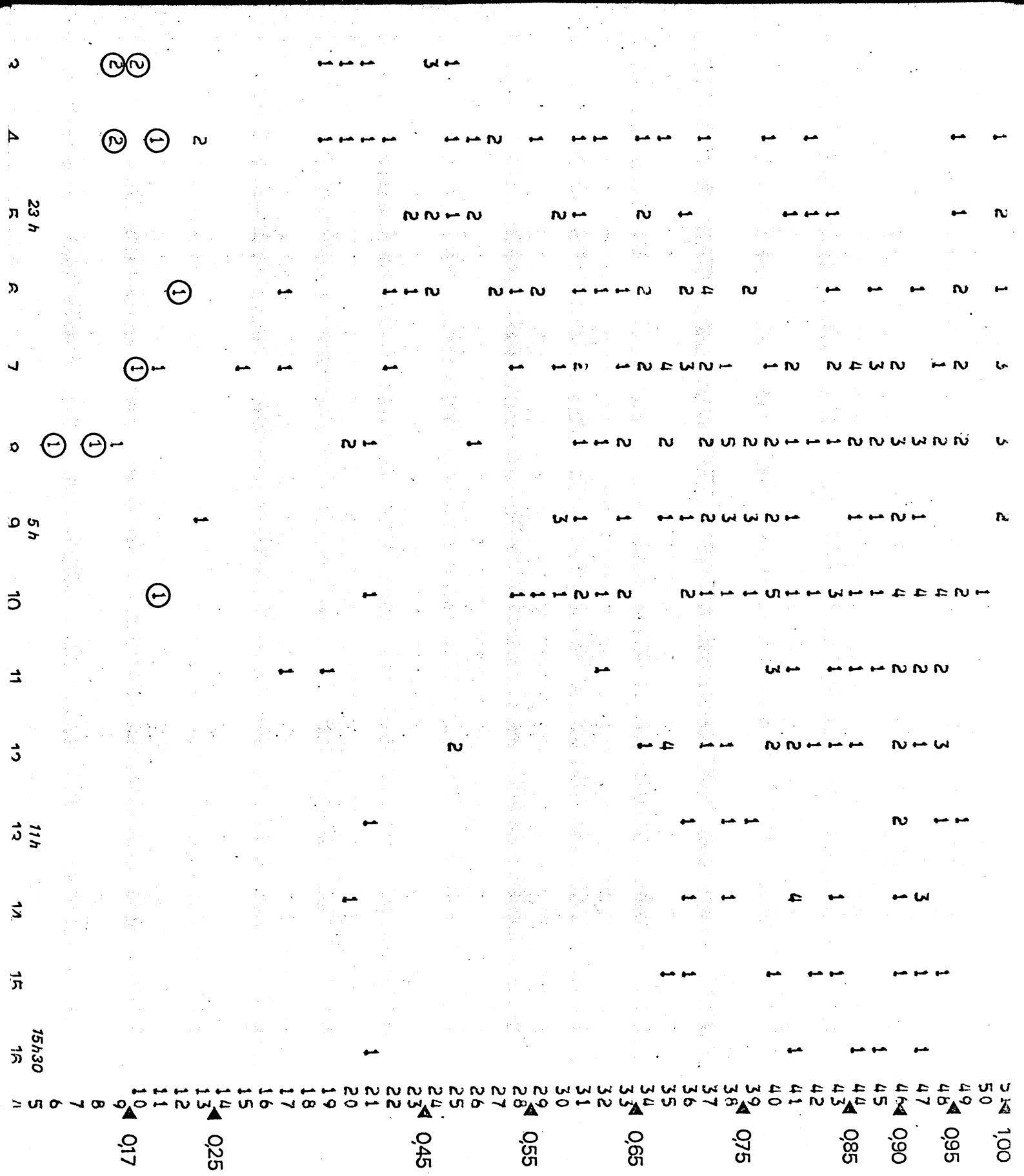


Fig. 19 - Nuage des points initiaux - 3290 - expérience b.

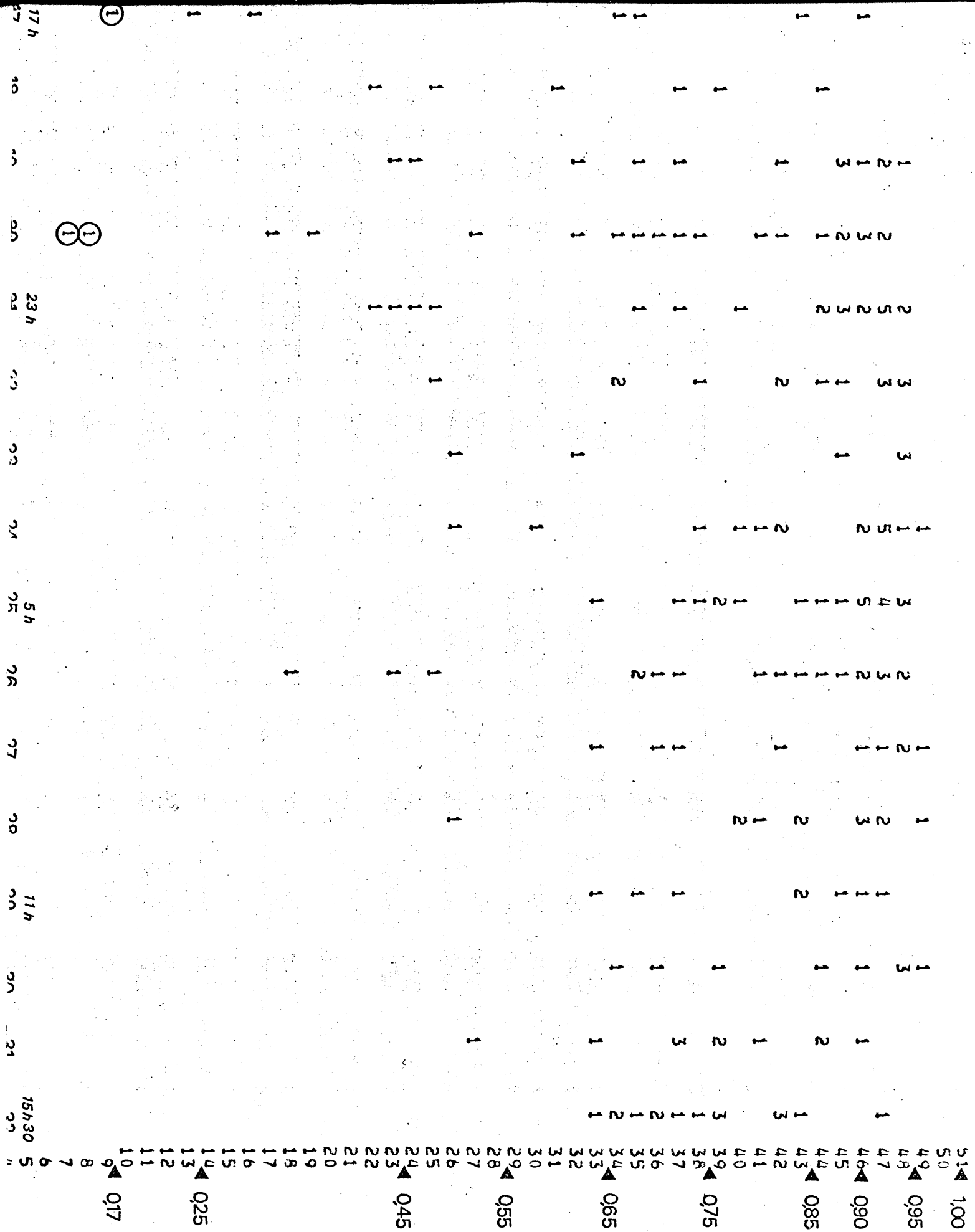


Fig. 20 - Nuage des points initiaux - 3290 - expérience b.

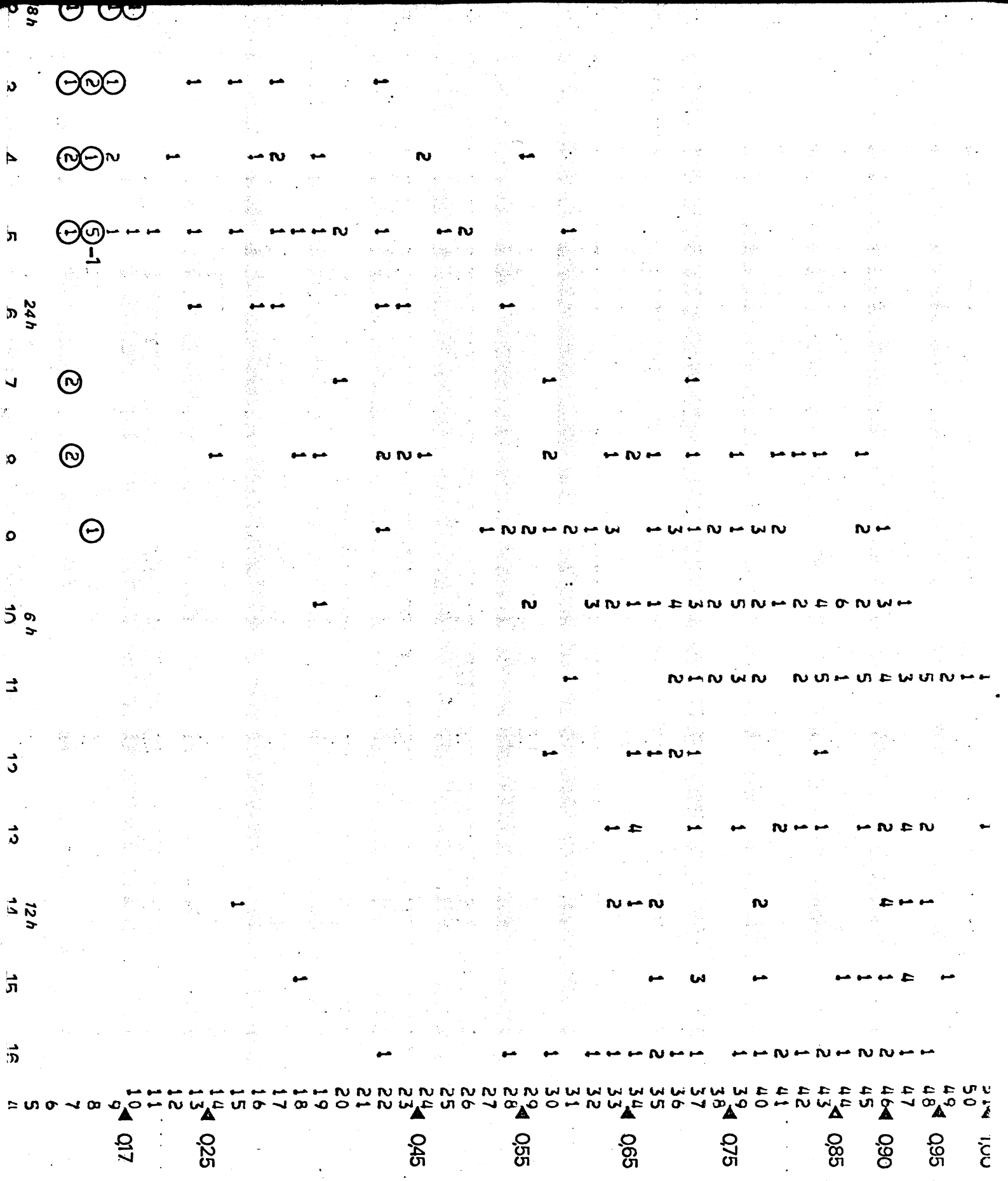


Fig. 21 - Nuage des points initiaux - 1200 - expérience d(a).

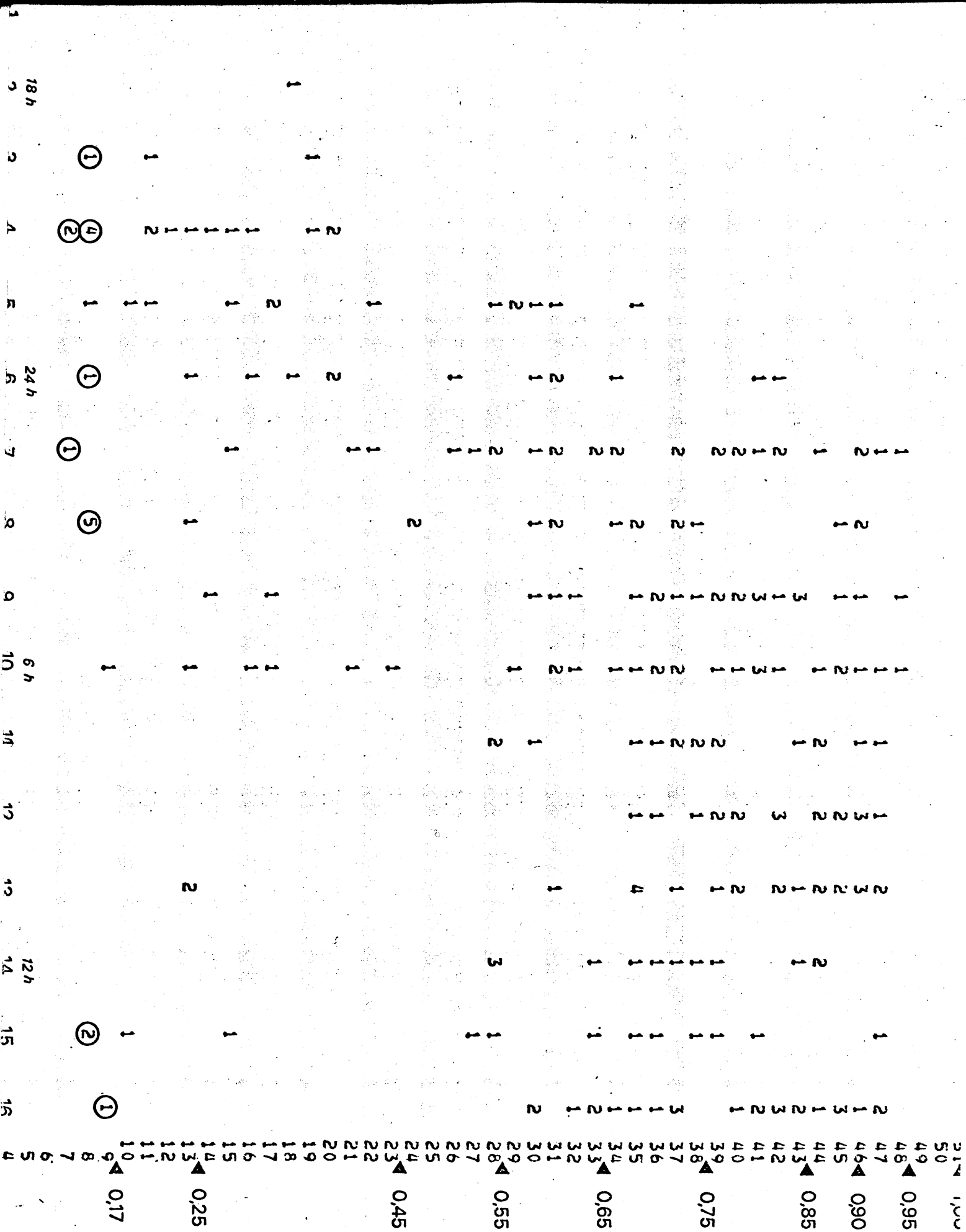


Fig. 22 - Nuage des points initiaux (1200 - expérience d(b).

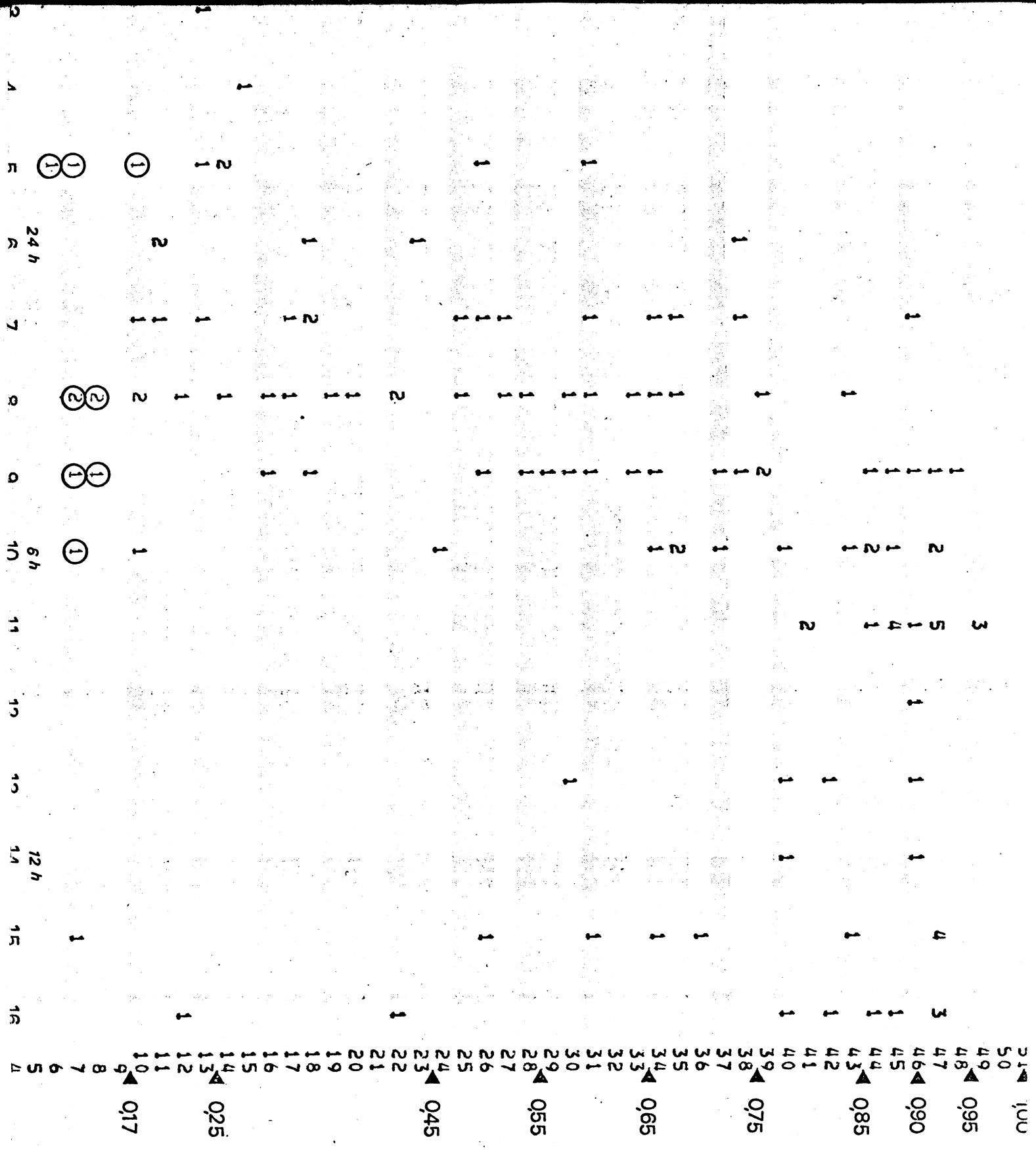


Fig. 23 - Nuage des points initiaux - 1160 - expérience d(a).

