

PRODUCTION ET FLUX D'ENERGIE DES LOMBRICS

DANS LES SITES DU P.B.I. : Pin au Haras (Borculo), etc...

M. BOUCHE

HOMMAGE DE L'AUTEUR

I - Introduction

Les études stationnelles du Programme Biologique International ayant trait aux lombriciens s'appuient, en France, sur une analyse ponctuelle exhaustive de l'ensemble du territoire (1400 localités) (BOUCHE, 1972a). Onze stations P.B.I.-France ont été prospectées. Sept ont fait l'objet d'études stationnelles sur les lombriciens et un premier rapport synthétique a été publié sur cet ensemble (BOUCHE, 1975a) ; les cinq stations forestières ont été présentées distinctement (BOUCHE, 1976, 1977a); deux stations prairiales ont été retenues : Citeaux en Côte d'Or (climat semi-continental) et Borculo en Normandie (climat océanique).

Les études P.B.I. ont été l'occasion de mettre en place une méthodologie dans le but de permettre :

- 1° une estimation des populations,
- 2° une estimation des divers rôles de ces populations,
- 3° une utilisation logique de ces connaissances dans diverses circonstances (milieux équilibrés, "naturels", agricoles, pollués) à des fins fondamentales ou appliquées (agriculture, aménagement, etc...).

- Matériel et méthodes

2.1 - Méthodes

L'ensemble des études P.B.I. s'appuie sur l'analyse intensive d'une station prairiale (Citeaux en Côte d'Or) où des études sur les populations (niveau, variation, activité, démographie), sur leurs rôles (pédogénétique, microbiologique, etc...) ont été conduites, puis intégrées dans un modèle conceptuel et actuellement partiellement simulé : REAL (BOUCHE et KRETZSCHMAR, sous presse a); les autres stations, forestières ou prairiales, étant l'objet d'études moins complètes.

Ces travaux ont nécessité la mise en place de méthodes de capture de données, de gestion-prétraitement et de traitement des informations au niveau de chaque station et pour chaque type d'informations. Les transferts d'informations de station à station font l'objet d'une méthodologie critique et d'une thésaurisation systématique en raison du coût et de la rareté des informations valides. Il est hors de propos de donner ici, même sommairement, cet ensemble méthodologique et le lecteur devra se reporter aux articles suivants :

- 1° Méthodes de capture des lombriciens in situ (BOUCHE 1969a,b; BOUCHE, 1972b,c) ; codification des méthodes (BOUCHE, 1975b); mesure de l'activité in situ (BOUCHE, 1975c), de l'activité de surface (BOUCHE, 1976b); transformations pondérales (KRETZSCHMAR, sous presse a) ; gestion et prétraitement des données (BOUCHE et GARDNER, en préparation, a).
- 2° Rôle pédogénétique : mesure du transit intestinal in situ (KRETZSCHMAR). 1975, sous presse b), sur les galeries de lombriciens (KRETZSCHMAR, en préparation).
- 3° Rôle microbiologique : cycle de l'azote (BHATNAGAR, 1975), activité dans les turricules (LOQUET, 1974), dans les galeries (ROUELLE, 1975 ; LOQUET et coll. en préparation).
- 4° Modélisation des données intrastationnelles ; pour la prairie : GOUNOT et BOUCHE (1974), pour les lombriciens (BOUCHE et KRETZSCHMAR, sous presse a), pour le transit intestinal (JOANNES et KRETZSCHMAR, en préparation).
- 5° Interpolations interstationnelles : principes dans BOUCHE (1975 a) ; catégories écologiques dans BOUCHE (1971, sous presse, a).

Certaines analyses concernant les paramètres métaboliques (assimilation, respiration, excrétion) ont été différées en raison de l'absence de méthodes écologiques objectives (BOUCHE, sous presse b). D'une façon générale, la possibilité de prendre en compte un nombre croissant de paramètres écologiquement mesurés par un nombre croissant de données et l'interaction de ces multiples paramètres obligent à des calculs provisoires.

2.2. - Les Stations prairiales

Deux stations prairiales sont étudiées dans le cadre du P.B.I.

France :

STATION P.B.I. - Borculo, le Haras du Pin, dont les informations in

RICOU éd. Rédacteur : P.B.I. - Le Haras-du-Pin - Laboratoire de Zoologie

INRA Rouen - 1972 - 1 - .

STATION P.B.I. - Cîteaux, St Nicolas les Cîteaux, Côte d'or; sol limoneux, lessivé à pseudogley à pH voisin de la neutralité ; la prairie à fauche et pâture est un *Lolio-cynosuretum*, homogène, à 1,25 U.G.B. (Unité Gros Bétail) de production potentielle et ayant une valeur pastorale de 65% (BOUCHE, 1976b). Deux études approfondies seront publiées ultérieurement.

2.3 - Les échantillons

Les deux échantillons, celui de Cîteaux et celui de Borculo, ont été constitués de façon différente et résumés dans le tableau I. Les prélèvements b160 (bêche-lavage jusqu'à 60 cm) ont été subdivisés en 3 échantillons horizontaux de 20 cm de profondeur ; les animaux issus de bm7-fo (tri manuel à 7 cm suivi de l'extraction au formol) ont été regroupés en un seul prélèvement bm7-fo, mais dans certains cas il est néanmoins possible de distinguer les deux origines (bm7 et fo). Ici, l'analyse portera toujours sur l'ensemble bm7-fo. Les animaux ainsi collectés ont été individuellement pesés et identifiés (taxon le plus précis, stade, anomalies).

