Acta Œcologica
Œcol. Gener., 1982, Vol. 3, n° 1, p. 127-154.

EXEMPLAIRE RÉSERVÉ

Écosystème prairial

4.3. Un exemple d'activité animale : le rôle des lombriciens (*)

Marcel B. Bouché
Laboratoire de zooécologie du sol, CEPE,
BP 5051 Route de Mende, 34033 Montpellier.

RÉSUMÉ

Après une brève présentation des animaux de la prairie, les rôles remplis par les lombriciens sont décrits à partir de données récentes fondées sur des techniques souvent originales. L'ensemble des connaissances pris en compte est référé aux possibilités de mesures de phénomènes. En particulier, la mesure en conditions naturelles de la température corporelle et des flux métaboliques *C* et *N* est indiquée. L'intégration de ces connaissances, au niveau des peuplements lombriciens, de l'écosystème prairial ou d'un usage généralisé, possible grâce à divers modes (modèle, extrapolation) est discutée.

MOTS-CLÉS : *Lombriciens (vers de terre, Annelida) - Prairie - Fonctions écologiques - Rôle pédogénétique - Cycle C et N.*

SUMMARY

After a short presentation of the animals living in grasslands, the roles of earthworms are described with new data gathered by techniques, often original. The whole considered knowledges are always refered to the actual possibilities to mesure phenomena. Particularly, the mesures, in natural conditions of body temperature and *C* and *N* metabolic fluxes, are described. The integration of these knowledges (into the various levels of earthworms community, of grassland ecosystem or for a general use) possible thanks to various methods (model, extrapolation) is discussed.

KEY-WORDS: *Earthworms (Annelida) - Grassland - Ecological roles - Pedogenesis - Carbon and Nitrogen cycles.*

1. — LA FAUNE PRAIRIALE

1.1. La faune en prairie

La faune des prairies comporte de très nombreuses composantes. Certaines sont visibles et donc familières : c'est la faune épigée (vivant au-dessus du sol). D'abord le bétail qui est souvent la raison d'être des prairies. La déforestation et l'organisation du paysage ont considérablement augmenté les surfaces en herbes.

(*) Cet article fait partie d'un travail collectif formant le fascicule 1 du volume 3 d'*Acta Œcologica, Œcologia generalis.*

Acta Œcologica/Œcologia Generalis, 0243-766X/1982/127/$ 5.00/© Gauthier-Villars

L'action conjointe de l'homme et du bétail non seulement crée la plupart des prairies mais encore les module : la composition floristique et en partie faunistique varie entre prairies de fauche et pâtures. Déjà moins familiers sont les multiples animaux sauvages épigés : oiseaux, quantitativement négligeables, insectes, arachnides et mollusques auxquels s'ajoutent quelques micromammifères tel le campagnol, dont l'action peut ne pas être négligeable. A partir de la surface du sol commence le monde endogé, très peu connu même des spécialistes, car il est très difficile de se représenter spatialement le pullulement, le mode de vie, le comportement d'animaux invisibles la plupart du temps. Dans ce monde animal, et sans tenir compte des protozoaires relevant de la microbiologie, dominent numériquement les nématodes, pondéralement les lombriciens (ou vers de terre) alors que des groupes comme les enchytraeides (annélides) ou les acariens et collemboles (arthropodes) sont loin d'être négligeables. La faune endogée est beaucoup plus diverse car il s'y ajoute une foule de groupes plus ou moins rares ou circonstanciels, de la taupe, qui peut jouer un grand rôle, aux rotifères, aux protoures, aux haplotaxides, etc... Cette faune prairiale est extrêmement diverse. C'est par centaines que l'on compte les espèces de certains groupes tels les collemboles, les insectes épigés, les nématodes et les acariens d'une même prairie. Cette diversité des espèces recouvre une diversité des fonctions, des habitats, des stratégies alimentaires; chaque espèce ou parfois chaque stade, chaque classe de poids, a sa propre place et les simplifications souvent abusives qui ont été effectuées dans les études holistiques masquent une cruelle ignorance : dans certains groupes les espèces restent à découvrir, dans la plupart, notre connaissance de leur fonction reste extrêmement fruste pour ne pas dire nulle.