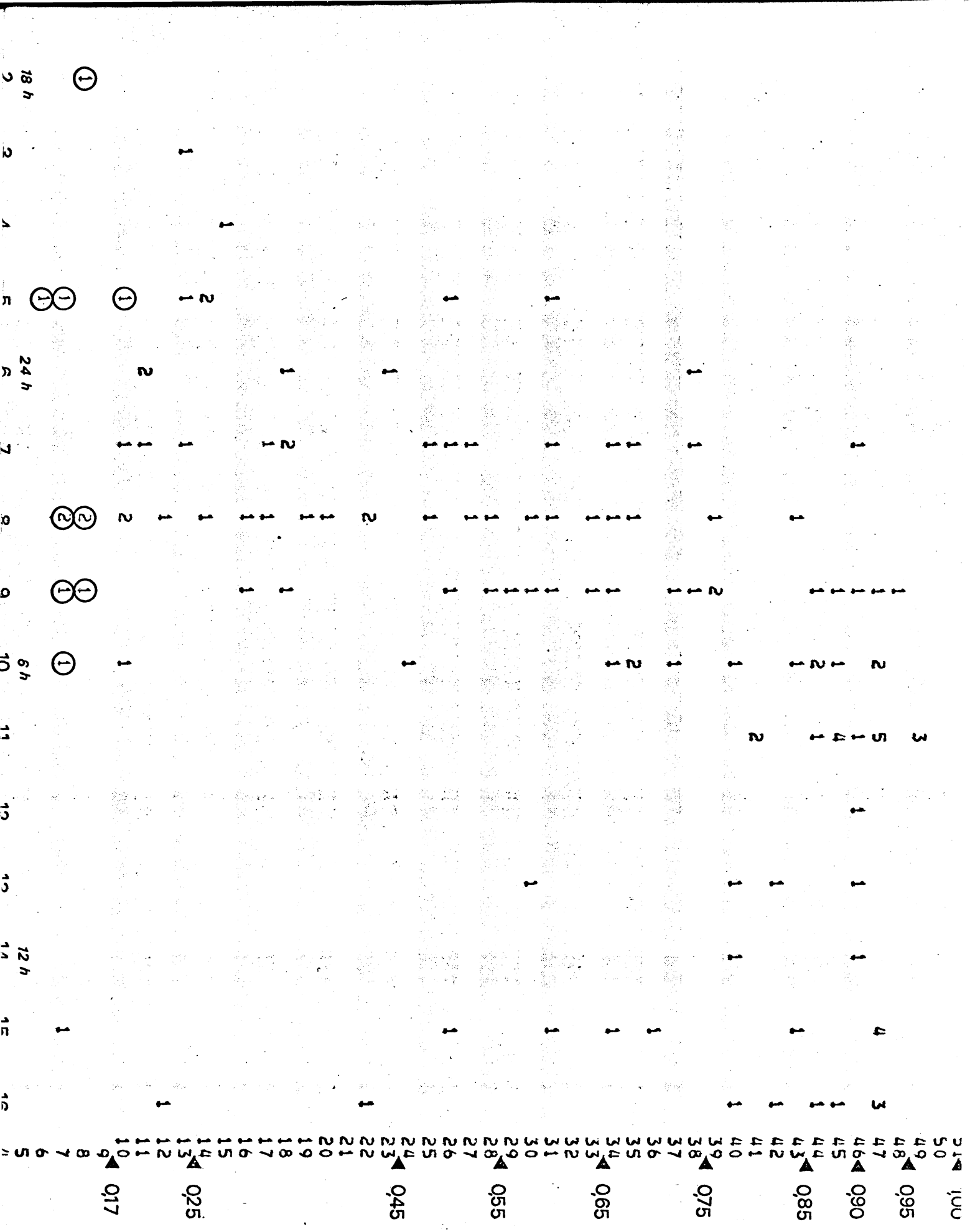


Fig. 23 - Nuage des points initiaux - 1160 - expérience d(a).

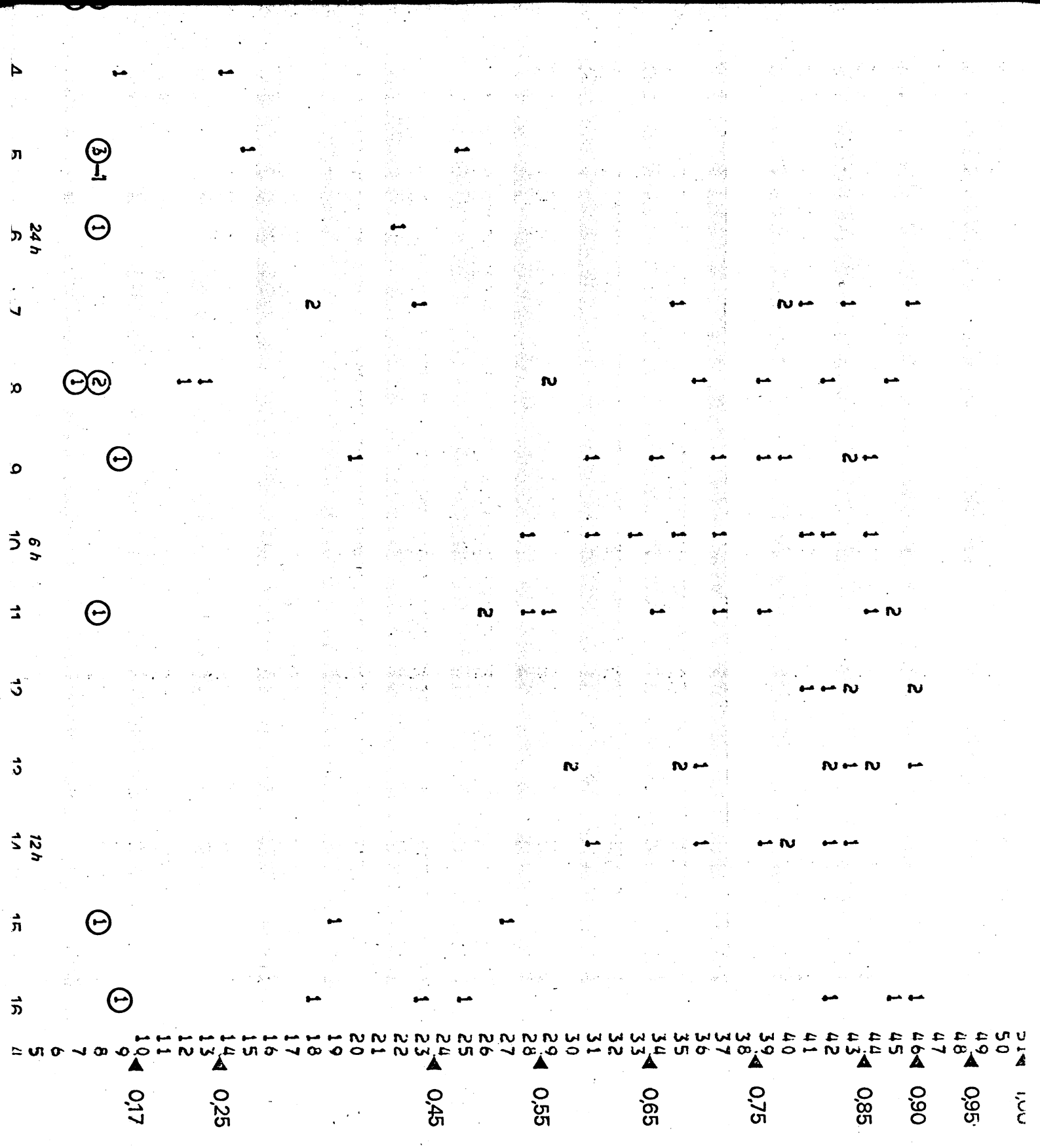


Fig. 24 - Nuage des points initiaux - 1160 - expérience d(b).

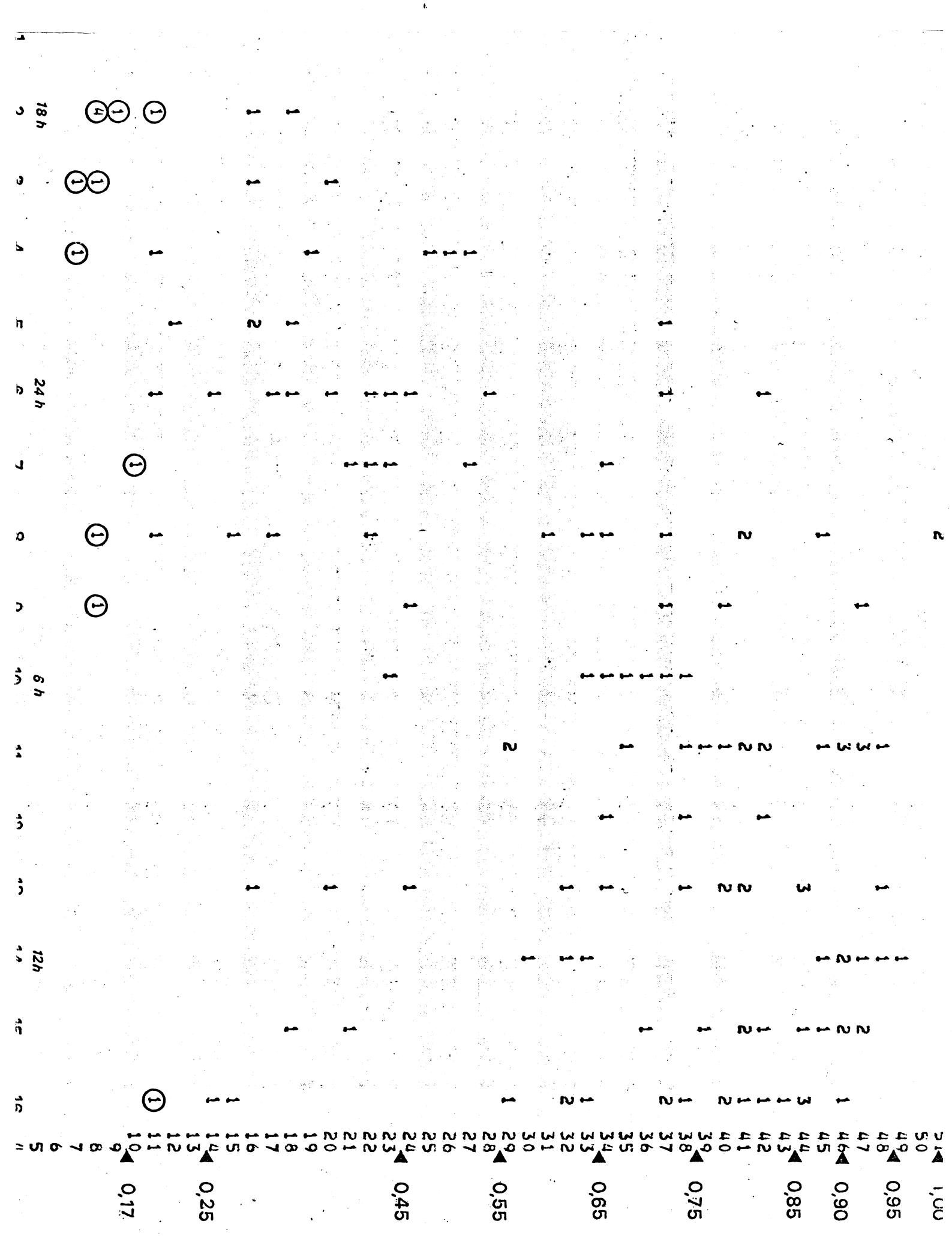
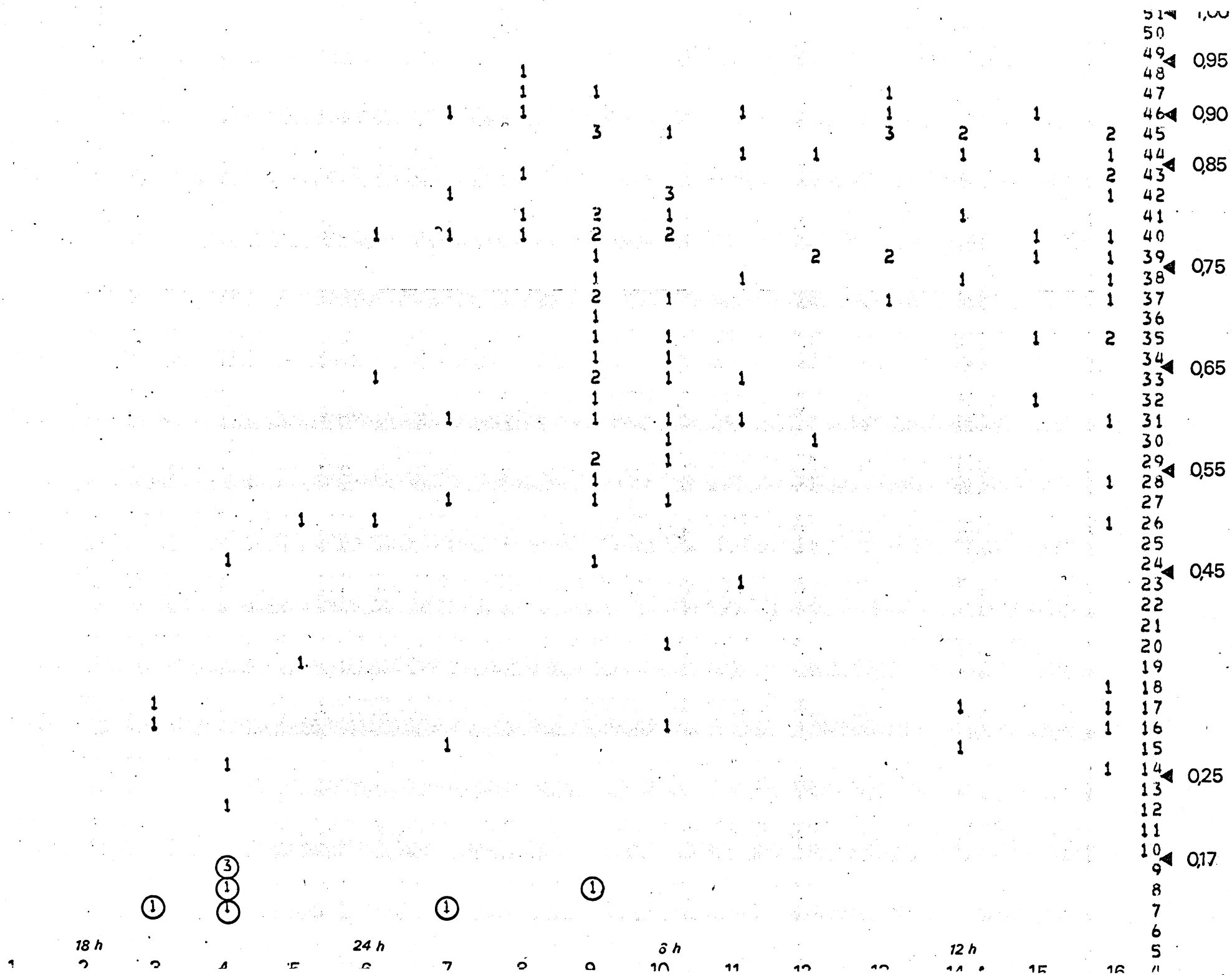


Fig. 25 - Nuage des points initiaux - 3290 - expérience d(a).