III - Résultats

Les faunes de Cîteaux et de Borculo sont présentées au tableau II qui donne également les noms scientifiques complets et leurs abréviations. Seules, ces abréviations seront utilisées dans le texte. Pour lire ce tableau, il faut tenir compte de l'interprétation du nombre de larves ou/et de cocons non déterminés en raison de l'existence d'espèces identiques à ces stades. Il faut enfin savoir que ces totaux comportent un dénombrement de cocons à Cîteaux, alors que les captures de Borculo n'ont jamais fourni un seul cocon.

3.1. - Adéquation faunes-milieux

La présence, l'abondance, la biomasse d'une espèce de lombriciens dans un milieu équilibré ne sont pas des phénomènes fortuits mais traduisent :

- 1° l'histoire de la faune dont la mise en place, c'est-à-dire le temps d'ajustement milieu/faune, est plus ou moins ancienne ;
- 2° l'ajustement plus ou moins bon des exigences de l'espèce vis-à-vis de ce milieu ;
- 3° l'intercompétition entre cette espèce et les autres détritiphages (nous avons montré que cette intercompétition avait essentiellement lieu entre lombriciens : BOUCHE, 1972a).

Pour l'histoire, nous avons pu reconstituer, sur plusieurs millions d'années, les principales zones de colonisations des lombriciens (BOUCHE, 1972a). En ce qui concerne l'ajustement des espèces au milieu, nous connaissons leur optimum et leur sténocité vis-à-vis des pH, C, N, rapport C/N, concentration en carbonate et des indices d'hygrophilie et de vie sub-aquatique (BOUCHE, 1972a). Pour le jugement de l'intercompétitivité, il est possible de situer les espèces dans le cadre de trois stratégies évolutives principales (BOUCHE, sous presse, 1971).

L'interprétation doit à la fois tenir compte de la présence des espèces et de leur importance relative.

Les faunes de Cîteaux et de Borculo se sont toutes deux mises en place après la dernière grande glaciation et sont constituées des quelques rares espèces bonnes migratrices qui ont recolonisé le milieu et le nord de l'Europe. Toutefois, Borculo a reçu des espèces plus occidentales : N.giardi, L.festivus, D.mammalis, espèces très rares dans l'est de la France ; cette dernière étant cependant présente à Cîteaux.

Les espèces, par leur présence, traduisent trois traits du milieu : son organicité, c'est-à-dire sa tendance à accumuler plus ou moins de matière organique, son acidité et son hygrométrie.

L'organicité est soulignée par l'importance de la catégorie écologique des épigés ; Cîteaux ne possède qu'une forme épigée, L.castaneus, représentant 3,3% de la biomasse et dont l'activité se localise uniquement dans les bouses de vaches. Une forme épianécique, L.terrestris n'a en fait qu'une fonction anécique en prairie. A Borculo, les épigés sont diversifiés : L.castaneus, L.disjonctus, L.rubellus (4,3% de la biomasse); les espèces épianéciques (L.festivus) et épiendogées (N.caliginosus, E.tetraedra, A.chlorotica) montrent une activité biologique concentrée dans les premiers centimètres de sol (24,7% de la biomasse). Les formes proprement endogées (A.icterica, A.rosea, A.anatomicus, N.tuberculus) ont une importance comparable à Borculo (18,5 %) et à Cîteaux (13,1%). En fait, la différence la plus marquée provient d'une diminution relative de la biomasse des anéciques, consommateurs et enfouisseurs de litière^{qui} ne représentent que 45,7% de la biomasse à Borculo (N.giardi) contre 81,2 % à Cîteaux (N.longus, N.nocturnus). Comparativement à Cîteaux, il y a donc à Borculo une tendance à l'accumulation de matière organique en surface due à la relative faiblesse des anéciques laissant place à une faune épigée ou épiendogée relativement importante et à une vie endogée superficielle développée.

Cette organicité "élevée" s'accompagne normalement d'une acidification superficielle; de fait, 3 espèces de Borculo ont leur pH optimal inférieur à 6 sur l'ensemble de la France : N.tuberculatus, L.disjonctus, et L.rubellus, alors que toutes les espèces cisterciennes sont neutrophiles.

Enfin, Borculo se caractérise par une faune hygrophile; cette hygrophilie est indiquée par L.disjonctus, L.rubellus, L.terrestris, L.festivus mais surtout par A.chlorotica et par l'amphibie E.tetraedra.

Dans cette discussion, je n'ai pas tenu compte de l'unique Dendrobaena octaedra (acidophile épigé) et des trois Haplotaxis gordicoides (hy-poendogés de la nappe phréatique) observés à Cîteaux. La première capture

(sur plus de 68.000 individus) est évidemment accidentelle et d'^{celle}Haplo-taxis traduit des prélèvements profonds (en dessous de - 20 cm en période humide), prélèvements dont nous ne disposons pas à Borculo. Dendrobaena mammalis est incontestablement une espèce hygrophile, mais possède des aptitudes de vie en commensal avec des formes anéciques qui lui permettent l'accès à des couches fraîches profondes et la protection de leur mucus ; son interprétation est assurément complexe, délicate et encore insuffisamment documentée.

En résumé, les faunes sont historiquement contemporaines ; la prairie de Borculo apparaît comme plus humide, plus organique et donne des signes d'acidification. Ces observations se retrouvent effectivement dans les descriptions pédologiques de MASCLET et DUVAL (in RICOU, 1972) et de BOUCHE (in litt.). Le climat généralement océanique et l'hygro-métrie plus étalée à Borculo (LECOMTE, in RICOU 1973) qu'à Cîteaux favorisent le maintien d'une activité superficielle. A Cîteaux, un climat froid l'hiver et sec l'été (BOUCHE, 1976 b) convient aux anéciques vrais qui possèdent une diapause estivale et qui peuvent s'abriter profondément. A cet égard, L. terrestris, épianécique sans diapause, n'est confiné à Cîteaux que dans une faible portion de la station où la nappe phréatique reste constamment assez proche de la surface. De ce fait, les coupures entre épigés, anéciques et endogés sont beaucoup plus clairement tranchées à Cîteaux qu'à Borculo. Dans les deux cas, il n'y a pas de disparité entre la faune et son milieu.