Pour illustrer les ordres de grandeur de la faune spontanée prairiale, nous pouvons retenir les chiffres établis par RICOU (1974, 1978 *a*) :

		Nb/m²	Biomasse g *p.s.*/m²
Macrofaune épigée et hypogée.....		200	3,1
Nématodes	épigés	28 000	≃ 7,0 (1)
	hypogés.....	35×10^6	
Microarthropodes		70 000	≃ 5,0
Lombriciens		180	25,9

(1) Recalculé en utilisant les données de NIELSE (1961).

Bien qu'il manque à ce bilan les Enchytraeidae (qui peuvent être de l'ordre de 40 000 individus avec une biomasse sèche de 600 mg/m²) et divers groupes mineurs ces ordres de grandeur donnent de bonnes approximations (le nombre de lombriciens est cependant sous-estimé car il ne comporte notamment pas les cocons) (cf. § 2.1.).

1.2. CHOIX DES LOMBRICIENS

Plusieurs compartiments animaux sont importants au plan des échanges trophoénergétiques : bétail, nématodes, lombriciens et probablement en second lieu micro-

arthropodes, micromammifères, enchytraeides, insectes. Tous jouent des rôles régulateurs divers tels les prédateurs ou parasites sur les autres éléments vivants, tel le bétail sur l'herbe, tels les lombriciens sur les microorganismes.

Le bétail constitue un compartiment très particulier, car il n'est pas le résultat d'une régulation du système prairial seul mais aussi celui du système socio-économique et technique. Ainsi, même en période de pâturage, l'alimentation du bétail est souvent complétée... ce qui peut conduire à des imports d'éléments biogènes (phosphore notamment). La fenaison constitue un autre type de prélèvements du système homme-bétail. Les connaissances zootechniques permettent de calculer grosso-modo les échanges du système avec la prairie alors que les autres composantes spontanées doivent boucler toute l'année leur budget tropho-énergétique *dans* le seul système prairial.

Parmi les autres composantes animales de la prairie, le rôle des lombriciens a été retenu comme compartiment animal principal pour plusieurs raisons :

1) les objectifs antérieurs du laboratoire, étudiant ces animaux en recherches prairiales depuis 1965, visaient déjà à établir le rôle écologique et agronomique des lombriciens;

2) première biomasse animale spontanée de la prairie, les lombriciens jouent un rôle catalytique essentiel notamment en raison des pédozoostructures qu'ils créent : cette action originale touche directement tous les autres composants majeurs du système prairial : sol, plantes, microorganismes;

3) la diversité spécifique qui caractérise les insectes, nématodes et acariens est ici beaucoup moindre et pratiquement les lombriciens peuvent être « réduits » à trois grandes catégories écologiques.

Il va de soi qu'un tel choix très restrictif, largement circonstanciel, n'est pas justifiable à terme; au fur et à mesure des progrès il deviendra nécessaire de prendre en compte les autres composants animaux.

1.3. Études antérieures

Les recherches conduites par l'auteur sur les lombriciens dans *leur* environnement (= écologie) sont poursuivies depuis 1965. Celles-ci furent marquées à l'origine par trois faits :

1) la médiocrité des connaissances,

2) le Programme Biologique International (P. B. I.),

3) le contexte socio-économique, surtout rural.

La médiocrité des connaissances était générale, aux plans fondamental, méthodologique et appliqué. Malgré les travaux sporadiques de nombreux devanciers, dont le plus prestigieux est Darwin (1837, 1881, 1882), on ne connaissait en France que peu de choses sur les espèces présentes (faune) et rien de quantitatif sur leurs rôles. La quantification, à commencer par celle des populations, se heurtait à l'absence de méthodes réalisables et fiables.

Lors d'un bref séjour au laboratoire de John Satchell en Grande-Bretagne, j'appris l'existence du P. B. I. qui s'efforçait de décrire le fonctionnement des principaux écosystèmes terrestres. Un tel contexte permettait d'inscrire une étude fondamentale sur le rôle des lombriciens dont on pouvait prévoir l'importance dans l'écosystème.