18 h
24 h
6 h
12 h
1,00
0,95
0,90
0,85
0,75
0,65
0,55
0,45
0,25
0,17

Légende des figures 27 à 33

Variation de la valeur du premier axe factoriel pour 1 stade-taxon à 1 époque :

en abscisse : durée de l'expérience avec indication des heures de certains prélèvements,

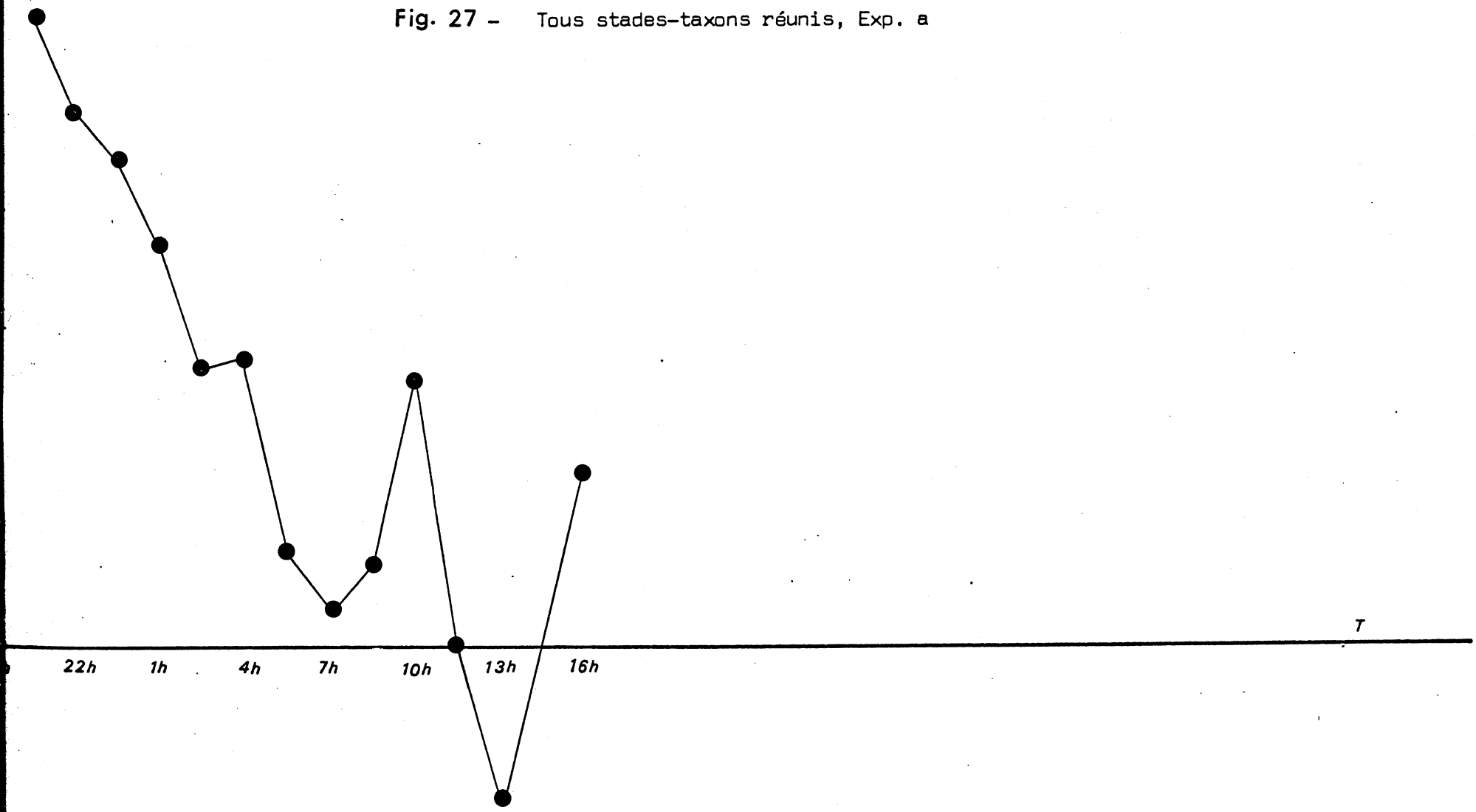
en ordonnée : 1er axe factoriel.

●——● : courbe unique ou courbe moyenne dans le cas de l'expérience d

□——□ : expérience d(1)

△——△ : expérience d(2)

Fig. 27 - Tous stades-taxons réunis, Exp. a



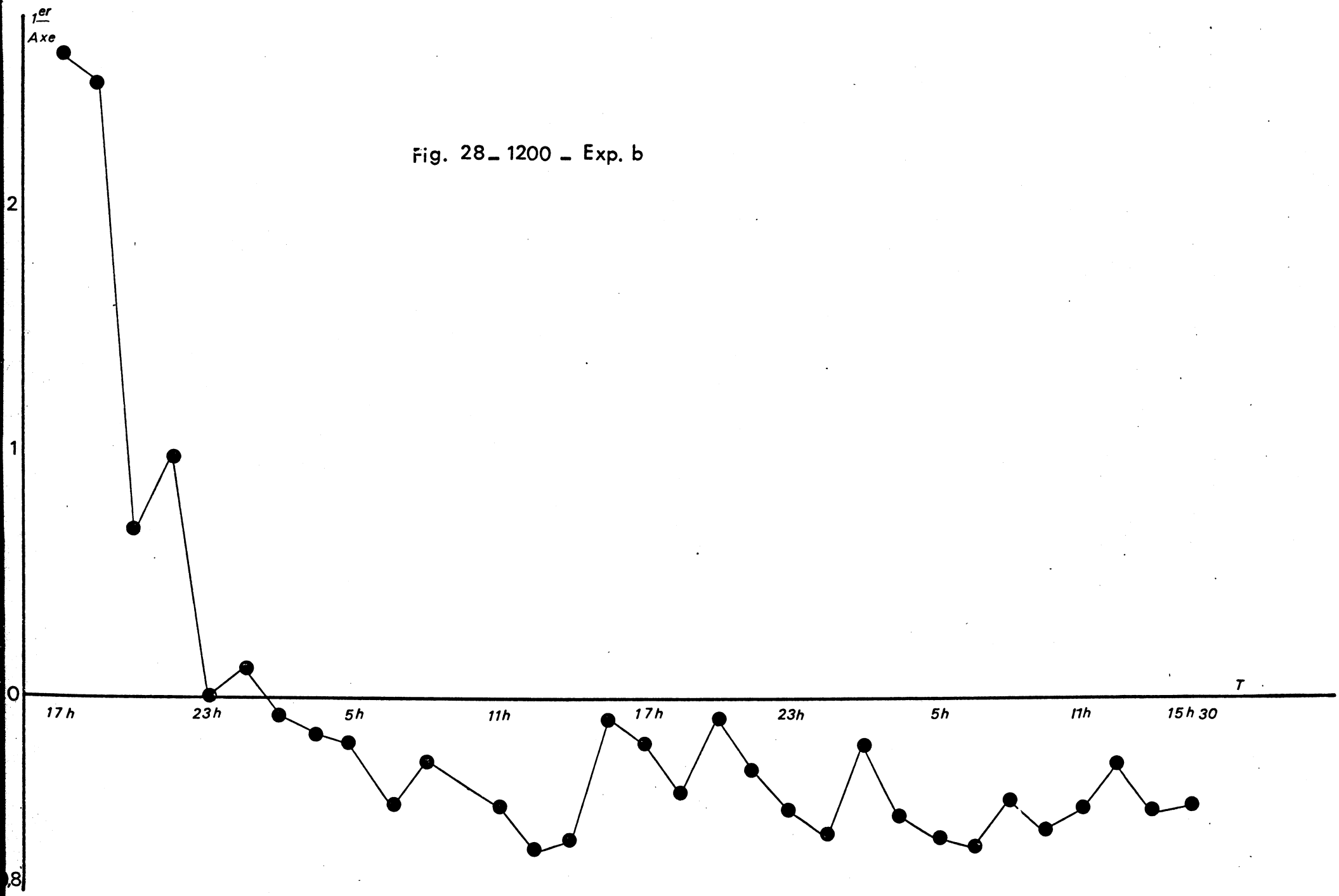


Fig. 28 _ 1200 _ Exp. b

Fig. 29 _1160_ Exp. b

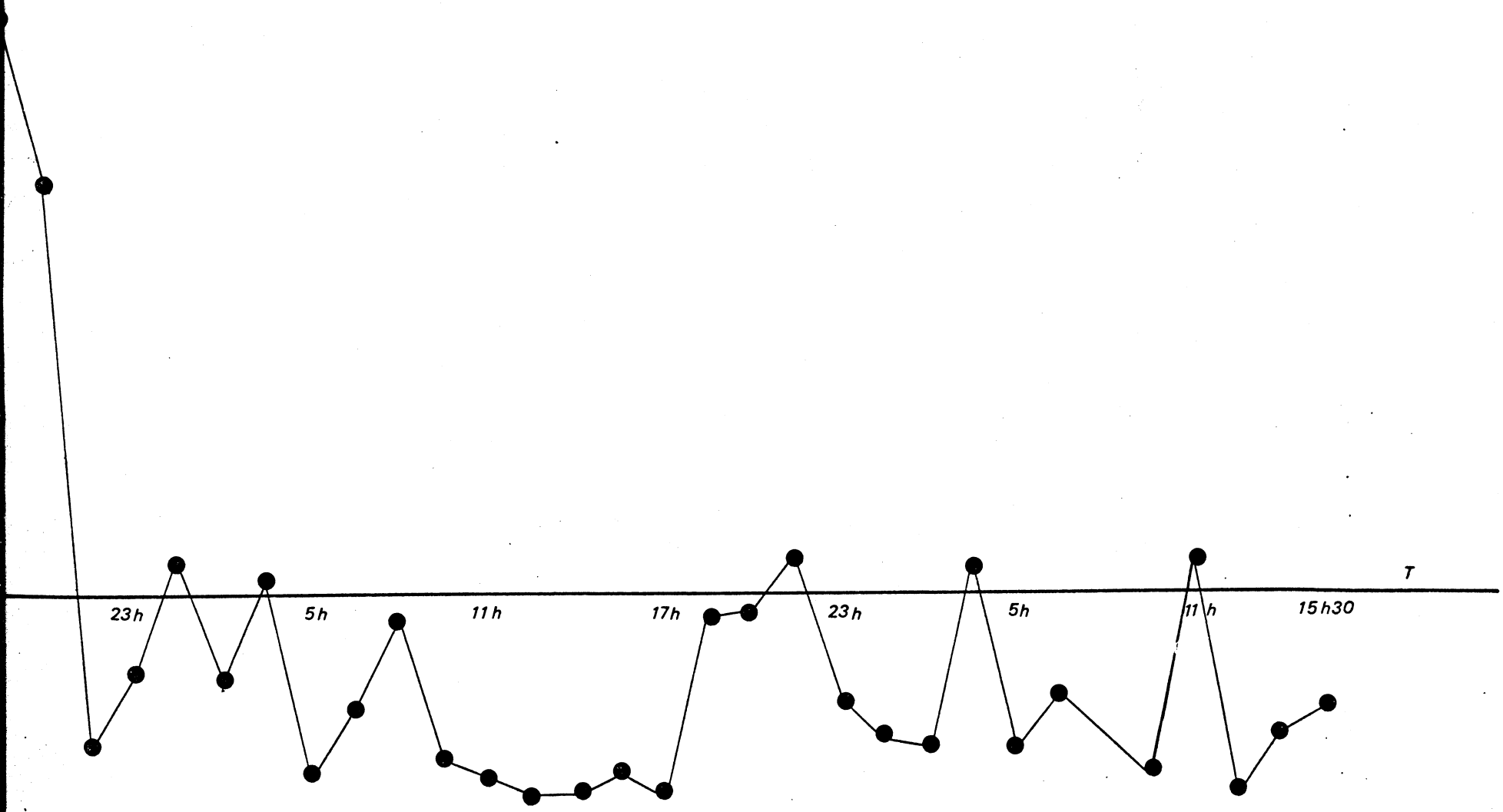
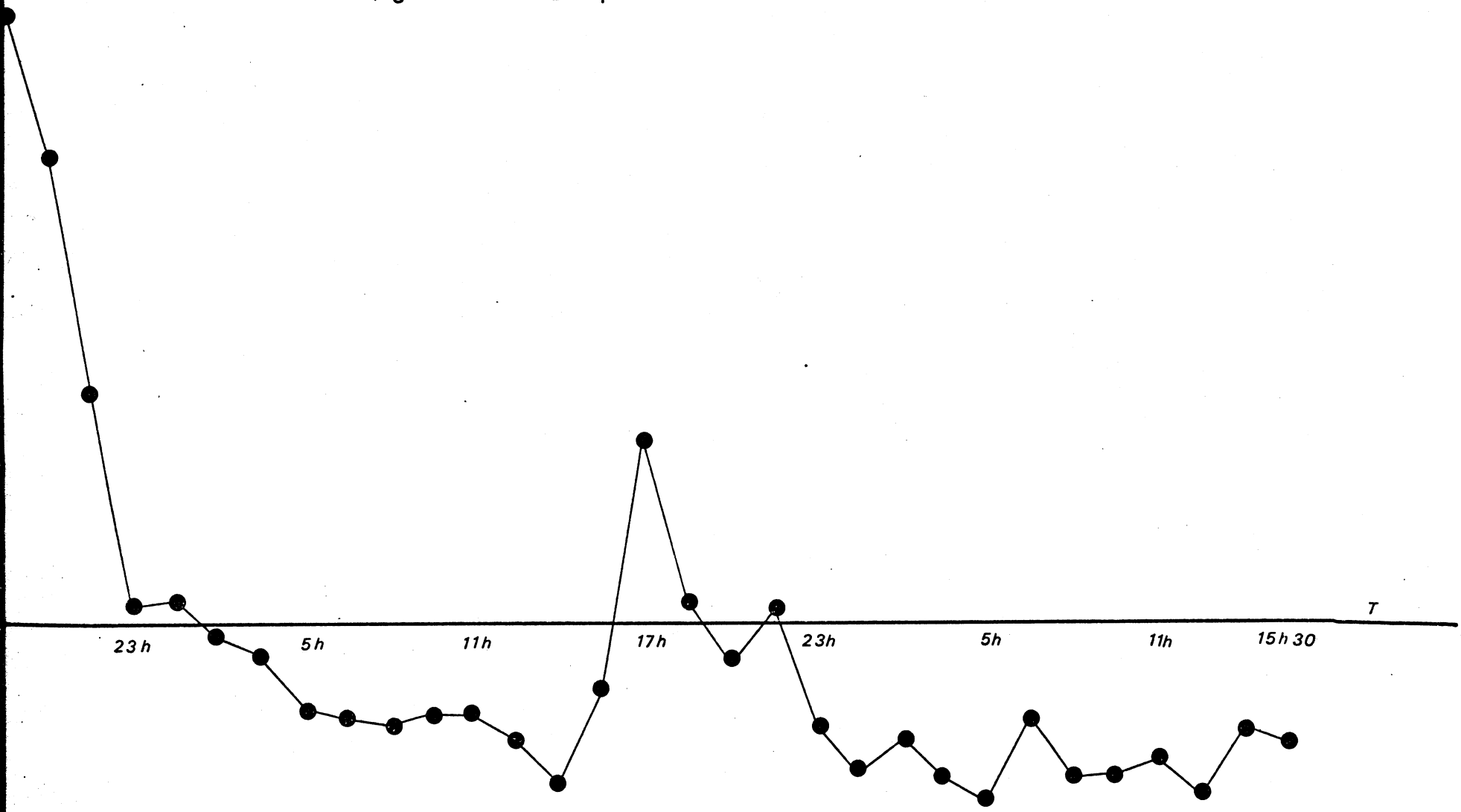