3.2. - Rythme d'activité et distribution verticale

Les lombriciens ont un rythme d'activité et une distribution verticale dépendant largement des facteurs climatiques auxquels s'ajustent les démographie et mode de vie (BOUCHE, sous presse). Les méthodes de capture ne sont pas indépendantes de cette distribution puisque celle au formol ne porte que sur une fraction des formes actives et que les méthodes par bêchage n'explorent qu'une portion du profil occupé par la faune. C'est pourquoi il convient de connaître ces rythmes et mouvements verticaux avant d'interpréter les densités et les biomasses et, réciproquement, d'utiliser ces distorsions de représentativité pour mesurer l'activité. Nous distinguons les niveaux : 0 = au-dessus du sol, 0 - 20cm, 20-40 cm et 40-60 cm. Les résultats relatifs aux dénombrements totaux des individus capturés à Cîteaux par pots-piège par la méthode bl60 globalement et par strate, nous permettent de reconnaître le comportement des principales catégories écologiques (tableau III). Les divers pourcentages sont exprimés par rapport

aux postembryons (larves, subadultes et adultes) et ne tiennent ^{donc} pas compte des cocons. Les épigés sont capturés, pour l'essentiel, dans la couche superficielle 0 - 20 cm (94,8%) et possèdent une nette activité sur le sol; ils y apparaissent 4,1 fois plus que leur véritable fréquence. Ces animaux possèdent un haut taux de reproduction puisqu'il y a en moyenne 2,2 cocons pour 1 postembryon. présent ; ce qui souligne la pression des prédateurs sur ces animaux exposés. Les anéciques sont des vers de grande taille, explorant le profil relativement profondément; 26% d'entre eux n'ont pas été capturés en surface. Mais ces animaux remontent la nuit et consomment des feuilles; leur activité sur le sol n'est pas médiocre. Ils y apparaissent à 0,7 fois leur fréquence réelle, c'est-à-dire à une fréquence identique à celle qu'ils ont dans l'horizon 0-20cm. Leur taux de reproduction reste élevé : 0,7 cocons par postembryon. Néanmoins, N.longus s'avère être beaucoup plus typique à cet égard que N.nocturnus qui vit plus près de la surface et qui a une activité superficielle plus élevée. N.giardii de Borculo possède probablement un comportement identique ou plus accusé que celui de N.longus.

Les endogés se présentent sous des aspects divers. La forme typique, géophage, qu'est A.ictérica, vit relativement en profondeur (25% au-dessous de 20 cm); elle est rarement active sur le sol où sa représentation relative n'est plus que 0,17 fois son pourcentage réel. On observe en moyenne 0,3 cocon par adulte. Vie profonde, faible activité superficielle, faible renouvellement (prédation) sont caractéristiques de cet endogé vrai. A.rosea est à Cîteaux une forme rhizophage, vivant au niveau des racines (84,4% dans le niveau 0-20cm). Il y a 1,4 cocons par adulte. Dans l'ensemble, les endogés de Cîteaux présentent 0,2 cocon par postembryon, taux faible mais diversifié. N.caliginosus est un épiendogé très superficiel ayant aussi des caractères d'anéciques. Cette forme, intermédiaire entre les trois groupes, possède une forte activité superficielle (4,4 fois plus fréquente en surface que sa représentation réelle) à laquelle est lié un taux élevé de reproduction (1,23 cocons par postembryon ou 6,4 par adulte).

Tous ces traits se retrouvent à Borculo où le complexe N.caliginosus A.chlorotica et A.anatomicus joue globalement le rôle de N.caliginosus et A.rosea à Cîteaux, et où A.giardii joue celui des N anéciques de Cîteaux.

Mais ces distributions verticales moyennes, liées aux fonctions, ne sont pas constantes au cours de l'année. Le froid et la sécheresse entraînent les migrations en profondeur, des léthargies et des "coconisations" (résistance sous forme de cocon), tandis que les périodes favorables (humides ou/et chaudes) entraînent des migrations vers la surface.

Typiquement, les épigés s'enkystent, les endogés rentrent en quiescence et les anéciques en diapause lorsque les conditions sont défavorables (BOUCHE, sous presse a). La quiescence est un phénomène lié aux conditions du milieu, donc levé par ce dernier; diapause et coconisation nécessitent par contre un certain délai. Les endogés conservent pendant la période estivale une activité arrêtée seulement lorsque le sol devient trop sec, alors qu'anéciques et épigés, ne pouvant se nourrir à la surface d'une litière alors trop sèche "disparaissent" fonctionnellement. L'indice Mi d'activité a pu être calculé et présenté (BOUCHE, sous presse) en relation avec ces modes de vie. De même, d'une façon générale, l'activité biologique des lombriciens est beaucoup plus faible en été à Cîteaux qu'à Borculo; mais ces phénomènes sont compensés par une activité automnale et printanière proportionnellement plus grande, de sorte que, en moyenne annuelle, les deux peuplements présentent un bilan d'activité quasi identique (0,44 à Cîteaux pour 0,48 à Borculo) (BOUCHE, 1975c). Cette constatation permet de conclure qu'à biomasses égales et à catégories équivalentes le rôle des lombriciens dans les deux stations est quasi identique.

3.3. Fonctions et bilan provisoire

Première zoomasse des milieux prairiaux, les lombriciens y remplissent de nombreux rôles. Leur importance est probablement comparable à celle des microorganismes.

La quantification de ces fonctions se heurte à la pauvreté des recherches en quantité et, souvent, en qualité.

J'ai souligné les deux difficultés dominantes de ces bilans : la non relation des mesures avec le milieu d'étude (critère de localisation non satisfait : paraécologie), et l'adoption de concepts intellectuels réductionnistes (par exemple : réduisant le rôle des lombriciens à un "bilan" métabolique) (BOUCHE, sous presse b). Echapper à ces deux limitations suppose un développement organisé des recherches, avec de nouvelles techniques qui n'ont pu être mises en oeuvre pendant la période du P.B.I. Les études ont porté, à Borculo comme à Cîteaux, exclusivement sur des approches écologiques, là où elles étaient possibles. Un modèle synthétique est en cours d'élaboration (BOUCHE et KRETZSCHMAR, sous presse) mais nécessitera encore plusieurs années pour aboutir à un usage opérationnel.

En attendant, nous pouvons :

- 1°) évaluer le niveau des populations qui, exprimé en biomasse, donne une idée approximative de l'importance fonctionnelle des catégories écologiques;
- 2°) estimer grossièrement la masse de tissus produite, les dynamiques de populations étant connues, mais non leur démographie (en cours d'analyse); les autres données, excrétion, respiration, donc nécratation et émanation, sont ~~extrêmement~~ approximative (paraécologiques) ;
- 3°) établir les ordres de grandeur du rôle mécanique ;
- 4°) estimer quelques fonctions microbiennes ;

L'esquisse d'un bilan au niveau de l'écosystème ne peut être en conséquence que très approximatif et incomplet.

3.3.1 - Biomasses

Les biomasses ont été mesurées en poids plein, fixé au formol (ppfo), puis transformées par ordinateur (pour Cîteaux) en poids frais, tube digestif vide (pvhc).

Les données de Borculo ont été obtenues par une méthode très proche du prélèvement au formol ; le tri manuel des 7 premiers centimètres a donné des individus qui avaient une forte probabilité d'être extraits au formol en raison de leur position proche de la surface.

Le tri manuel de sol et la collecte manuelle à la surface sont également très similaires, mais se sont avérés incapables de fournir des cons et très sous-estimants pour les petits vers.

Nous utiliserons ici les coefficients de transformation \mathcal{C} calculés sur le peuplement de Cîteaux par catégories écologiques ayant des comportements voisins. Ces coefficients relient les données pondérales, observées, totales, estimées au mètre carré, mesurées par la méthode au formol (1,2%) à la méthode "absolue" bl_{60} (coefficient $pfo_{1,2}$ \mathcal{C} pbl_{60} ; tableau IV).

Toutefois, à Borculo, les \mathcal{C} utilisés sont légèrement modifiés pour tenir compte du tri manuel, néanmoins beaucoup plus efficace pour les épiendogés (non lucifuges) et les endogés (lucifuges).

A l'inverse, N.giardi est très certainement plus "anécique" que N.longus qui l'est lui-même plus que N.nocturnus. L.terrestris a été admis comme similaire pondéralement de L.castaneus. Ces coefficients de transformation appliqués à Borculo, $p_{bm} - fo \bar{Z} pc$, fondés sur les données de Cîteaux, introduisent ipso facto le poids des cocons (environ 3 % de la biomasse pvs).

A cîteaux, les poids ont été eux-même calculés en introduisant les coefficients logarithmiques tenant compte des espèces, stades et poids individuels (KRETZSCHMAR, sous presse). A Borculo, nous avons admis qu'en général la perte par contraction due à la fixation est de 8% ($ppfo \bar{\pi} pph = 1,08$), que le poids de l'endentère est égal à 17,5% de celui du poids frais ($pph \ pvh = 0,825$) et que le contenu tissulaire en eau est de 86% ($pvh \bar{\pi} pvs = 0,14$). Nous avons donc uniformément appliqué $ppfo \bar{\pi} pvsc = 1,08 \times 0,825 \times 0,14 = 0,125$. Ces bases de calcul sont données dans BOUCHE, 1976a.

En définitive, le tableau TV donne les diverses biomasses observées et calculées à partir des données de Borculo et de Cîteaux. Les deux prairies possèdent une biomasse voisine : 23,1 g pvs/m² (1,65 t pvh/ha) et 25,9 g pvs/m² (1,85 t pvh/ha) respectivement, mais les fonctions anéciques et endogées notamment y sont diversement représentées (% de la biomasse, tableau IV).

3.3.2 - Fonctions métaboliques

L'évaluation de la production de tissus morts par cadavres, amputats et enveloppes de cocons suppose la connaissance de la dynamique des populations. Nous n'en avons présentement par observation des dynamiques qu'une ^{vue} grossière.

Nous observons deux générations par an pour L.castaneus, N.caliginosus et probablement A.chlorotica et A.anatomicus. Pour les anéciques la durée de vie excède assurément une année et la reproduction est marquée par une éclosion massive peu avant l'été. Pour les endogés, A.icterica présente une dynamique probablement proche de celle des anéciques, tandis que celle de A.rosea se rapproche de celle de L.castaneus.

Dans l'attente de pouvoir disposer du traitement démographique de nos informations, j'ai adopté systématiquement des hypothèses-bases (notamment un rapport émanation/biomasse ≈ 1), alors qu'il est probablement proche de 3 ou plus) dans une première estimation (BOUCHE, sous presse c) que je reprends ici.