Fig. 30 _ 3290 _ Exp. b



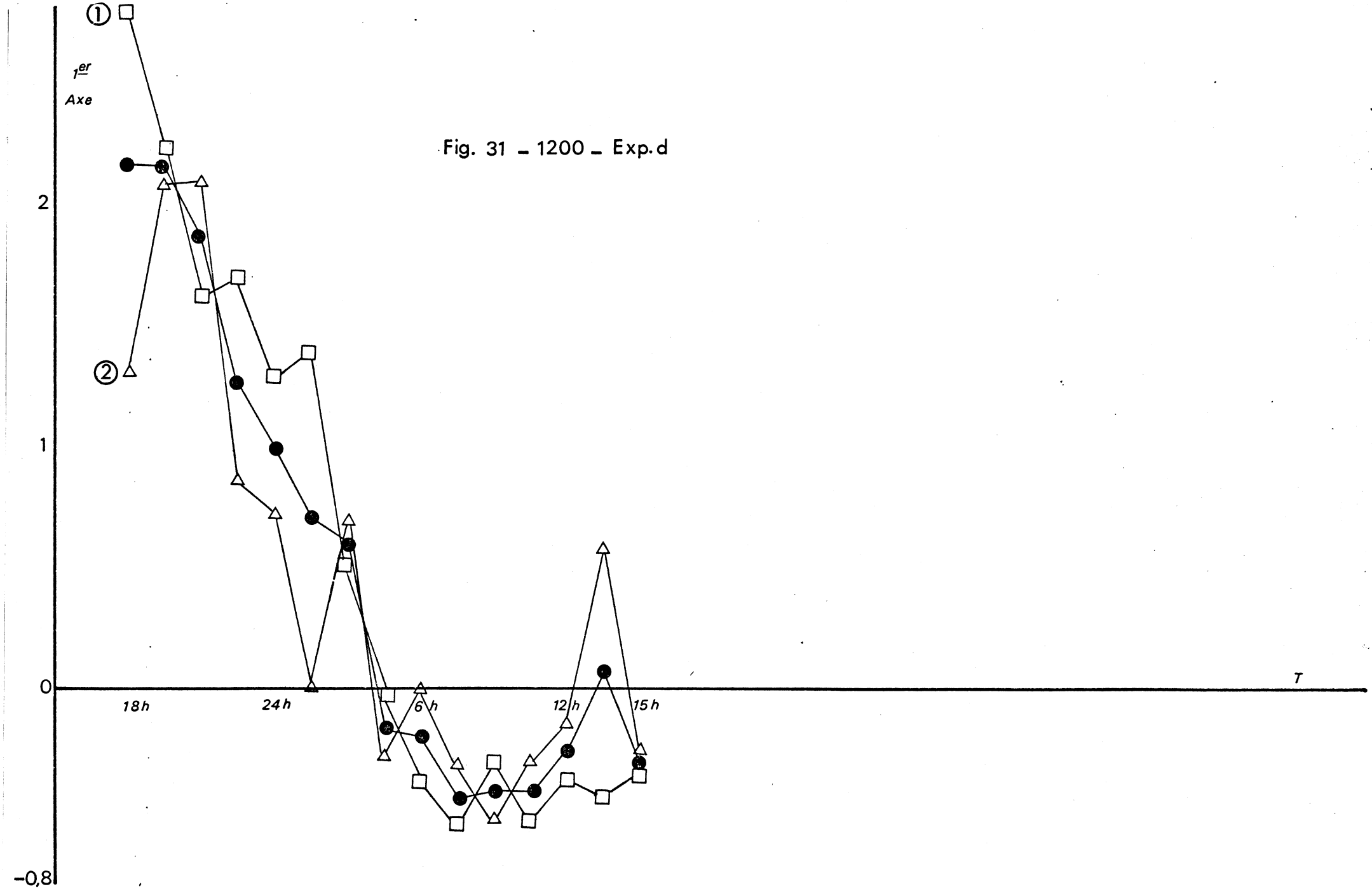


Fig. 31 – 1200 – Exp. d

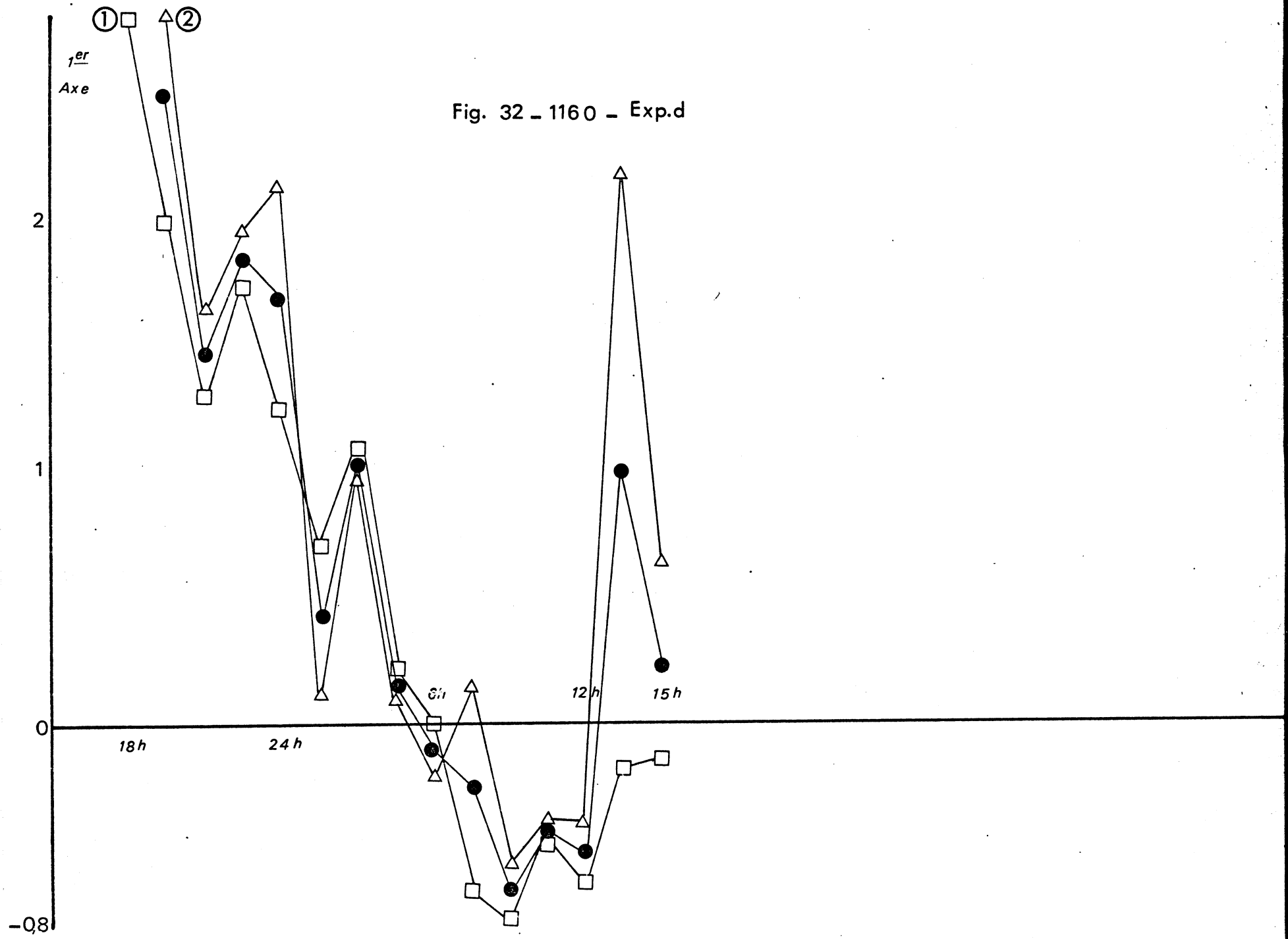


Fig. 32 - 1160 - Exp.d

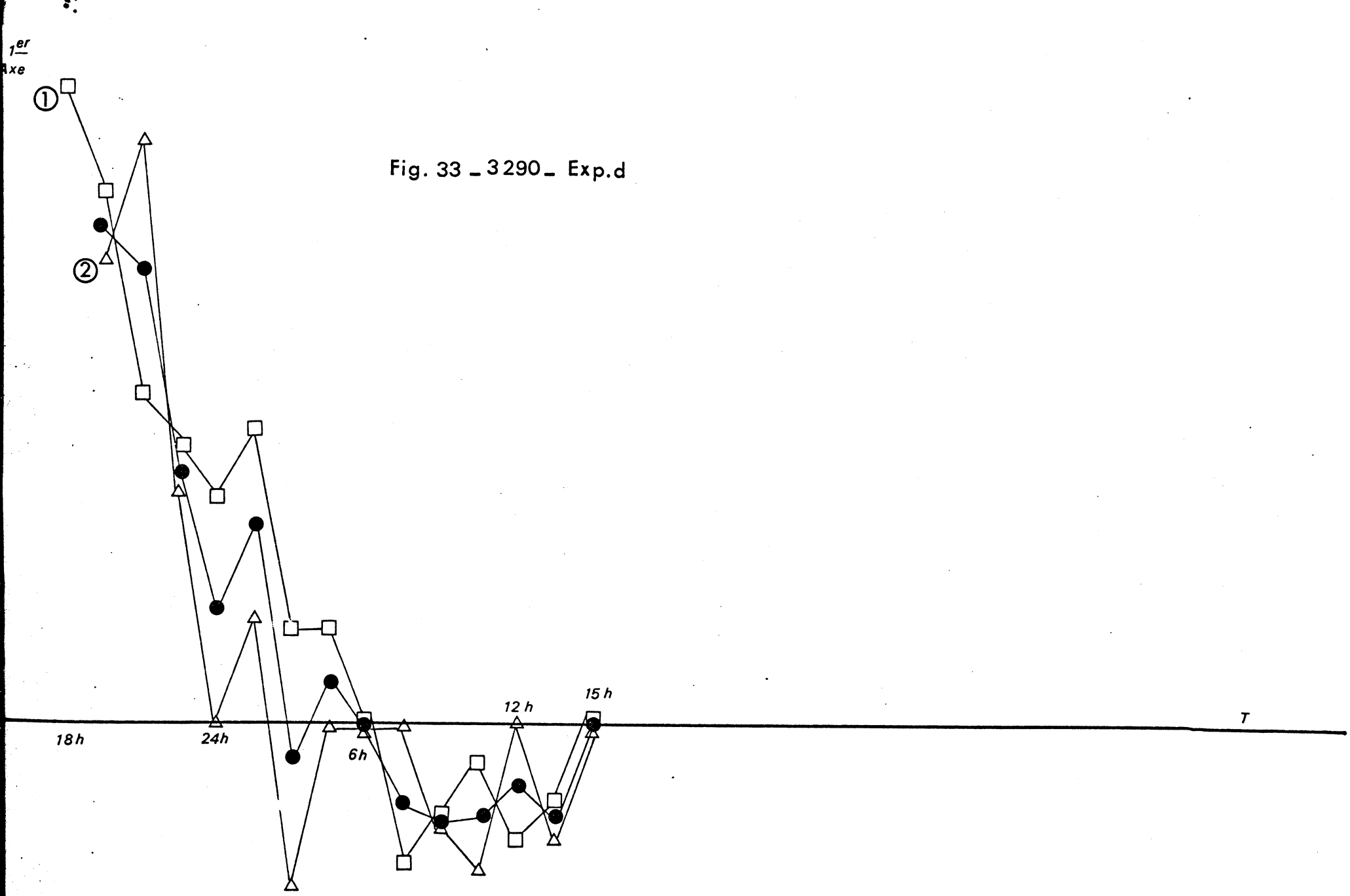


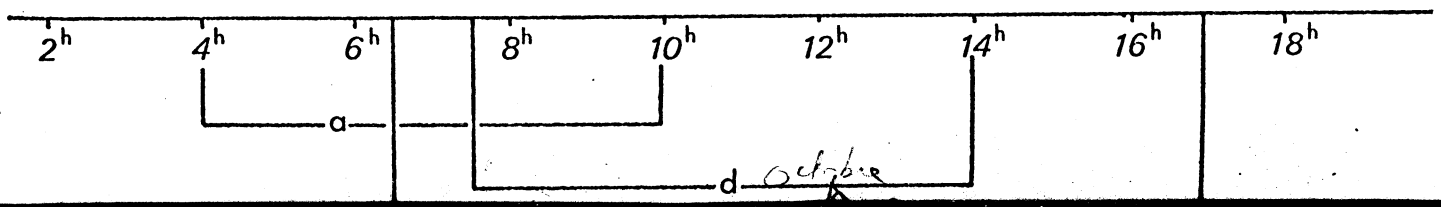
Fig. 33 _ 3290 _ Exp.d

vers la fin de l'expérience pour a et d ou vers la fin de la première journée pour b. La date de la fin de prise de nourriture est celle où apparaît le dernier animal ayant X_1 dans le gésier à partir du début de l'expérience.

Si deux mesures de ces dates sont obtenues (expérience b : répétition dans le temps ; expérience d : répétition dans l'espace), seules les dates extrêmes sont considérées ; il serait hasardeux en effet de faire une moyenne entre deux mesures seulement ; au stade descriptif de cette étude, l'essentiel est de faire apparaître les limites extrêmes des phénomènes étudiés. D'autre part, les phénomènes observés sont constatés à une date θ mais ont lieu pendant l'heure et demie qui précède ; mais, pour des raisons de commodité et puisque la seule correction possible pour tenir compte de cette approximation est de prendre comme date réelle le milieu de l'intervalle entre deux dates, ce qui ne ferait que déplacer l'ensemble des valeurs que de trois quarts d'heure, les résultats sont donnés en fonction de la date θ d'observation.

L'analyse des résultats présentés au tableau 2 met en évidence les caractéristiques principales de cette étape préliminaire du transit.

La période d'alimentation maximale pour l'ensemble des taxons est toujours très longue et s'étend sur près des 2/3 de la journée ou plus. Les dates limites de cette période sont caractéristiques de l'époque considérée et peuvent être reliées à différents facteurs du milieu. Ces facteurs agissent en interdisant la remontée en surface des vers de terre ; c'est pourquoi il est plus éclairant de comparer la durée de la période, complémentaire, pendant laquelle les animaux ne se nourrissent pas.



Expérience	Stade-taxon	Début	Fin	Durée
a	tous taxons réunis	10 h	4 h	18 heures
b	1200	15 h 30	2 h	10,5 heures
	1160	18 h 30	6 h 30	12 heures
	3290	17 h	6 h 30	13,5 heures
d	1200	13 h 30	4 h 30	15 heures
	1160	13 h 30	7 h 30	18 heures
	3290	15 h	4 h 40	13,5 heures

Tableau 2 - Caractéristiques de la durée d'alimentation

En comparant le schéma ci-dessus avec les courbes de températures atmosphérique (fig. 1), on remarque que le facteur déterminant pour l'expérience de décembre est la température extérieure, les animaux évitant de sortir pendant la période où la température est au-dessous de 0°. Ceci confirme les observations faites par Bouché (communication personnelle) sur la sensibilité des animaux aux cristaux de glace. Il semble, qu'à cette période, les animaux soient susceptibles de s'alimenter pendant toute la journée (24 h) sans être sensibles à la lumière ; on trouve en effet des animaux ayant X_1 dans le gésier dès 10 h, lorsque la température remonte au-dessus de 0°.

Lors des expériences de mars et octobre, la période pendant laquelle les animaux ne se nourrissent pas est centrée sur la même date (10h30). Ici la température n'est pas un facteur limitant. Cette période semble plus courte en moyenne à l'automne qu'au printemps, alors que l'activité, révélée par le rendement de la méthode au formol, est la même aux deux périodes : 54 animaux pesant 70 g/m2 à 18 h à l'automne contre 53 animaux pesant 63 g/m2 à la même heure au printemps (la biomasse de vers de terre étant répartie de façon homogène sur la praire : Bouché, communication personnelle). La différence est nette pour les adultes (1160 et 1200) alors que le comportement des immatures ne semble pas varier. On est tenté d'accorder une signification à cette différence compte tenu du nombre d'animaux étudiés. Mais, par ailleurs, la répétition dans l'espace en automne et la répétition dans le temps au mois de mars montrent que la variabilité est grande d'une répétition à l'autre. Au regard de cette variabilité, seule la différence entre les dates du début de l'alimentation (en moyenne 17 h au mois de mars et 14 h à l'automne) peut être considérée comme significative.

Les vers de terre, en particulier les anéciques, sont connus pour être lucifuges. Cette caractéristique peut expliquer la date extrême (vers le lever du jour) de la fin de l'alimentation au mois de mars et l'heure un peu plus tardive au mois d'octobre pour le taxon 1160, période où le temps était très nuageux alors qu'au mois de mars le ciel était tout à fait dégagé . Ces différences seraient seulement liées à la variation de l'heure où l'intensité lumineuse atteint le seuil à partir duquel les animaux sont sensibles. Ces luminosités n'ont malheureusement été mesurées que pour l'expérience d'octobre où la lumière à la 11ème date (7h30) est de 1400 lux ; la première intensité lumineuse mesurable apparaît à la date précédente seulement. La simultanéité du lever du jour et de la fin de l'alimentation est un argument en faveur du rôle joué par la lumière.

Durée du jour avec la température

...

Mais la lucifugie ne peut expliquer la date de la reprise d'alimentation puisqu'à 17 heures, ou à plus forte raison à 14 heures, le seuil qui régit la fin de l'alimentation ne peut être encore atteint. De même, en hiver, par temps couvert, la luminosité dans la journée est plus importante qu'en automne, au lever du jour.

Il y a donc un phénomène supplémentaire qui permet aux vers de terre de s'alimenter pendant la journée. La présence d'une matière organique abondante peut jouer un rôle important ; s'il leur suffisait d'ingérer les fragments "par dessous", les animaux n'auraient pas, alors, à s'exposer directement à la lumière.

D'autre part, la lumière n'étant pas "toxique" en elle-même pour les lombriciens, mais seulement corollaire, entre autres, de l'activité prédatrice des oiseaux, il se peut que ce prédatisme soit caractérisé par un cycle circadien qui explique une partie de cette alimentation diurne des lombriciens.

Les facteurs écologiques qui régissent la prise de nourriture ne sont donc pas indépendants et la détermination des limites de la période d'alimentation n'est pas monofactorielle.

La température varie dans le sens inverse de l'intensité lumineuse et les lois du prédatisme aviaire sont très certainement régies à la fois par la température et la lumière.

L'influence de tel ou tel facteur ne peut donc pas être étudiée séparément par une approche aussi globale ; mais l'accumulation, au fur et à mesure de l'interprétation, d'éléments caractéristiques de chaque époque permet de décrire l'état du milieu pour chacune d'elles ; la réponse des vers de terre à ces conditions d'environnement étant significative du rôle que jouent simultanément l'ensemble de ces facteurs.

Cette étude descriptive, si elle fournit des éléments de compréhension des conditions de variation des phénomènes, ne permet pas de quantifier cette variation. En particulier, il n'est pas sûr que le pourcentage d'animaux s'alimentant soit constant au cours de la période d'alimentation ; à cet égard, on doit remarquer que le nombre d'animaux ingérant du son en début d'expérience est en général supérieur à celui rencontré au moment de la reprise d'alimen-

étaient en train de s'alimenter. Il faudra tenir compte de cette distorsion et l'estimer lors de la modélisation.

3.3.2 - Durée du transit

Dans ce qui va suivre, compte tenu du mode d'acquisition des données et du type d'analyse statistique effectuée, tout ce qui est dit sur le transit est applicable aux populations de chaque stade-taxon et non aux individus.

Par ailleurs, l'analyse des correspondances ne donne pas en elle-même un résultat mais est utilisée pour faciliter l'interprétation du nuage de points. Les caractéristiques du transit mises en évidence dans l'analyse qui suit sont cependant quelquefois déterminées par le raisonnement direct sur le nuage de points.

L'étude simultanée des courbes et des nuages fait apparaître deux phénomènes principaux :

. la différence entre époques est illustrée essentiellement par la variation de la date à laquelle la courbe passe à 0 ;

. il n'y a pas de différences marquées entre stades et entre taxons.

3.3.2.1 - Signification du 0 du premier axe factoriel

Par définition, la valeur 0 sur le premier axe factoriel est attribuée à la date qui est barycentre de l'ensemble des dates. Compte tenu des propriétés de l'analyse des correspondance qui place le nuage des classes au barycentre du nuage des individus, cette valeur 0 représente en fait le point moyen de l'ensemble des données en respectant la pondération fonctionnelle établie par l'analyse des classes.

Parmi l'ensemble des dates pour lesquelles le premier facteur est nul, il en est toujours une au moins, pour chaque taxon à chaque époque, où la valeur nulle est due au fait que toutes les classes sont pourvues (tab.3) Cette date est donc le moment de variabilité maximale de la population et d'équilibre entre classes. Le point central du nuage est donc défini par la classe de valeur 0 (barycentre des classes = 0,60) et la date de valeur 0.

...

Expérience	Stade-taxon	Date du passage à 0	Effectif réel des 10 classes
a	tous taxons réunis	7 h 11 h 30	0/0/2/1/3/3/0/0/0/0/ 1/0/0/0/2/2/2/3/1/0/
b	1200	23 h	0/0/2/3/3/4/2/0/1/2/
	1160	0 h 30 3 h 30 8 h	0/1/1/1/1/2/2/0/0/2/ 1/2/1/1/1/1/3/1/3/5/ 0/1/0/0/0/0/0/0/3/0/
	3290	23 h 0 h 30 2 h	0/0/2/5/3/3/3/0/0/3/ 1/0/3/5/5/8/3/1/1/3/ 1/3/3/1/4'12/5/8/2/5/
d	1200	1) 4 h 30 2) 6 h	1/0/1/3/9/7/6/2/1/0/ 0/2/4/0/4/6/6/4/2/0/
	1160	1) 6 h 2) 4 h 30	1/1/0/1/0/4/2/3/2/0/ 1/0/1/0/1/2/4/1/0/0/
	3290	1) 4 h 30 2) 3 h 4 h 30 6 h	0/0/1/0/1/5/0/0/0/0/ 1/0/0/3/6/6/5/3/1/0/ 0/0/2/1/4/3/6/1/0/0/ 0/0/1/0/2/1/0/1/1/0/

Tableau 3 - Effectifs des différentes classes aux dates où la courbe passe à 0.

Ce point représente l'état de demi-transit pour la population d'un stade-taxon à une époque. Partant de cette considération, on peut évaluer la durée moyenne de transit aux différentes époques.

3.3.2.2 - Evaluation de la durée moyenne du transit

Cette durée moyenne est établie en multipliant par deux la durée séparant la première date où l'on a trouvé des animaux ayant ingéré du son et la date de passage à 0 de la courbe, ceci pour un même taxon. Les dates limites de cette durée sont déterminées par l'examen de la courbe. Dans le cas où cette détermination est ambiguë (plusieurs dates possible),on a recourt au nuage de points pour interpréter la courbe. Ainsi, dans les expériences du mois d'octobre, la date de départ choisie est la plus proche de l'heure d'épandage ; elle indique en effet que certains animaux ont pu commencer à s'alimenter dès ce moment. De même, dans le cas de l'expérience a, le passage à 0 sur le graphique se fait à une date où la valeur 0 est due en partie à la reprise de l'alimentation. Il s'agit donc d'un mélange de deux groupes d'animaux, ceux qui ont commencé la veille et qui terminent leur transit et ceux qui s'alimentent de nouveau.C'est donc une date antérieure qui a été choisie et qui présente le meilleur caractère d'homogénéité des classes. Dans certains cas, l'état moyen pour un taxon s'établit sur 2 ou 3 dates ; la date intermédiaire a alors été choisie (cas des stades-taxons 1160 et 3290 lors de l'expérience b). Enfin, pour l'expérience d, où il y a une répétition, c'est la date la plus représentative,parmi celles pour lesquelles le premier facteur est nul, qui a été retenue.

Les résultats présentés au tableau 4 mettent en évidence l'augmentation de la durée moyenne du transit de mars à décembre. L'examen des courbes permet de conclure aux mêmes résultats. En effet, au mois de mars, la population atteint très rapidement le point moyen puis se stabilise une ou deux dates plus loin, jusqu'à la reprise. Les raisons de cette stabilisation sont identiques à celles évoquées lors de l'interprétation de l'augmentation du nombre d'individus dans les classes de 0,6 à 1. Lors de l'expérience du mois d'octobre, le temps mis pour atteindre le point moyen est plus long ; le plateau apparaît peu,en particulier du fait de l'intervention des animaux qui recommencent à s'alimenter. Ceci est encore plus manifeste au mois de décembre où la reprise de l'alimentation a lieu à la même date que celle pour laquelle la population atteint le point moyen.

...

Expérience	Stade-taxon	Début	Date du demi transit	Durée	
a	tous taxons réunis	19 h	7 h	24 heures	5°C
b	1200	17 h	0 h 30	15 heures	≃ 12°C
	1160	18 h 30	entre 0 h 30 et 3 h 30	15 heures	
	3290	18 h 30	entre 23 h et 3 h 30	12 heures	
d	1200	18 h	4 h 30	21 heures	≃ 7°C
	1160	18 h	4 h 30	21 heures	
	3290	18 h	4 h 30	21 heures	

Tableau 4 - Caractéristiques et durée moyenne du transit du premier grain de son ingéré.

propre à chaque époque. En effet, la litière a presque complètement disparu au mois de mars et les animaux ingèrent, pour s'alimenter, ce qu'il en reste et la couche superficielle du sol (0 à 2 cm) très riche en matière organique (la litière a été introduite dans cet horizon à la fois par les vers de terre épigés, le dépôt de turricules en surface et par le tassement dû au bétail qui pâture la prairie. Afin de trouver l'énergie nécessaire à leurs besoins, ces vers de terre doivent brasser une quantité plus importante de matériaux. Par ailleurs, leur métabolisme, fortement dépendant de la température (Satchell, 1967), qui est en hausse au mois de mars par rapport aux autres époques, est plus élevé. La durée de transit plus courte est donc une adaptation à l'augmentation des besoins et à la pénurie.

En hiver, par contre, compte tenu principalement de la température basse, les animaux ont un régime de vie ralenti et disposent encore d'un stock important de matière organique libre en surface ; là encore la durée de transit est adaptée à la situation. A l'automne enfin, le stock alimentaire et la température permettent une durée de transit qui apparaît comme celle d'une situation moyenne.

3.3.2.3 - Comparaison entre stades et entre taxons

Ni les courbes, ni les nuages de points ne font apparaître de différences au niveau des taxons pour une même époque (fig. 34 et 35). La différence entre stades (adultes/immatures) que le tableau 4 semble indiquer ne peut être retenue comme significative compte tenu du caractère approximatif de l'estimation et de la grande variabilité des données. Cette similitude de la durée du transit entre stades et entre taxons, conservée entre les époques, est intéressante en elle-même car elle montre que si le mécanisme du transit est conditionné par certains facteurs écologiques, il l'est de la même manière pour tous les animaux. Il s'agit donc d'un caractère propre à la catégorie écologique à laquelle appartiennent tous ces vers de terre : les anéciques. Ceci confirme l'unité fonctionnelle de ce groupe et justifie ce mode de classement.

Ce résultat est confirmé par ailleurs puisque l'on sait que les géophages endogés (Allolobophora icterica par exemple) ont une durée de transit beaucoup plus courte, le tube digestif de ces animaux se renouvelant environ 6 fois par jour (Fernandez, 1974). En effet, le sol brassé par les animaux de cette catégorie est moins riche en matière organique et pour

Cette augmentation de la durée du transit doit être mise en relation avec les conditions climatiques et l'état du substrat alimentaire propre à chaque époque. En effet, la litière a presque complètement disparu au mois de mars et les animaux ingèrent, pour s'alimenter, ce qu'il en reste et la couche superficielle du sol (0 à 2 cm) très riche en matière organique (la litière a été introduite dans cet horizon à la fois par les vers de terre épigés, le dépôt de turricules en surface et par le tassement dû au bétail qui pâture la prairie. Afin de trouver l'énergie nécessaire à leurs besoins, ces vers de terre doivent brasser une quantité plus importante de matériaux. Par ailleurs, leur métabolisme, fortement dépendant de la température (Satchell, 1967), qui est en hausse au mois de mars par rapport aux autres époques, est plus élevé. La durée de transit plus courte est donc une adaptation à l'augmentation des besoins et à la pénurie.

En hiver, par contre, compte tenu principalement de la température basse, les animaux ont un régime de vie ralenti et disposent encore d'un stock important de matière organique libre en surface ; là encore la durée de transit est adaptée à la situation. A l'automne enfin, le stock alimentaire et la température permettent une durée de transit qui apparaît comme celle d'une situation moyenne.

3.3.2.3 - Comparaison entre stades et entre taxons

Ni les courbes, ni les nuages de points ne font apparaître de différences au niveau des taxons pour une même époque (fig. 34 et 35). La différence entre stades (adultes/immatures) que le tableau 4 semble indiquer ne peut être retenue comme significative compte tenu du caractère approximatif de l'estimation et de la grande variabilité des données. Cette similitude de la durée du transit entre stades et entre taxons, conservée entre les époques, est intéressante en elle-même car elle montre que si le mécanisme du transit est conditionné par certains facteurs écologiques, il l'est de la même manière pour tous les animaux. Il s'agit donc d'un caractère propre à la catégorie écologique à laquelle appartiennent tous ces vers de terre : les anéciques. Ceci confirme l'unité fonctionnelle de ce groupe et justifie ce mode de classement.

Ce résultat est confirmé par ailleurs puisque l'on sait que les géophages endogés (Allolobophora icterica par exemple) ont une durée de transit beaucoup plus courte, le tube digestif de ces animaux se renouvelant environ 6 fois par jour (Fernandez, 1974). En effet, le sol brassé par les animaux de cette catégorie est moins riche en matière organique et pour

Légende des figures 34 et 35

Comparaison de la variation de la valeur du premier axe factoriel en fonction du temps pour les trois taxons :

■——■ : 1200

△——△ : 1160

◆——◆ : 3290

Les courbes représentées à la figure 35 sont les graphes moyens des répétitions 1 et 2.

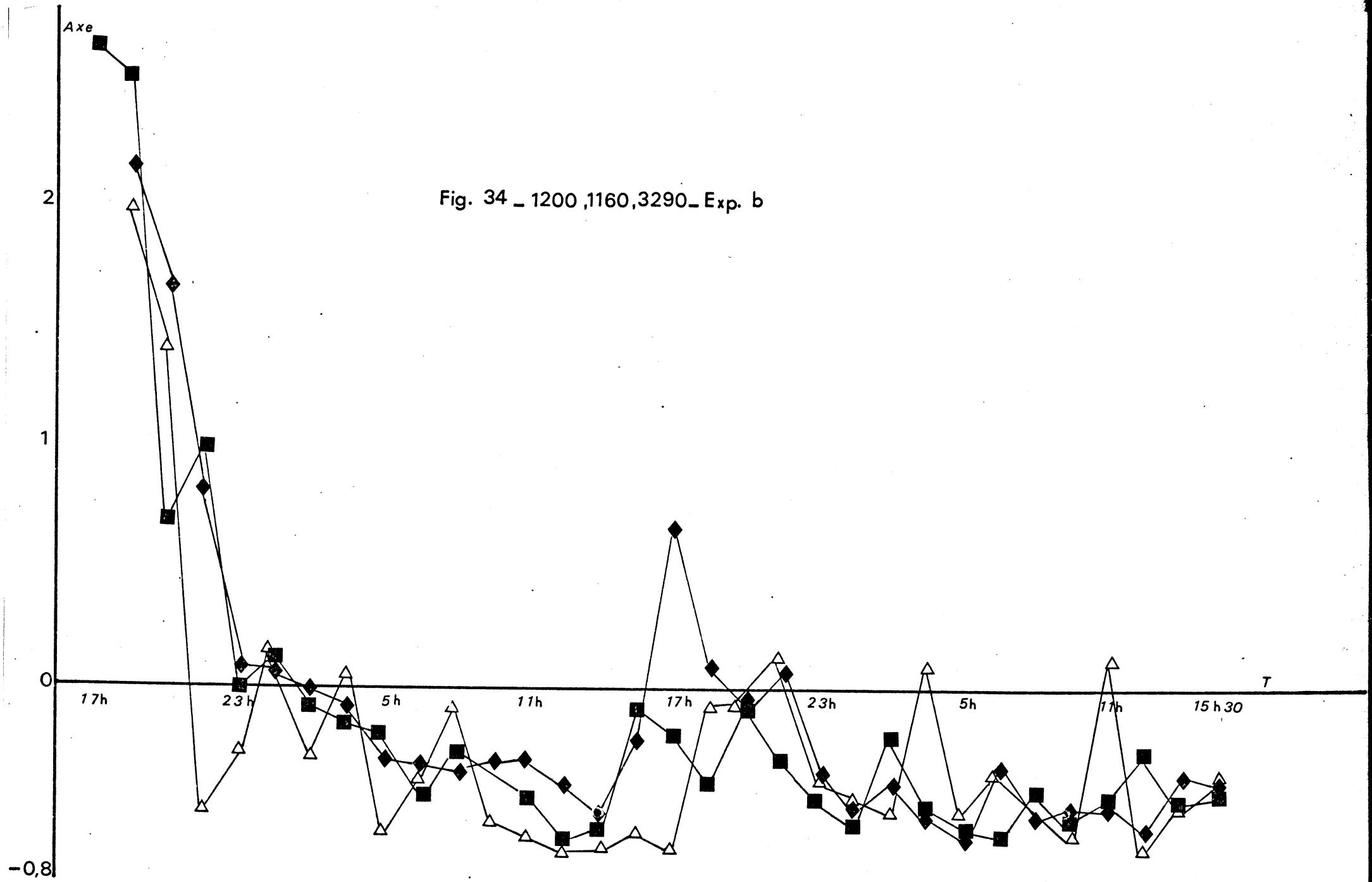


Fig. 34 _ 1200 ,1160,3290_ Exp. b

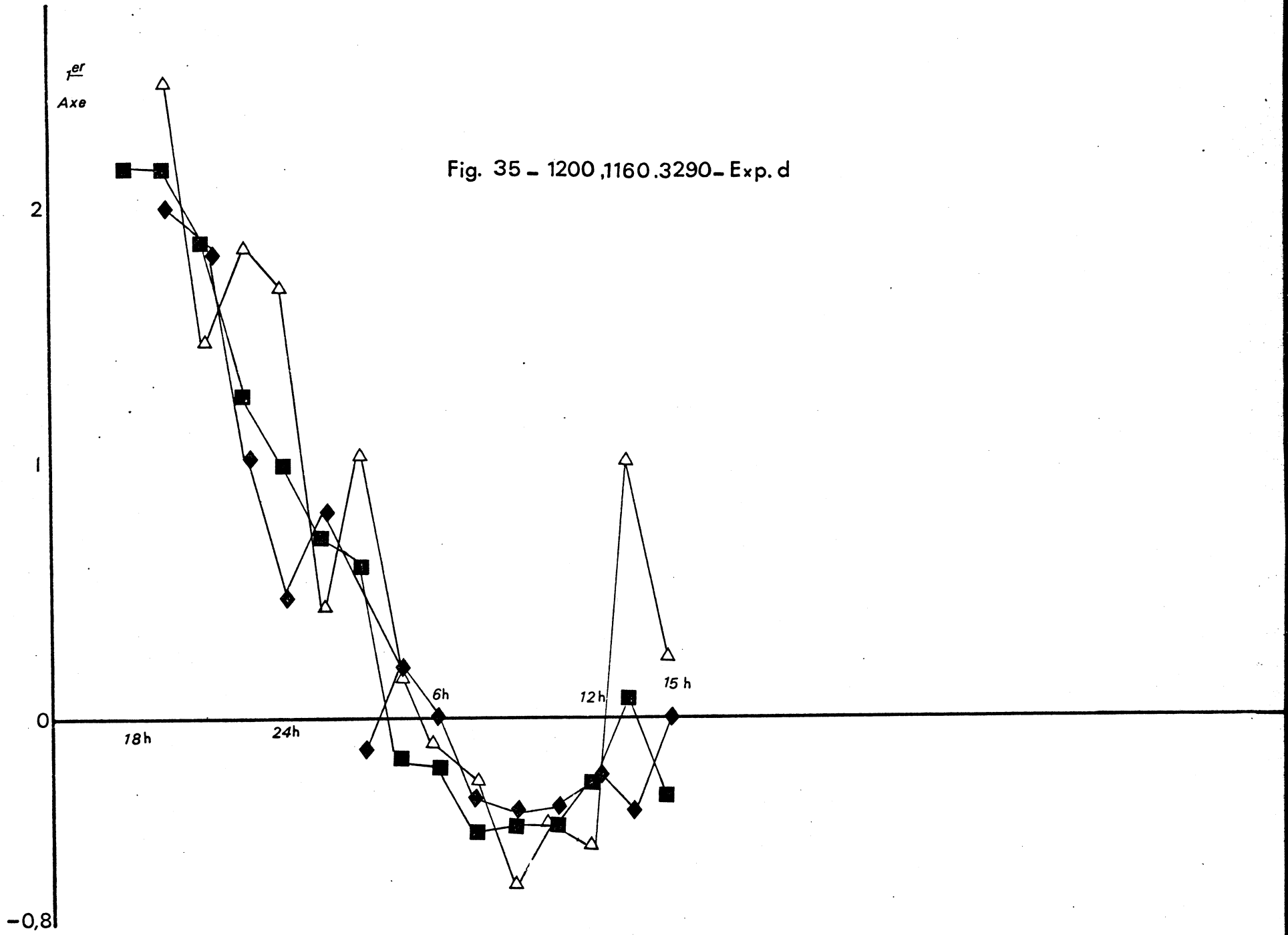


Fig. 35 – 1200 ,1160 .3290 – Exp. d

trouver l'énergie nécessaire à leurs besoins, il leur faut une quantité de terre plus importante. Cette situation est particulièrement bien illustrée par le cas de Millsonia anomala, ver de terre strictement géophage vivant dans des sols pauvres en matière organique en Côte d'Ivoire et qui, pour couvrir ses besoins, ingère de 500 à 1000 T de terre (en poids sec, par hectare et par an).