De même, les autres paramètres s'appuient sur des données paraécologiques (respiration au Warburg, excrétion en entonnoir, etc...) dont nous n'avons aucune raison de les considérer comme valables pour les prairies de Borculo et de Cîteaux. Ces données sont par ailleurs établies pour des animaux supposés "au repos" et négligent bien des effets telle la diapause.

Je présente au tableau V les coefficients acceptés pour les calculs des divers paramètres liés au métabolisme des peuplements de Borculo et de Cîteaux ; étant donné les approximations en cause, des corrections en fonction de la température et par classes de poids sont superfétatoires et scientismement ostentatoires. Les coefficients peuvent s'appliquer de façon identique aux biomasses des deux peuplements car nous avons montré que l'index d'activité moyen annuel Si des peuplements de Cîteaux (mesuré avec fo) était de 0,44 et celui de Borculo (mesuré avec $bm_7 - fo$, et qui est légèrement "surestimant") de 0,48 (BOUCHE, 1975 c).

Nous appelons assimilation (A) ce qui reste dans le compartiment vivant "lombricien", émanation (E) ce qui en sort, production (P) l'accroissement du compartiment lombricien (accroissement de biomasse). L'émanation se décompose en échanges gazeux et radiatifs (de "respiration") (R), en excrétion (Ex) de diverses molécules (mucus, urée, ammoniac, CO_3Ca , etc...) et en élimination (El) de tissus (cadavres, amputats, enveloppes de cocons ($E = El + eX + R$; à l'équilibre $E = A$, $E = 0$.) La respiration est calculée à partir de données para-écologiques "au repos"; les excréments le sont à partir de données aussi approximatives "au laboratoire". Nous donnerons nos sources dans un document ultérieur. Pour des raisons de simplification, le calcul énergétique étant établi par un coefficient oxy-calorimétrique, l'excrétion CO_3Ca est considérée comme énergétiquement nulle.

Ces valeurs ont été appliquées aux peuplements de Borculo et de Cîteaux (tableau VI) dont les principaux flux métaboliques sont ainsi estimés. Les erreurs sur l'élaboration sont de une ou deux grandeurs, sur l'excrétion et la respiration de plusieurs ordres de grandeurs, de sorte que ces bilans ont surtout un objectif conventionnel.

3.3.3 - Rôle pédogénétique

Le rôle pédogénétique est globalement mieux connu. La population de Cîteaux développe un réseau de galeries de plus de 2 cm de diamètre, d'au moins 4,5 l de volume et de surface développée 5 m²/m² de surface. Le réseau réel est probablement double.

La production de fèces est en cours d'études in situ (travaux de KRETZSCHMAR) et permet une estimation temporaire présentée au tableau VII. Le poids de l'endentère a été obtenu par : $P_e = 0,175 \text{ pph} = 1,515 \text{ pf} = 1 \text{ ps/ Bps} = 50\% \text{ du pvs}$. Celui de l'endentère des animaux de Borculo a été estimé à partir de ces bases.

La production de turricules a été estimée à Cîteaux mais est difficilement extrapolable à Borculo, car elle dépend du tassement. En outre, des espèces peuvent se substituer à d'autres pour cette fonction si les anéciques sont insuffisants, ce qui pourrait être le cas à Borculo.

En conclusion, 300 t/ha à Cîteaux et 350 t/ha à Borculo de terre au moins traversent annuellement les tubes digestifs. En fait nos recherches améliorent les pré-cisions et montrent constamment que ces estimations sont par défaut. Les valeurs réelles pourraient être doubles.

3.3.4 - Rôle microbiologique

Nous avons montré que la microflore était largement stimulée par les structures et les mouvements entraînés par les lombriciens; il est beaucoup trop tôt pour connaître quantitativement cette influence qui a pu être illustrée pour la décomposition (50% du total), pour l'humification, la fixation d'azote (au moins 50% du total). Les lombriciens contribuent ainsi à modifier les flux d'azote et accélèrent les processus de décomposition-humification de façon très sensible.

B I B L I O G R A P H I E

- BHATNAGAR, T., 1975 - Lombriciens et humification : un aspect nouveau de l'incorporation microbienne d'azote induite par les vers de terre. In "Biodégradation et humification". Ed. Pierron, Sarreguemines, France, 169-182.
- BOUCHE, M.B., 1969a - L'échantillonnage des peuplements d'Oligochètes terricoles. In LAMOTTE et BOURLIERE "Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres". Ed. Masson & Cie, Paris, 273-287.
- BOUCHE, M.B., 1969b - Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de lombricidés. *Pedobiologia*, 9, 1/2, 26-34.
- BOUCHE, M.B., 1971 - Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. In BISSON "La vie dans les sols", Ed. Gauthiers-Villars, 187-209.
- BOUCHE, M.B., 1972a - Lombriciens de France. Ecologie et systématique. Ed. INRA, ann. zoo. - écol. ^{anim.}, numéro spécial 72.2, 1-671.
- BOUCHE, M.B., 1972b - Contribution à l'approche méthodologique de l'étude des biocénoses. II. Vers l'analyse quantitative globale des prairies. *Ann. zool. - écol. anim.*, 4, 4, 529-536.
- BOUCHE, M.B., et M. BEUGNOT, 1972c - Contribution à l'approche méthodologique des biocénoses. II. L'extraction des macro-éléments du sol par lavage-tamissage. *Ann. zool. - écol. anim.*, 4, 4, 537-544.
- BOUCHE, M.B., 1975a - Fonctions des lombriciens. III. Premières estimations quantitatives des stations françaises du P.B.I. Coll. biologie du sol, Montpellier, 27 mai - 2 juin 1973. *Rev. écol. biol. sol* 12, 1, 25-44
- BOUCHE, M.B., 1975b - Fonctions des lombriciens. V. Essais de codification des approximations successives. In "Progress in soil zoology", C.R. V^{ème} coll. int. zool. sol, éd. Academia, Prague, 583-592.
- BOUCHE, M.B., 1975c - Fonctions des lombriciens. IV. Corrections et utilisations des distorsions causés par les méthodes de capture. In "Progress in soil zoology", C.R. V^{ème} coll. int. Zool., éd. Académie, Prague, 571-582.
- BOUCHE, M.B., 1976a - Fonctions des lombriciens. I. Recherches françaises et résultats d'un programme forestier coopératif. R.C.P. - 40 - Bull. scient. Bourgogne, 30.