Les besoins énergétiques des animaux d'une même catégorie alimentaire ne sont pourtant pas identiques pour tous ; en particulier, les immatures ayant une croissance plus rapide et un métabolisme plus élevé ont des besoins plus importants que les adultes (Michon, 1954). La similitude de la durée de transit pour tous les stades peut donc sembler contradictoire. Les différences observées au tableau 4, qui n'ont pas été retenues, pourraient donc avoir une signification. Mais on sait par ailleurs que le contenu du gésier des immatures est en règle général plus riche en matière organique que celui des adultes (Bouché et Kretzschmar, 1974). Cette richesse en matière organique de l'ingestat pourrait couvrir la demande plus importante en énergie des jeunes animaux. La modélisation du phénomène du transit, estimant quantitativement les différences, et la recherche des variations et des caractéristiques de l'endentère permettront de répondre à ces questions.

Par ailleurs, la différence fonctionnelle,qui doit nécessairement exister entre les adultes 1160 et 1200 afin d'expliquer leur cohabitation à des niveaux de populations équivalents (Bouché, 1972), ne s'explique pas par la durée de transit. Dans ce cas aussi, l'étude qualitative de l'ingestat permettra de déceler les aptitudes propres à chaque taxon. Cette différence apparaît déjà lorsque l'on compare les pourcentages d'animaux s'alimentant en surface (fig. 3 à 11). En effet, on trouve toujours moins d'adultes pour le taxon 1160 . Au mois d'octobre, à l'effet de la "dilution" du son dans la litière s'ajoute une diminution due vraisemblablement au fait que les premiers sont en train de creuser leurs galeries, détruites pendant l'été, alors que les seconds, présentant le même pourcentage qu'en mars, l'ont déjà fait ou le feront plus tard. Au mois de décembre, seul le stade 1200 est vraiment actif.

Les différences entre stades (niveau métabolique) et les différences entre taxons (position fonctionnelle spécifique) ne sont donc pas expliquées par la durée du transit. Cette aptitude, identique pour l'ensemble

...

tionnel caractérisé par certains traits communs ; cet ensemble s'adaptant globalement aux variations des conditions du milieu.

3.4 - Analyse de la variabilité propre à chaque individu : stade-taxon x date x expérience

Les propriétés de l'analyse des correspondances font apparaître une liaison entre le premier et le deuxième axes factoriels lorsque les individus se répartissent en fonction d'un facteur écologique (critère de l'analyse), chaque individu étant affecté d'une variabilité spécifique. Graphiquement, cette liaison apparaît sous la forme d'un nuage d'allure parabolique plus ou moins prononcée suivant la variabilité des individus. Cette liaison est utile pour l'interprétation car elle permet de comparer la variabilité des individus entre eux grâce à leur position respective par rapport à la courbe.

En effet, plus un individu se trouve à l'extérieur de cette courbe, plus il est caractérisé par une distribution étroite (σ petit). Les individus à distribution large (σ grand) sont placés à l'intérieur de la courbe ; et, parmi ceux-ci, les individus à distribution bi-modale se situent entre les positions caractéristiques de chacun des modes.

La représentation graphique de la distribution des points sur le plan défini par les deux premiers facteurs est donnée à la figure 36.

L'allure parabolique du nuage, assez nettement marquée, montre que les individus se répartissent bien en fonction du critère de l'analyse (classe pour X_1/Y) ; c'est-à-dire que les individus, en dépit d'une variabilité interne non négligeable, et différente des uns aux autres (illustrée par l'épaisseur du nuage) sont caractérisés par la position moyenne spécifique du premier grain de son ingéré ; ceci n'excluant pas des positions identiques pour certains.

Mais le caractère le plus intéressant réside dans la distribution particulière des individus d'une époque par rapport à ceux d'une autre époque. Si l'on divise le plan en quatre parties délimitées par la courbe joignant

...

des animaux d'une catégorie écologique, est régie seulement par les facteurs du milieu : température et disponibilité du substrat alimentaire. La compétition et l'évolution des stades et des taxons ont créé un ensemble fonctionnel caractérisé par certains traits communs ; cet ensemble s'adaptant globalement aux variations des conditions du milieu.

3.4 - Analyse de la variabilité propre à chaque individu : stade-taxon x date x expérience

Les propriétés de l'analyse des correspondances font apparaître une liaison entre le premier et le deuxième axes factoriels lorsque les individus se répartissent en fonction d'un facteur écologique (critère de l'analyse), chaque individu étant affecté d'une variabilité spécifique. Graphiquement, cette liaison apparaît sous la forme d'un nuage d'allure parabolique plus ou moins prononcée suivant la variabilité des individus. Cette liaison est utile pour l'interprétation car elle permet de comparer la variabilité des individus entre eux grâce à leur position respective par rapport à la courbe.

En effet, plus un individu se trouve à l'extérieur de cette courbe, plus il est caractérisé par une distribution étroite (σ petit). Les individus à distribution large (σ grand) sont placés à l'intérieur de la courbe ; et, parmi ceux-ci, les individus à distribution bi-modale se situent entre les positions caractéristiques de chacun des modes.

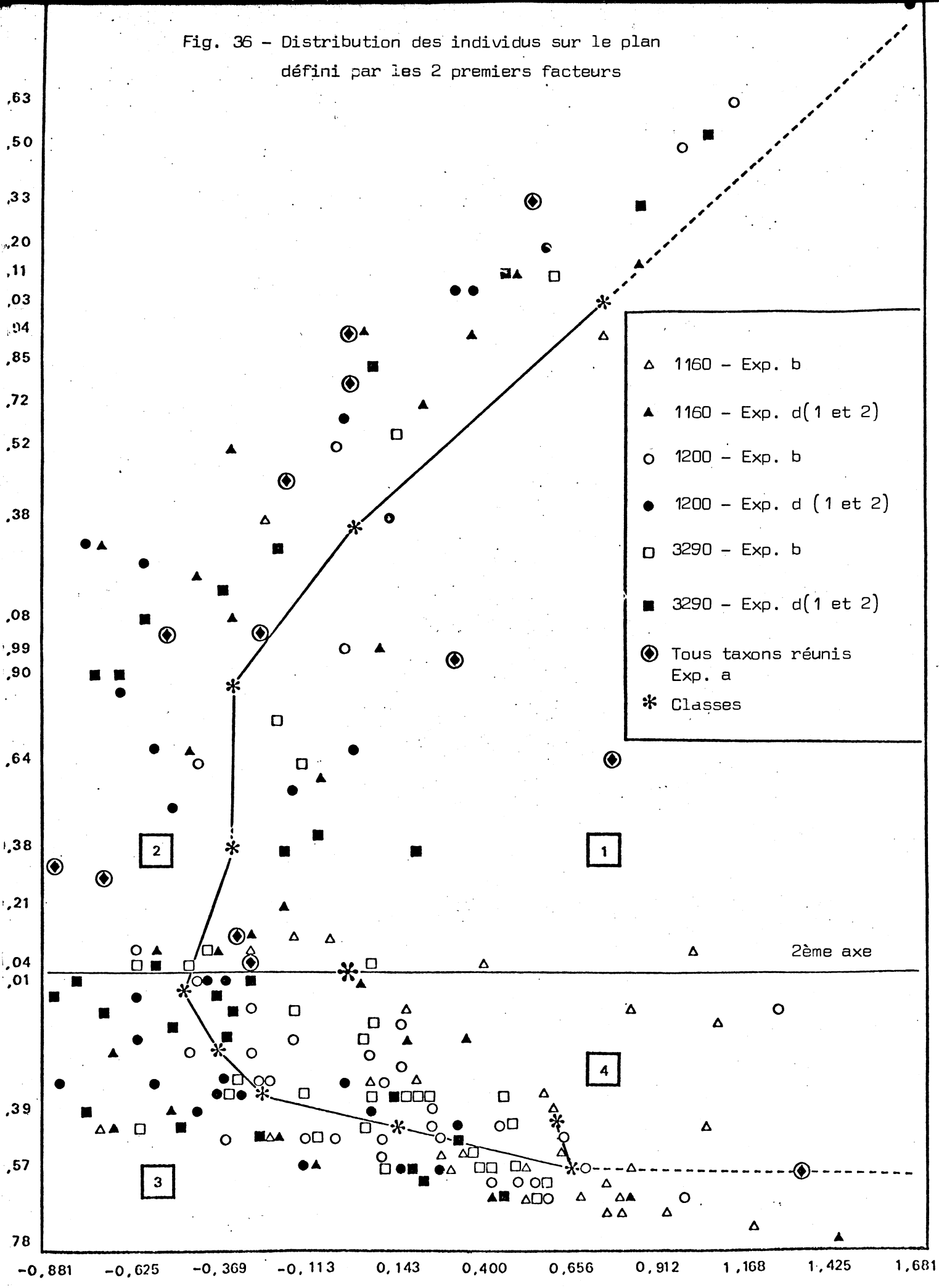
La représentation graphique de la distribution des points sur le plan défini par les deux premiers facteurs est donnée à la figure 36.

L'allure parabolique du nuage, assez nettement marquée, montre que les individus se répartissent bien en fonction du critère de l'analyse (classe pour X_1/Y) ; c'est-à-dire que les individus, en dépit d'une variabilité interne non négligeable, et différente des uns aux autres (illustrée par l'épaisseur du nuage) sont caractérisés par la position moyenne spécifique du premier grain de son ingéré ; ceci n'excluant pas des positions identiques pour certains.

Mais le caractère le plus intéressant réside dans la distribution particulière des individus d'une époque par rapport à ceux d'une autre époque. Si l'on divise le plan en quatre parties délimitées par la courbe joignant

...

Fig. 36 - Distribution des individus sur le plan défini par les 2 premiers facteurs



les points représentatifs des classes et le deuxième axe factoriel, on peut, en comparant simplement le nombre d'individus de chaque époque rencontrée dans chaque partie, estimer la variabilité moyenne propre à chaque époque. Pour interpréter la position des points situés dans les angles supérieur et inférieur droits, on a prolongé la courbe : vers le haut, dans la direction définie par les points représentatifs des deux premières classes ; vers le bas, sans tenir compte de l'artéfact signalé en 3.2, en la conduisant par le point représentatif de la date 13 de l'expérience a) (dont tous les éléments occupent la classe 0.95 - 1) et séparant ainsi, dans cette zone, les individus à distribution large des individus à distribution étroite.

Le décompte présenté au tableau 5 fait remarquer :

- l'ensemble des phénomènes déjà décrits dans les analyses précédentes : nombre plus important de dates pour la première partie du transit en octobre qu'en mars et accumulation corollaire dans la deuxième partie plus marquée en mars ; identité des stades-taxons à une même époque ;

- la variabilité différente entre époques. La comparaison des colonnes A et B rend compte de cette différence. En effet, alors que les individus récoltés au mois de mars se répartissent également de part et d'autre de la courbe, un nombre beaucoup plus important d'individus à variabilité faible est trouvé en automne et en hiver.

Ce dernier point permet de mieux comprendre les différences entre époques. En effet, il est admis, comme un principe général d'écologie fonctionnelle, que plus la compétition <u>intraspécifique</u> est grande, plus la variance des positions fonctionnelles occupées par les individus d'une même espèce est grande (Odum, 1971). Ce principe a été établi par l'étude des effets de la compétition intraspécifique sur la distribution spatiale des animaux. Mais l'hétérogénéité d'un milieu naturel, à l'échelle de l'espèce considérée, est telle que chaque "localité" occupée est en fait un lieu où s'exprime une fonction particulière. La distribution spatiale est donc aussi une distribution fonctionnelle.

La pénurie d'un élément contraint les individus d'une espèce à recourir à des comportements extrêmes pour se l'approprier, en s'éloignant de leur optimum écologique. On peut concevoir, que cet éloignement qui peut donc être à la fois spatial et fonctionnel, ne puisse être que fonctionnel, ne conduisant pas nécessairement à mettre en cause des fonctions différentes mais seulement des degrés divers de l'efficacité d'une fonction. Ceci signifie

...

Expérience	Stades-taxons	1	2	3	4	2 + 3 A	1 + 4 B
a	tous taxons réunis	4	9	1	0	10	4
b	1200	1	5	12	17	17	15
	1160	6	1	15	9	16	15
	3290	5	3	12	11	15	16
d	1200	3	10	11	5	21	8
	1160	5	13	8	3	21	8
	3290	3	10	11	5	21	8

Tableau 5 - Dénombre des individus de chacun des quatre quadrants du plan défini par les deux premiers axes factoriels (fig. 36).

Expérience	Stades-taxons	1	2	3	4	2 + 3 A	1 + 4 B
a	tous taxons réunis	4	9	1	0	10	4
b	1200	1	5	12	17	17	15
	1160	6	1	15	9	16	15
	3290	5	3	12	11	15	16
d	1200	3	10	11	5	21	8
	1160	5	13	8	3	21	8
	3290	3	10	11	5	21	8

Tableau 5 - Dénombre des individus de chacun des quatre quadrants du plan défini par les deux premiers axes factoriels (fig. 36).

même espèce, est à même de leur permettre de s'approprier cet élément.

Mais la pénurie d'un élément peut aussi avoir pour conséquence une compétition interspécifique dont le résultat est une diminution de la variabilité spécifique pour la fonction requise, chaque espèce étant réduite à s'exprimer suivant son optimum pour cette fonction. On voit donc apparaître, à ce moment, les différences interspécifiques fonctionnelles expliquant la coexistence spatiale. Or, la durée de transit n'est pas différente d'un taxon à l'autre et la variabilité est la même pour les différents taxons à une même époque. Donc s'il y a compétition entre les taxons 1200 et 1160, la durée de transit n'est pas une fonction par laquelle ils expriment leur spécificité fonctionnelle.

L'analyse de la variabilité met donc bien en évidence au mois de mars la compétition intraspécifique pour tous les stades-taxons. Cette situation n'est pas surprenante ; en effet, quand les autres conditions du milieu (température, humidité, pH) permettent la survie des vers de terre, le seul élément limitant la croissance d'une population est la quantité de nourriture disponible et la compétition qui en découle (Bouché, 1972).

Parallèlement, en octobre et décembre, la variabilité des individus est identique ; ces époques sont caractérisées par la disponibilité d'une abondante litière.

Par ailleurs, la comparaison des nuages de points tend à montrer que l'augmentation de la variabilité se fait surtout par l'accroissement du nombre d'animaux à durée de transit très courte.

La particularité de chaque époque se confirme donc ; les variations de la durée de la période d'alimentation ne peuvent s'expliquer que par la combinaison de plusieurs facteurs (température, intensité lumineuse, litière, prédatisme). De même, la durée moyenne du transit, qui est une caractéristique de la catégorie écologique, illustre la variation simultanée des besoins énergétiques (liée aux changements des facteurs physiques du milieu, en particulier la température) et de la difficulté à y pourvoir (liée à la quantité de substrat alimentaire disponible). L'étude de la variabilité, aux différentes époques, précise l'importance de l'abondance de matière organique disponible en surface qui régit la compétition intraspécifique.

...

que la compétition intraspécifique, pour un élément du milieu, tend à accroître la variabilité de la fonction qui, chez les individus d'une même espèce, est à même de leur permettre de s'approprier cet élément.

Mais la pénurie d'un élément peut aussi avoir pour conséquence une compétition interspécifique dont le résultat est une diminution de la variabilité spécifique pour la fonction requise, chaque espèce étant réduite à s'exprimer suivant son optimum pour cette fonction. On voit donc apparaître, à ce moment, les différences interspécifiques fonctionnelles expliquant la coexistence spatiale. Or, la durée de transit n'est pas différente d'un taxon à l'autre et la variabilité est la même pour les différents taxons à une même époque. Donc s'il y a compétition entre les taxons 1200 et 1160, la durée de transit n'est pas une fonction par laquelle ils expriment leur spécificité fonctionnelle.

L'analyse de la variabilité met donc bien en évidence au mois de mars la compétition intraspécifique pour tous les stades-taxons. Cette situation n'est pas surprenante ; en effet, quand les autres conditions du milieu (température, humidité, pH) permettent la survie des vers de terre, le seul élément limitant la croissance d'une population est la quantité de nourriture disponible et la compétition qui en découle (Bouché, 1972).

Parallèlement, en octobre et décembre, la variabilité des individus est identique ; ces époques sont caractérisées par la disponibilité d'une abondante litière.

Par ailleurs, la comparaison des nuages de points tend à montrer que l'augmentation de la variabilité se fait surtout par l'accroissement du nombre d'animaux à durée de transit très courte.