- BOUCHE, M.B., 1976b - Etude de la mobilité des invertébrés épigés prairiaux. I. Résultats généraux et géodrilologiques (Lumbricidae : Oligochaeta). Rev.écol.biol. sol, 13, 2, 261-286.
- BOUCHE, M.B., 1977 - Les oligochètes, recensement et fonctions (présent ouvrage).
- BOUCHE, M.B., sous presse a - Stratégies lombriciennes. C.R. VI^{ème} coll.int.Zool.sol, Uppsala, Suède, juin 1976.
- BOUCHE, M.B., sous presse b - Ecologie et paraécologie; peut-on estimer la contribution de la faune du sol aux cycles des éléments biogènes ? C.R. VI^{ème} coll.int.zool.sol, Uppsala, juin 1976.
- BOUCHE, M.B., sous presse c - Main earthworm functions : comparison between Europe and North America. C.R.Vth conf. microcommunities, Syracuse, N.Y., USA (oct.75)
- BOUCHE, M.B. et R.H.GARDNER, en préparation - Fonction des lombriciens. VII. methodological bias on earthworm estimates.
- BOUCHE, M.B. et A.KRETZSCHMAR, sous presse - R.E.A.L. : un modèle du rôle Ecologique et Agronomique des Lombriciens. C.R. VI^{ème} coll.int.Zool.sol, Uppsala, Suède, juin 1976.
- GOUNOT, J. et M.B. BOUCHE, 1974 - Modélisation de l'écosystème prairial : objectifs et méthodes. Bull.écol., 5, 4, 309-338.
- JOANNES, H., et A.KRETZSCHMAR, en préparation - Modélisation de la durée du transit intestinal appliqué au peuplement des lombriciens anéciques.
- KRETZSCHMAR, A, 1975 - 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, Univ. Tours, U.E.R. sci. exact.nat., 1-13.
- KRETZSCHMAR, A, sous presse a - Evaluation des coefficients de transformation entre les différentes caractéristiques pondérales de lombriciens d'une prairie permanente tempérée. 2^{ème} coll. Europ. Annél. sol, Jaca, 1-5 septembre 1975.
- KRETZSCHMAR, A, sous presse b - Etude du transit intestinal des lombriciens anéciques. I. Méthode d'acquisition des données in situ et traitement statistique C.R. VI^{ème} coll.int.zool., Uppsala, Suède, Juin 1976.
- KRETZSCHMAR, A, en préparation - Quantifications écologiques des galeries de lombriciens. Technique et premières estimations.
- RICOU, G, - P.B.I. - Le Haras du Pin. Laboratoire de Zoologie INRA Rouen. 1972, N°1 - 1973, N°2 - 1974, N°3.

Stations	Techniques	Prélevats			Nombre de prélevats par date	Nombre de dates
		surface dm ²	profondeur cm	volume dm ³		
C	fo	50	-	-	20	11
C	fo	50	-	-	4	113
C	fo-bl ₂₀	6,25	0 à 20	12,5	10	11
C	fo-bl ₂₀	6,25	0 à 20	12,5	4	3
C	fo-bl ₂₀	10,00	0 à 20	20,0	4	110
C	bl ₂₀	25	0 à 20	50,0	10	3
C	bl ₂₀₋₄₀	12,5	20 à 40	25,0	10	3
C	bl ₄₀₋₆₀	12,5	40 à 60	25,0	10	3
C	bl ₆₀	6,25	0 à 60	37,5	4	3
C	bl ₆₀	10,00	0 à 60	60,0	4	110
B	bm ₇ -fo	10,00	0 à 7	7,0	12	54
C	pots-piège		0	0	25	continu

tableau I Mode de collecte des échantillons à Borculo (B) et à Cîteaux (C).
 Les techniques sont celles de l'extraction éthologique au formol (fo), à la bêche suivie du lavage (bl) ou du tri manuel (bm). Chaque échantillon est constitué d'une série de prélevats de surfaces et de profondeurs variables et de répétitions à des dates variables (nombre par date).