La particularité de chaque époque se confirme donc ; les variations de la durée de la période d'alimentation ne peuvent s'expliquer que par la combinaison de plusieurs facteurs (température, intensité lumineuse, litière, prédatisme). De même, la durée moyenne du transit, qui est une caractéristique de la catégorie écologique, illustre la variation simultanée des besoins énergétiques (liée aux changements des facteurs physiques du milieu, en particulier la température) et de la difficulté à y pourvoir (liée à la quantité de substrat alimentaire disponible). L'étude de la variabilité, aux différentes époques, précise l'importance de l'abondance de matière organique disponible en surface qui régit la compétition intraspécifique.

...

En conclusion, la durée de la période d'alimentation et la durée du transit sont caractéristiques de la catégorie écologique. En effet, leur variation résulte de la position fonctionnelle particulière des anéciques. Leur grande taille et leur grande activité pédogénétique impliquent des besoins énergétiques importants qui ne peuvent être satisfaits que par la consommation (ingestion + assimilation) d'une quantité importante de matière organique morte (animaux saprophages) disponible seulement en surface (litière).

Les conditions climatiques particulières de la surface du sol et le stock limité de nourriture (production annuelle de nécromasse végétale à peu près constante dans une prairie permanente équilibrée) sont donc les facteurs dominants des variations de l'ingestion et du transit de la matière organique figurée.

3.5 - Influence du poids et de la longueur des animaux sur la durée du transit

Les classes de poids ou de longueur ont été déterminées afin de maximiser le nombre moyen des éléments de chacune d'elles et d'y trouver des représentants de tous les stades-taxons. Les trois classes de poids sont les suivantes : moins de 1400 mg (P_1), de 1400 mg à 2000 mg (P_2) et plus de 2000 mg (P_3) ; les trois classes de longueur sont : moins de 110 mm (L_1), de 110 à 135 mm (L_2) et plus de 135 mm (L_3).

Pour estimer l'influence de la longueur ou du poids sur la durée du transit, on a remplacé, dans l'analyse précédente, les taxons par les classes de poids ou de longueur et établi les courbes représentant l'évolution de la valeur du premier axe factoriel pour chaque individu : "classes de poids (ou de longueur) x date x époque" en fonction du temps (fig. 37 et 38).

A chaque époque, il n'a pas été trouvé de différence significative entre les classes de poids ou de longueur et la forte corrélation ($r = 0,8$ en moyenne pour tous les taxons) explique la similitude entre les différentes classes de poids P_1, P_2, P_3 et de longueur L_1, L_2, L_3 respectivement.

La comparaison des courbes établies d'une part pour les poids et les longueurs et d'autre part pour les stades-taxons montre que les classes P_1 et L_1 sont en fait presque strictement représentatives du taxon 3290. En effet, la moyenne et l'écart-type du poids et de la longueur de

Légende des figures 37 et 38

Variation de la valeur du premier axe factoriel en fonction du temps pour les classes de poids ou de longueur :

◆——◆ : P_1, L_1

△——△ : P_2, L_2

■——■ : P_3, L_3

Seules les courbes de l'expérience b sont données.

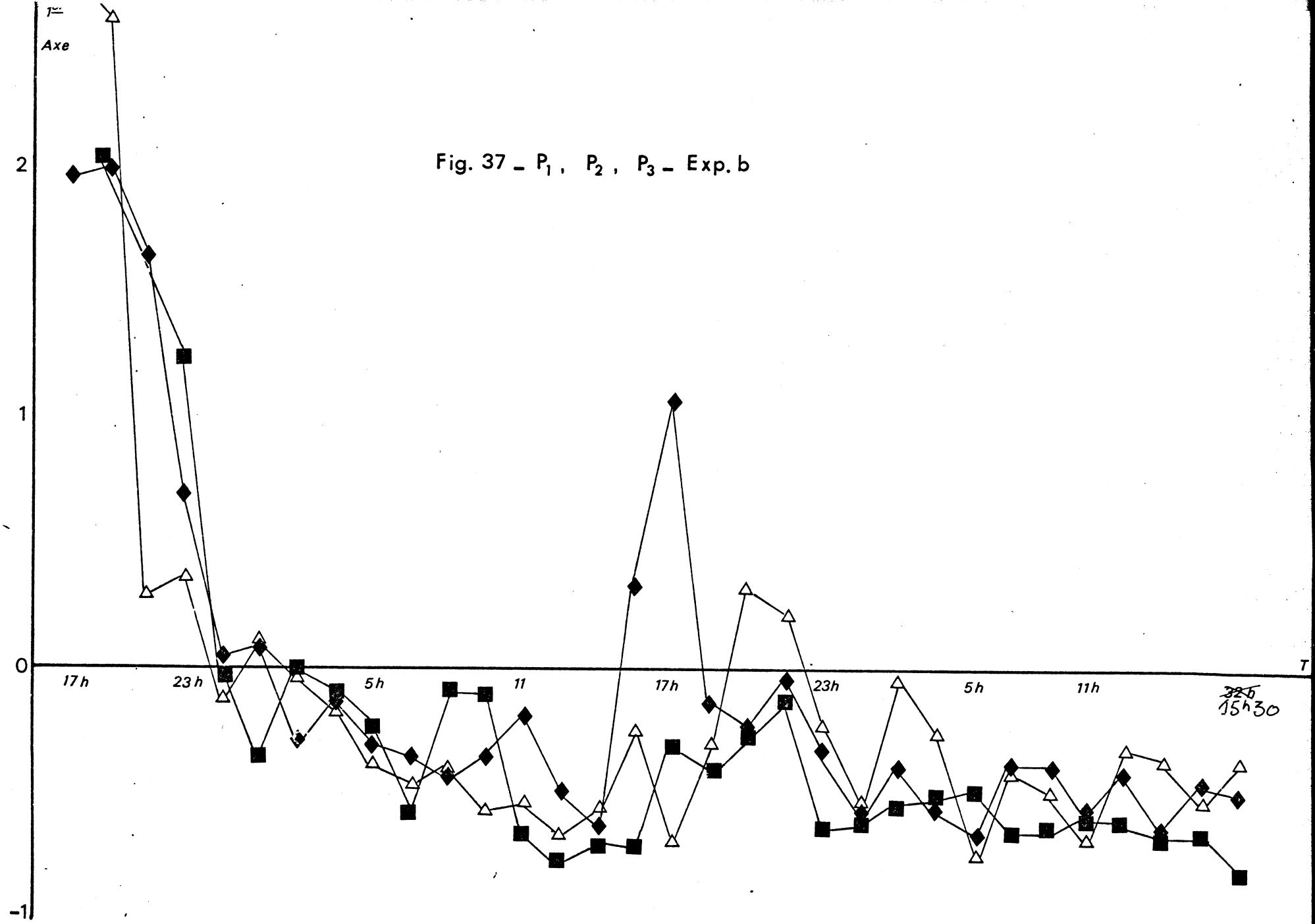


Fig. 37 – P_1, P_2, P_3 – Exp. b

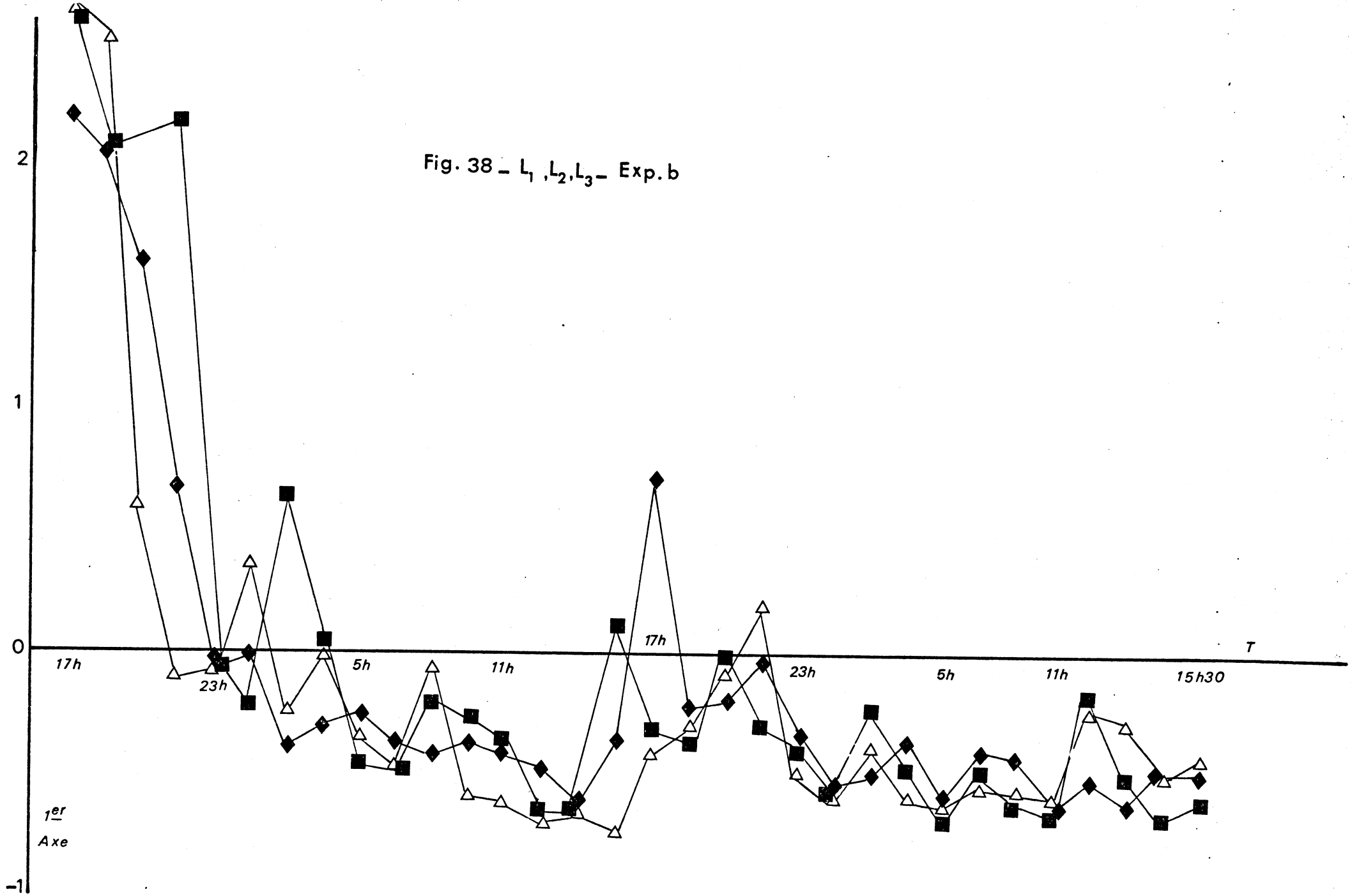


Fig. 38 _ L_1 ,L_2,L_3 _ Exp. b

1160 et 1200 sont assez voisins : 1884 mg ± 509 et 1918 mg ± 598 ; 126 mm ± 17 et 125 mm ± 24, et les classes P_2 ou L_2, P_3 ou L_3 ne recouvrent pas les divisions entre taxons.

De l'étude de ces courbes (dont seules celles du mois de mars sont représentées), on peut conclure à la similitude de la durée du transit, à une même époque et pour toutes les classes de longueur et de poids. Ceci implique que le volume de sol brassé par un ver de terre est strictement proportionnel à son poids (ou à sa longueur) puisque, quelle que soit sa taille, le contenu du tube digestif est renouvelé dans le même temps. En raison de la grande variabilité de la densité de l'endentère liée aux variations du rapport matière organique sur matière minérale, on remarque que ce qui est applicable au volume ne l'est pas au poids de terre brassée. (Kretzschmar, sous presse).

Le volume de sol remué est un élément fondamental du rôle fonctionnel des vers de terre ; il est directement impliqué dans le maintien de la macroporosité du sol dont dépendent l'aération, le drainage et l'activité microbienne. Ainsi les animaux les plus gros remuent le volume de terre le plus important et ont donc un rôle fonctionnel prépondérant. La similitude de la durée du transit pour tous les animaux de la catégorie écologique des anéciques, dans la prairie de Cîteaux, permet de retenir pour la modélisation du rôle fonctionnel de cette catégorie l'hypothèse selon laquelle le volume brassé et les phénomènes pédogénétiques et microbiologiques qui en résultent sont proportionnels au poids des vers de terre en activité.

Ce fait est important puisqu'il justifie la méthode d'extrapolation des résultats des études fonctionnelles effectuées sur la prairie de Cîteaux ; le principe de cette extrapolation est en effet d'exprimer quantitativement les différents rôles joués par les vers de terre par gramme de catégorie écologique. Une étude rapide du niveau du peuplement d'une parcelle, de ses variations et de l'importance relative de chaque catégorie permettra donc de dresser un premier bilan fonctionnel du rôle des vers de terre dans cette parcelle.

...

Le but de la mesure de X_2 est de découvrir le moment à partir duquel, les vers ayant terminé de se nourrir en surface, on voit apparaître l'élimination du dernier grain de son ingéré. L'hypothèse était qu'à la date où l'excrétion interdirait de lire la progression du premier grain de son, on pourrait suivre le transit en analysant la progression du dernier.

Mais, d'une part, la prise de nourriture s'étend sur une très longue période (cf. 3.3.1) et d'autre part le gésier ne laisse pas passer dans l'intestin tout le son ingéré à un moment donné. Il est donc très difficile de montrer que le tube digestif se vide de son.

Le pourcentage d'explication du premier facteur de l'analyse n'est plus que de 24 % (contre 36 % pour l'analyse précédente) et les valeurs des trois facteurs suivants sont très voisines (14,5 % ; 13 % ; 12 % contre 15 % ; 11 % et 9 % respectivement). De même, la liaison qui apparaît entre le premier et le deuxième facteurs dans la première analyse est absente ici. Ces faits concourent à indiquer que les classes de X_2/Y ne jouent pas le rôle d'un caractère permettant une discrimination nette entre dates. Les courbes représentant les variations de la valeur du premier facteur en fonction du temps montrent le caractère secondaire ou aléatoire du déplacement de X_2.

Dans l'une et l'autre des expériences b ou d (fig. 39 et 40), les variations de la valeur du facteur sont significatives à la fois de la présence de certains animaux (très peu nombreux) n'ayant plus de son dans le gésier et de la proportion relative de ceux qui en ont encore. Ainsi, lors de l'expérience b, la courbe donne, à deux dates, l'impression qu'on enregistre le début du transit de X_2, en particulier pour le taxon 3290 ; en réalité, la diminution du nombre d'animaux ayant le dernier grain de son dans le gésier - diminution liée au faible nombre d'animaux récoltés à cette date - donne seulement plus d'importance aux rares animaux qui n'ont plus de son dans le gésier.

Dans l'expérience du mois d'octobre, le caractère aléatoire de la valeur du premier facteur est manifestement plus marqué qu'en mars en raison de la "dilution" du son dans la litière ; celle-ci, en effet entraîne la possibilité d'un intervalle plus grand entre les grains de son et l'ingestion intermittante de ceux-ci. Il est donc plus fréquent de trouver des animaux n'ayant pas de son dans le gésier mais qui en ont plus loin dans le tube digestif.

...

Légende des figures 39 et 40

Transit du dernier grain de son ingéré (X_2/Y). Variation de la valeur du premier axe factoriel en fonction du temps pour les 3 stades-taxons :

■——■ : 1200

△——△ : 1160

◆——◆ : 3290

Les courbes représentées à la figure 40 sont les graphes moyens des répétitions 1 et 2.