Nom	Borculo	Cîteaux	Abréviation
<u>Nicodrilus caliginosus caliginosus</u> Sav.	21,1 %	3,06	<u>N. caliginosus</u>
<u>Nicodrilus tuberculatus</u> Eisen (1)	0,49	-	<u>N. tuberculatus</u>
<u>Nicodrilus giardi giardi</u> Ribaucourt (2)	10,90	-	<u>N. giardi</u>
<u>Nicodrilus longus longus</u> Ude	-	5,89	<u>N. longus</u>
<u>Nicodrilus nocturnus</u> Evans var. <u>cistercianus</u> B.	-	4,37	<u>N. nocturnus</u>
<u>Nicodrilus larvae incertae species</u>	-	39,84	<u>N. larve</u>
<u>Allolobophora icterica icterica</u> Sav.	14,64	7,07	<u>A. icterica</u>
<u>Allolobophora chlorotica chlorotica</u> Sav. var. <u>typicus</u>	19,98	0,03	<u>A. chlorotica</u>
<u>Allolobophora chlorotica chlorotica</u> Sav. var. <u>anatomicus</u> Dugès (3)	22,83	0,46	<u>A. anatomicus</u>
<u>Allolobophora rosea rosea</u> Sav.	0,34	5,21	<u>A. rosea</u>
<u>Allolobophora larvae incertae species</u>	-	11,67	<u>A. larve</u>
<u>Lumbricus castaneus castaneus</u> Sav.	0,36	16,57	<u>L. castaneus</u>
<u>Lumbricus castaneus castaneus</u> Sav. var. <u>disjonctus</u> Tetry	0,06	-	<u>L. disjonctus</u>
<u>Lumbricus rubellus rubellus</u> Sav.	0,09	-	<u>L. rubellus</u>
<u>Lumbricus terrestris</u> L. (em. Sims) (4)	1,64	0,58	<u>L. terrestris</u>
<u>Lumbricus festivus</u> Sav.	0,23	-	<u>L. festivus</u>
<u>Lumbricus larvae incertae species</u>	1,26	1,09	<u>L. larve</u>
<u>Dendrobaena mammalis</u> Sav.	0,39	0,06	<u>D. mammalis</u>
<u>Dendrobaena octaedra</u> Sav.	-	ξ	<u>D. octaedra</u>
<u>Eiseniella tetraedra</u>	0,14	-	<u>E. tetraedra</u>
<u>Haplotaxis gordioides</u>	-	ε	<u>H. gordioides</u>
Indéterminables	2,41	4,15	Indéterminables

tableau II → Caractéristiques fauniques de deux échantillons P.B.I.-prairies.

Les pourcentages sont calculés sur les dénombrements observés, toutes techniques, dates et prélèvements confondus, c'est-à-dire sur les nombres totaux de captures. (1) syn. N. caliginosus altemisetosus B. ; (2) syn. : N. terrestris terrestris Sav. 1826 (non 1820) ; (3) : forme albinique ; (4) : syn. : L. herculeus Sav.

	Na %	Na/Nb	Nb %	Cocons	% postembryons/horizon			Si
					0 - 20	20 - 40	40 - 60	
<u>L. castaneus</u>	43,0	4,07	10,59	220,1	94,8	3,7	1,5	0,405
<u>D. mammalis</u>	0,4	6,70	> 0,1	-	€	£	£	£
<u>Epigés</u>	43,4	4,09	10,60	220,1	94,8	3,7	1,5	-
<u>L. terrestris</u>	0	-	0,58	-	N.E.	N.E.	N.E.	-
<u>N. longus</u>	4,4	0,39	11,18	-	64,29	24,11	11,62	0,289
<u>N. nocturnus</u>	7,6	1,50	5,08	-	68,82	23,99	8,15	0,487
<u>N. larve</u>	24,6	0,69	35,89	-	77,99	17,34	4,67	0,242
<u>Anéciques</u>	36,6	0,70	52,15	70,7	73,96	19,57	6,50	0,283
<u>N. caliginosus</u>								
<u>Epiendogé</u>	9,6	4,38	2,19	123,0	86,8	9,1	3,4	0,667
<u>A. icterica</u>	2,8	0,17	16,42	-	75,5	16,9	7,7	0,154
<u>A. rosea</u>	3,7	0,66	5,63	-	84,4	10,2	4,8	0,226
<u>A. chlorotica</u>	0,3	0,58	0,52	-	N.E.	N.E.	N.E.	N.E.
<u>A. larves</u>	3,5	0,27	13,02	-	89,2	8,2	2,6	0,203
<u>Endogés</u>	10,3	0,28	35,59	20,9	82,1	12,6	5,35	0,184
Total	100 %		100 %	71,2				

Tableau III - Dénombrements relatifs à Cîteaux : pourcentage des différentes espèces dans le peuplement total apprécié par pot-piège (Na) et par la méthode bl₆₀ (Nb). Rapport Na/Nb. Pourcentage des individus capturés dans chaque horizon par rapport à leur population. Pourcentage des cocons par rapport aux post-embryons du même groupe. Si (= indice de sensibilité), rapport du nombre d'individus capturés par la méthode fo à ceux recensés par le procédé bl₆₀.

C I T E A U X								B O R C U L O						
	Espèces	Fo		Bl ₆₀		pfo _{1,2} ♂ pbl ₆₀	% Bl ₆₀	Espèces	bm ₇ -fo		calculé		pbm ₇ -fo ♂ pc	% pc
		pvh	pvs	pvh	pvs				ppfo	pvs	ppfc	pvsc		
Epigés	<u>L. castaneus</u>	2 007	281	4 678	655	2,33	2,83	<u>D. mammalis</u> <u>L. castaneus</u> <u>L. disjunctus</u> <u>L. rubellus</u>	242	30	564	71	2,33	0,27
Epiendogés	<u>N. caliginosus</u>	773	108	1 404	196	1,81	0,85	<u>N. caliginosus</u> <u>E. tetraedra</u> <u>A. chlorotica</u>	12 770	1 596	10 155	2 394	1,50	9,24
Endogés	<u>A. rosea</u> <u>A. icterica</u> <u>A. larve</u> Total	818 3 478 898 5 193	114 487 126 727	3 104 26 792 4 947 34 843	435 3 751 693 4 878	3,79 7,70 5,50 6,70	1,88 16,24 3,00 21,12	<u>A. rosea</u> <u>A. icterica</u> <u>A. anatomicus</u> <u>A. tuberculatus</u>	22 585	2 823	112 925	14 116	5,00	54,50
Anéciques	<u>N. nocturnus</u> <u>N. longus</u> <u>N. anéciques</u> Total	11 920 15 440 15 947 43 307	1 668 2 161 2 233 6 063	24 773 49 724 47 680 122 178	3 468 6 961 6 675 17 105	2,08 3,22 2,99 2,82	15,02 30,14 28,90 74,06	<u>N. giardi</u>	21 864	2 733	65 592	8 199	3,00	31,64
Reste	<u>D. mammalis</u> <u>H. gordioides</u> <u>L. terrestris</u> etc. 1,14%	585	82	1 859	260	3,17	1,14	<u>L. terrestris</u>	3 802	483	8 958	1 125	2,33	4,30
Total général		51 865	726	104 963	23 095	3,18	100,00	Total	61 323	7 605	207 634	25 905	3,38	100,00