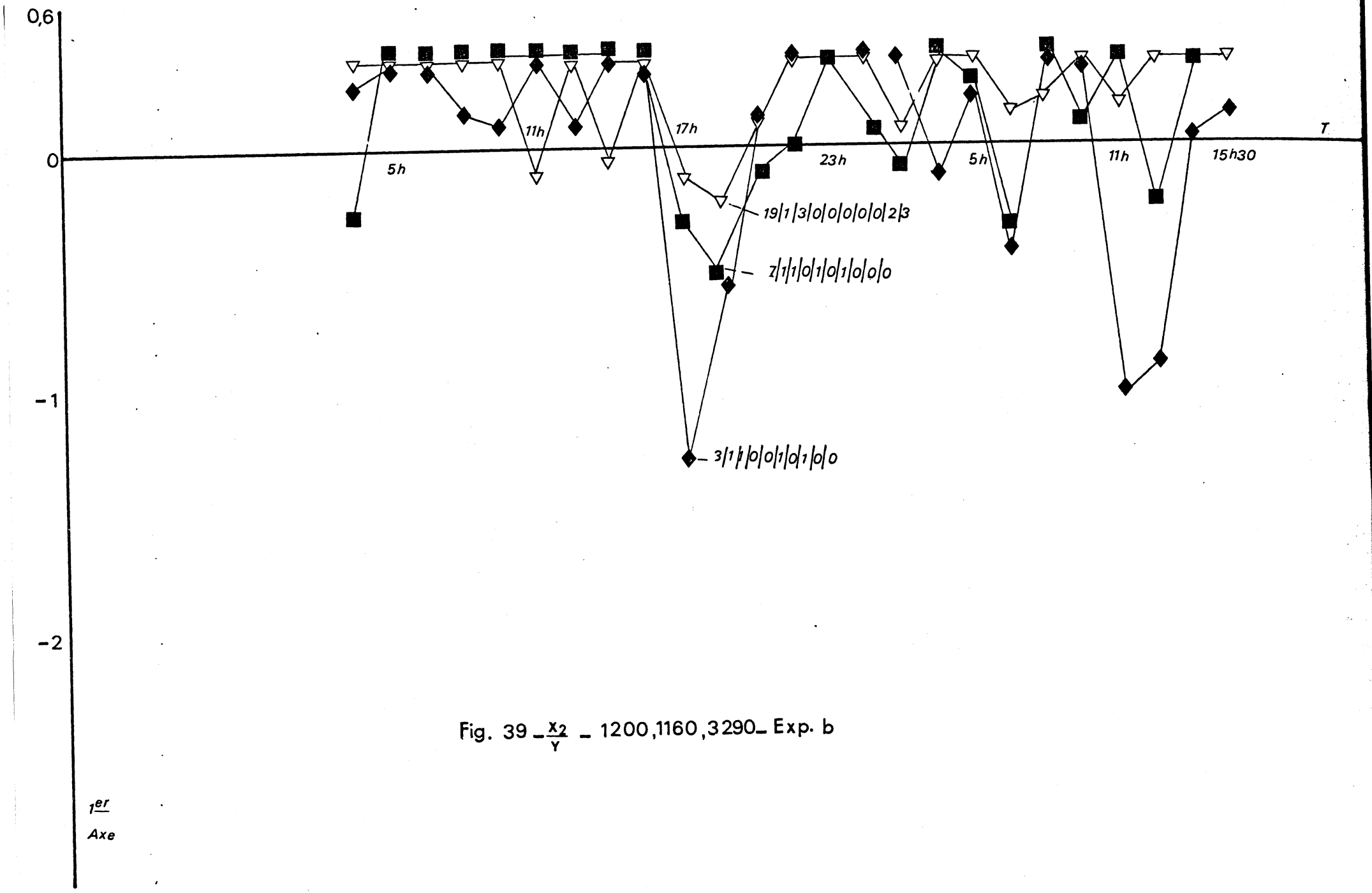


Fig. 39 – $\frac{X_2}{Y}$ – 1200,1160,3290 – Exp. b

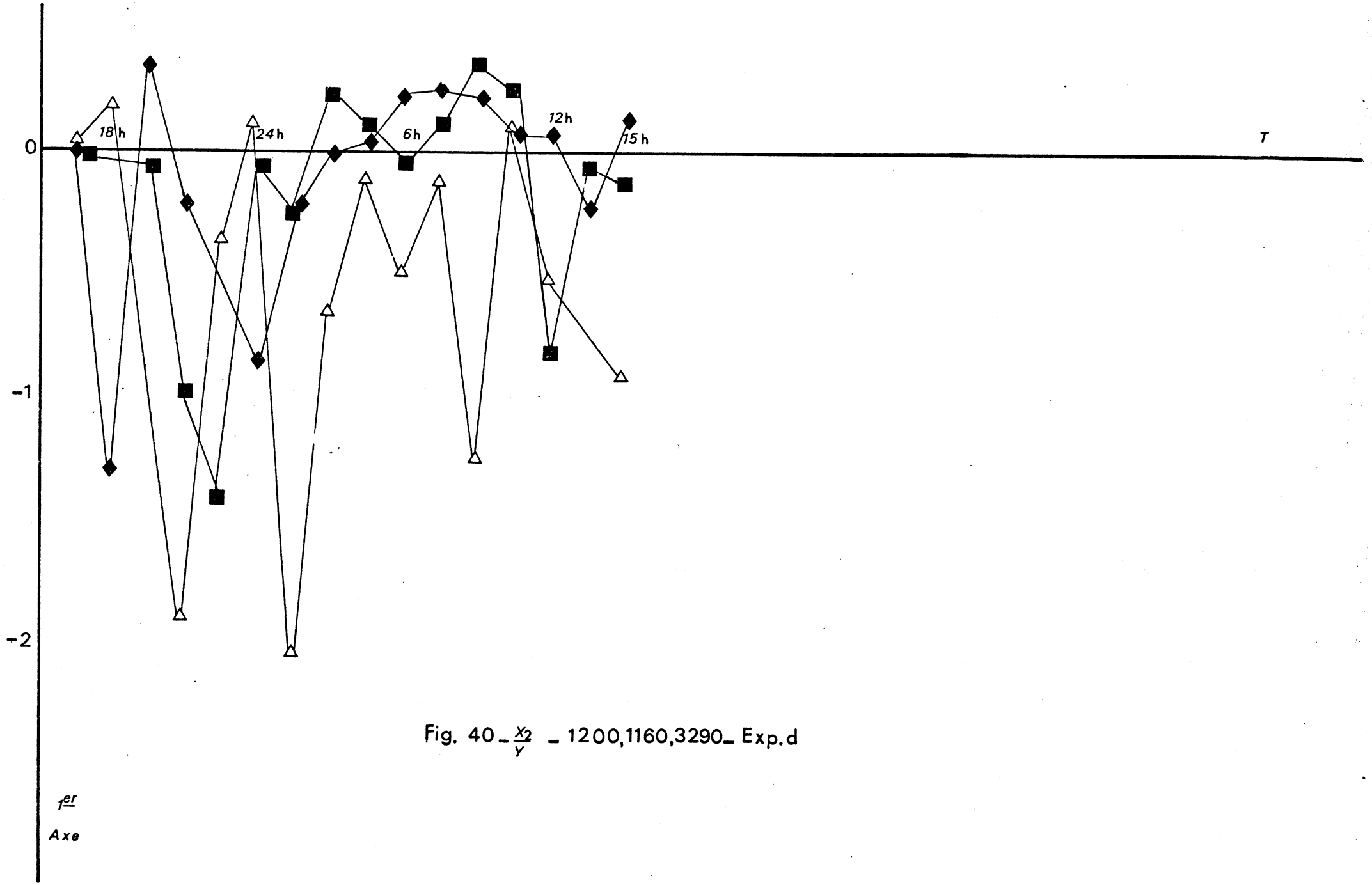


Fig. 40 _ $\frac{X_2}{Y}$ _ 1200,1160,3290_ Exp.d

organique dans l'intestin. La durée du stockage est au moins égale, ou supérieure, à l'intervalle de temps séparant deux périodes d'alimentation puisque l'on ne voit pas le début du transit de X_2.

Le gésier est caractérisé par un épaississement très important de fibres musculaires circulaires et a une fonction évidente de broyage. La rétention des éléments organiques à ce niveau et la présence simultanée, souvent constatée, de grains de sable assez volumineux peuvent indiquer que la matière organique est, dans une première étape, dilacérée par les vers de terre, Van Gansen (1962) suggère que le stockage se fait dans le jabot (très extensible) et le broyage dans le gésier. Une étude de la taille des éléments organiques prélevés séparément dans le jabot, le gésier et l'intestin antérieur permettra de conclure sur ce point.

IV - Conclusions et développements futurs

Je me suis efforcé, au cours de cette étude, de dégager la signification des différences révélées par la comparaison des nuages de points, des courbes issues de l'analyse des correspondances ou des estimations de la durée moyenne.

Je n'ai pas insisté sur la valeur absolue de la durée du transit, ni discuté et exploité directement cette valeur. Il s'agit là d'une conséquence directe des limites d'une analyse descriptive.

En effet, l'évaluation quantitative de la durée du transit n'est pas possible sans une formalisation des différentes étapes du phénomène. Il est, en particulier, inutile de vouloir préciser une estimation qualitative (celle donnée dans cette étude) en l'absence d'une étude statistique précise de la variabilité des mesures. Or, je ne dispose, pour l'instant, que des différences de cette variabilité entre époques. De même, le rythme du transit est seulement évoqué lors de l'étude de la durée de la période d'alimentation ; mais il est impossible de poursuivre sans la discrimination, grâce à la modélisation, des raisons de l'augmentation des effectifs vers la fin du transit. Ce travail est donc une étape préliminaire et l'analyse descriptive, qui ne nécessite aucune hypothèse de départ, permet de saisir les causes des variations sans a priori et d'établir sur des bases objectives les choix initiaux de la modélisation.

...

La période d'alimentation et la durée du transit sont des caractéristiques communes à la catégorie écologique des anéciques. Elles varient en fonction des saisons, illustrant une adaptation des animaux appartenant à cette catégorie. Si le mécanisme de l'adaptation à la pénurie de nourriture est clairement mis en évidence (diminution de la durée de transit et augmentation de la variabilité), il n'en est pas de même pour celui qui régit le rythme de l'alimentation. En effet, cette étude globale ne permet pas de discriminer l'action spécifique de la température, de la lumière ou d'un comportement acquis en réponse aux risques du prédatisme aviaire. Les différentes saisons de l'année sont caractérisées par des conditions écologiques particulières et une réponse spécifique du peuplement des anéciques.

A l'automne (fin du mois d'octobre), la température et l'humidité sont favorables à une grande activité des vers de terre qui est essentiellement dirigée vers le creusement du réseau de galeries. Les animaux se nourrissent depuis le début de l'après-midi jusqu'au lever du jour. La litière nouvelle est suffisante et ne crée pas, ou peu, de compétition. La durée du transit de la matière organique ingérée est moyenne par rapport à celle observée aux autres saisons.

En hiver, le jour de l'expérience, la température est, en moyenne, voisine de zéro et au-dessous de zéro de 4 h à 10 h. Pendant cette période de gel, les animaux ne s'alimentent pas. Le stade-taxon 1200 résiste mieux à ces température basses et son activité est dominante à ce moment. Le métabolisme, fortement dépendant de la température, est plus bas qu'à la période précédente et la quantité de nourriture est encore importante. La durée du transit est adaptée à cette période d'activité ralentie, donc plus longue qu'à l'automne.

Au printemps, le caractère majeur est la convergence défavorable de l'augmentation du métabolisme et de la diminution des ressources alimentaires. Il en résulte une compétition entre tous les animaux de la même catégorie écologique. Cette compétition induit une diminution de la durée moyenne du transit et une augmentation de la variabilité, surtout dans le sens des animaux à transit rapide. La période d'alimentation est sensiblement la même que celle du mois d'octobre.

Enfin, au début de la période estivale (fin mai), les anéciques sont entrés en léthargie sous l'effet de la relative dessication du sol. Il n'y a donc plus d'activité lombricienne.

...

et la disponibilité du substrat alimentaire peuvent être retenus comme facteurs dominants. Le choix de ces deux facteurs constitue l'hypothèse de départ pour la formalisation des variations de la durée du transit.

La distribution des vers de terre en fonction du temps et de la position du premier grain de son ingéré a révélé une coupure fonctionnelle entre les parties antérieure et postérieure du tube digestif. Mais la diminution de la durée moyenne du transit au mois de mars, en l'absence d'une connaissance quantitative de la variabilité à chaque instant, ne peut pas être rapprochée d'une variation de la vitesse relative dans les deux parties du tube digestif. D'autre part, l'estimation de cette variabilité permettra d'établir des comparaisons objectives entre les durées de transit et les périodes d'alimentation.

Afin de progresser dans la compréhension du processus de transit, un modèle mathématique doit être élaboré. Pour le construire, on choisit les hypothèses de départ parmi les causes de la variabilité qui apparaissent dans cette étude. On peut retenir :

- la variation de la date d'ingestion du premier grain de son ; l'étude de la distribution des animaux sur l'ensemble de la période d'alimentation permet d'en établir la loi ;

- la variabilité de la durée du transit dans la population, la vitesse étant considérée comme constante dans tout le tube digestif ; on fait l'hypothèse d'une répartition uniforme autour de la durée moyenne ;

- la variabilité de la position du premier grain de son ingéré dans les dernières classes du tube digestif, liée au phénomène de la défécation, pour formuler cette hypothèse, il faut s'appuyer à la fois sur la conséquence des deux premières hypothèses et sur le comportement des vers de terre lors de la défécation discontinue.

Cet ensemble de lois indépendantes permet de générer un nuage de points qu'il faut ensuite ajouter au nuage réel en modifiant les paramètres de chaque loi. L'analyse descriptive a mis en évidence une rétention des éléments organiques dans le gésier. Mais, l'expérimentation <u>in situ</u> ne permet pas d'en saisir les caractéristiques.

...

D'autre part, il n'est pas possible d'étendre les caractéristiques du transit du premier et du dernier grains de son à l'ensemble des éléments ingérés par les vers de cette catégorie, en particulier à la fraction minérale. Le marquage des éléments minéraux (marquage radioactif par exemple) n'étant pas facilement utilisable au terrain, des expériences complémentaires ont été entreprises pour comparer les différences de transit des éléments minéraux et des éléments organiques. Elles permettent aussi de suivre le transit du dernier élément ingéré.

L'étude descriptive, la modélisation du transit et de ses variations et les travaux connexes forment donc un ensemble indissociable. Ces différentes approches permettront d'introduire, dans le modèle général des fonctions des vers de terre (avec, pour l'instant, des approximations importantes), l'élément dynamique qui animera les mesures statiques faites par ailleurs.

Ce travail et ses prolongements ont pour principale limite, par rapport à l'étude fonctionnelle d'un peuplement entier, de ne décrire le transit que pour les anéciques. Mais, rappelons que le peuplement des anéciques est dominant dans la prairie de Cîteaux et qu'il joue le rôle le plus important dans l'évolution de l'écosystème-sol.

Bibliographie

BARLEY, K.P., 1959 - Earthworms and soil fertility. II. Consumption of soil and organic matter by the earthworm Allolobophora caliginosa (Savigny). Austral. j. agric. research, 10, 2, 179-185.

BOUCHE, M.B., 1972 - Lombriciens de France. Ecologie et systématique. Ed. I.N.R.A., ann. zool. - écol. anim., numéro spécial 72-2, 1-671.

BOUCHE, M.B., 1975 - Fonctions des lombriciens. IV. Corrections et utilisations des distorsions causées par les méthodes de capture. C.R. Vè coll. int. zool. sol, Prague, septembre 1973.

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., A. KRETZSCHMAR et J. ROUELLE (en préparation) - Utilisation des lombriciens pour la dispersion des germes employés en lutte biologique : cas de Beauveria tenella (Delacr.) SIEMASKO (Fungi imperfecti, Moniliales).

CROSSLEY, D.A., Jr., D.E. REICHLE et C.A. EDWARDS, 1971 - Intake and turnover of radioactive cessium by earthworms (Lumbricidae). Pedobiologia, 11, 1, 71-76.

DARWIN, C.R., 1837 - On the formation of 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.

...

EVANS, A.C., 1948 - Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. II. Ann. appl. biol., 35, 1, 1-13.

FERNANDEZ, A., 1974 - Introduction à l'étude écologique des vers de terre. D.E.A. écologie animale, doc. non publié. E.N.S.,Paris.

GANSEN, P. van, 1962 - Structures et fonctions du tube digestif du lombricien Eisenia foetida (Sav.). Ann. soc. zool. Belg. 93, 1-120.

GARDY, M., 1957 - Studies on the digestive tract of Lumbricus terrestris. Biol. Rev. City Coll. N.Y., 19, 2-7.

GREENWOOD, M., 1892 - On retractile cilia in the intestine of Lumbricus terrestris. J. of Phys., 13, 239-259.

HERAN, H., 1954 - Die Wasserstoffionenkonzentration in Darm von Lumbricus terrestris L. Zeitschr. für vergl. Physiol., 36, 55-65.

HERAN, H., 1956 - Ein Beitrag zur Verdauungsphysiologie von Lumbricus terrestris. Zeitschr. für vergl. Physiol., 39, 44-62.

KAGAWA, K.I., 1949 - The distribution of pH in the alimentary tract of earthworms. Sci. Reports Tohoku imp. Univer. Serv., 4, 18, 163-165.

KRETZSCHMAR, A., 1974 - Etude critique du mode de calcul de la vitesse du transit intestinal des lombriciens et justification d'une procédure nouvelle. Mémoire D.E.A., multigraphié, fac. sci., Tours.

KRETSCHMAR, A., sous presse - Evaluation des coefficients de transformation entre les différentes caractéristiques pondérales de lombriciens d'une prairie permanente tempérée. II. Coll. Europ. Annel. sol, Jaca, 1-5 sept. 1975.

LAVELLE,P., 1975 - Consommation annuelle de terre par une population naturelle de vers de terre (Millsonia anomala Omodeo, Acanthodrilidae, oligochètes) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). 1er colloque soc. écol., Montpellier, mai 1973. Rev. écol. biol. sol, 12, 1, 11-24.

MALDAGUE, M.J. et G. COUTURE, 1971 - Utilisation de litières radioactives par Lumbricus terrestris. In C.R. du IVe colloquium pedobiologiae, Dijon, sept. 1970, éd. I.N.R.A., ann. zool. - écol. anim., 71-7, 147-154.

...

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, univ. Poitiers, fac. sci., 1-192.

MULLER, P.E., 1889 - Recherches sur les formes naturelles de l'humus. Traduction française de l'édition allemande de 1884. Ann. sci. agron. fr. étrang., 1, 1-351.

ODUM, E.P., 1971 - Fondamentals of Ecology. Saunders ed.,3e ed., Londres, 1-574.

PARLE, J.N., 1963 - Micor-organisms in the intestines of earthworms. J. gen. microbiol., 31, 1-11.

PUYTORAC, P., et P. MAURET, 1956 - Détermination de certaines des conditions écologiques propres aux différents ciliés parasites du tube digestif d'Allolobophora Savigny G. et H. Bull. Biol. Fr. et Belg., 40, 122-141.

SATCHELL, J., 1967 - Lumbricidae. In Soil Biology. Burges and Raw ed., London, 259-322.

WRIGHT, M.A., 1972 - Factors governing ingestion by the earthworm Lumbricus terrestris (L.), with special reference to apple leaves. Ann. appl. biol., 70, 175-188.