Tableau IV - Estimation des biomasses en mg/m²

Légende - p = poids
v = tube digestif vide
s = sec
o = observé
pvh = poids frais vide
pvs = poids sec vide
ppfo = poids plein de formol
pvhc = poids frais, tube digestif vide, corrigé.

pvsc = poids sec, tube digestif vide, corrigé
Fo = méthode formol
Bl₆₀ = méthode absolue (bêche à - 60cm)
Σ = coefficient de transformation

CONSTANTES

<u>Tissulaires</u> :	C	=	0,47 pvs
	N	=	0,105 pvs
	Protéines	=	0,656 pvs
	Kcal	=	5,1 pvs
<u>Excrétion</u> :	1 g Urée	=	2,53 Kcal = 0,4 N = 0,2 C
	1 g ammoniacque	=	4,137 Kcal = 28/60 N = 0,467 N = 0,0 C
	1 g protéines	=	4,1 Kcal = 0,16 N = 0,47 C
	1 g CO ₃ Ca	=	"0 Kcal" = 0,0 N = 0,12 C = 0,4 C _a
<u>Respiration</u> :	1 l O ₂	=	4,825 Kcal (à QR = 8,2)

EMANATION

Elaboration (B = biomasse)

cadavres + cocons	:	épigés 2 x B ; épiendogés ...
amputats	:	épigés = 0 ; épiendogés 0,1 B
	:	endogés = 0,05 B ; anéciques = 0,1 B

Excrétion (en grammes/an)

ammoniacque cutanée	:	182 x 10 ⁻⁴ x pvs
intestinale	:	1,6 fois la cutanée
urée cutanée	:	26 x 10 ⁻² x pvs
intestinale	:	0,28 x excrétion cutanée
mucus protéique	:	69 x 10 ⁻² x pvs

Respiration

QR physiologique	:	0,82 ; QR "observé" = 0,82 (différence = CO ₃ Ca)
respiration en l/an	:	épigés = 4,69 l O ₂ x g pvs
	:	épiendogés = 2,82 l O ₂ x g pvs
	:	endogés = 2,82 l O ₂ x g pvs
	:	anéciques = 1,88 l O ₂ x g pvs

Tableau V - Constantes et coefficients utilisés

		CITEAUX								BORCULO									
Unités		ml ou mg/m ² /an				Kcal/m ² /an	mg/m ² /an			ml ou mg/m ² /an				Kcal/m ² /an	mg/m ² /an				
Eléments		tissus					énergie	N	C	Ca	tissus					énergie	N	C	Ca
groupes		épigés	épiendogés	endogés	anéciques	total					épigés	épiendogés	endogés	anéciques	total				
Elaboration	cadavres + cocons	1310	392	6341	15395	23705	-	-	-	-	142	4708	18351	7379	32910	-	-	-	-
	amputés	0	20	24	1540	1602	-	-	-	-	0	239	706	819	1764	-	-	-	-
Total						25307	129,01	2057	11894	?					34574	176,84	3641	16297	-
Excrétion	NH ₄ OH intestinale	-	-	-	-	672	2,78	314	0	-	-	-	-	-	754	3,12	352	0	-
	cutanée	-	-	-	-	420	1,74	196	0	-	-	-	-	-	472	1,95	220	0	-
	Urée intestinale	-	-	-	-	1665	4,22	667	334	-	-	-	-	-	1871	4,73	748	375	-
	cutanée	-	-	-	-	6006	15,19	2402	1201	-	-	-	-	-	6735	17,04	2694	1347	-
	Mucus	-	-	-	-	15935	65,34	2550	7490	-	-	-	-	-	17875	73,29	2660	8401	-
	CO ₃ Ca	-	-	-	-	8520	-	-	1022	3408	-	-	-	-	11149	-	-	1347	4460
Respiration	O ₂	3072	553	13756	32157	49538	239,02	-	-	-	333	6751	39807	15395	62285	300,5	-	-	-
	CO ₂	-	-	-	-	38640	-	-	-	-	-	-	-	-	48583	-	-	-	-
Emanation totale							457,30	8786	21941	3408						577,40	10515	27767	4460

Tableau VI : Estimation des principaux flux métaboliques des lombriciens dans les prairies POI

Catégories	Nombre de transit par jour (moyenne approxi- mative)	Nombre de jours d'activité	Nombre de transits par an	Cîteaux		Borculo
				transit Tt g/m2/an	dont turricules g/m2/an	g/m2/an
Epigés	3	250	840	550	=	60
Epiendogés	4	280	1120	200	=	2442
Endogés	6	320	1920	9366	=	24280
Anéciques	4	280	1120	20868	7415	8264
Total				<u>30984</u>		<u>35150</u>

Tableau VII - Bilan de la terre transitant par an dans le tube digestif des lombriciens