Connaître le rôle agronomique des lombriciens ne peut, à l'inverse de la plupart des recherches agronomiques, partir d'un aspect appliqué direct : ces animaux ne sont ni une spéculation ni des ravageurs. Ils sont un facteur de production dont le rôle doit être précisé : étude écologique fondamentale et appréciation agronomique se confondent. Il fallait donc choisir un milieu stable permettant une étude de longue durée mais aussi représentatif de surfaces à production économiquement importantes : la prairie à *Lolio-cynosuretum* de Cîteaux répondait à ce critère; quoique le P. B. I. en France ne fut initialement que forestier (programme R. C. P.-40 et R. C. P.-165), elle devint notre station de référence. Plus tard, la prairie de Borculo en Normandie intégrée au P. B. I., devint également un site de nos études (BOUCHÉ, 1979).

Si le P. B. I. fut un excellent moyen de réunir des chercheurs, ses objectifs étaient, pour les lombriciens, totalement inadaptés en raison de la médiocrité initiale de nos connaissances : il était utopique d'espérer un bilan énergétique écologiquement sérieux d'animaux que l'on ne connaissait pratiquement pas dans *leur* milieu. C'est pourquoi, contrairement à beaucoup d'autres études P. B. I., priorité fut donnée au développement des bases : reconnaissance des espèces, caractérisation de leurs rôles, quantification des peuplements, développement de techniques et méthodes. Avant que le groupe Casimir ne s'organise certains préalables furent donc acquis : une connaissance de la faune, de l'environnement de chaque espèce et de l'histoire qui avait présidé à l'organisation des synusies locales (BOUCHÉ, 1972 *a*); un classement des multiples taxons dans un système écologique fonctionnel commun grâce à l'interprétation morphologique (BOUCHÉ, 1971, 1972 *a*); une quantification effective des populations par lavage-tamisage automatique des sols (BOUCHÉ, 1969, 1972 *a*) extrapolable sous réserve à d'autres méthodes de quantification (BOUCHÉ, 1978) et utilisable comme indice d'activité (BOUCHÉ, 1975 *a*). Enfin, de nombreux chercheurs avant et durant le P. B. I. avaient réuni une information importante sur le rôle des lombriciens (par exemple : DARWIN, 1837, 1881; MULLER, 1878; STOCKLI, 1928; DREIDAX, 1931; GRAFF, 1964, 1967; PEREL & SOKOLOV, 1964; SATCHELL, 1967; ZICSI, 1969).

1.4. RECHERCHES GÉODRILOLOGIQUES DE CASIMIR

Les prémices de l'étude du rôle des lombriciens étant fondés il devenait nécessaire de lier ces recherches avec les études sur les principales autres composantes de l'écosystème prairial (voir GOUNOT, chap. I, ce numéro). Nécessaire était l'établissement de ces relations au plan fondamental mais aussi au plan environnemental, si l'on voulait mieux comprendre les règles de conservation et les transferts de contaminants. Si des recherches sur la pratique agricole en prairie devaient être prises en compte (tel l'essai de pesticides : BOUCHÉ & BEUGNOT, 1979) il y avait priorité pour l'intégration des connaissances fondamentales sur la prairie en vue de futures interprétations écologiques et économiques; d'où l'importance du groupe Casimir.

Toutefois les études géodrilologiques prairiales n'étaient pas équilibrées. Si les aspects zoologiques étaient assis, l'écophysiologie était inexistante, l'approche microbiologique inadaptée (conceptuellement et matériellement) et la pédozoologie balbutiante. S'il y avait nécessité d'une formalisation conceptuelle pour réunir et comparer les quelques pièces du puzzle déjà acquises, la priorité au développement de méthodes d'exploration (découverte de phénomènes) et de quantification écologique était maintenue.

Si certains ont extrapolé, sans contrôle, des données physiologiques de labo-

ratoire acquises dans des conditions écologiques incertaines à des peuplements de structure et de niveau mal connus par une démarche para-écologique, la mesure effective des phénomènes se produisant dans les prairies concrètes (démarches écologiques) requiert et nécessite toujours un grand effort méthodologique (BOUCHÉ, 1977 *b*). Toutefois, il est utopique de chercher systématiquement une estimation correcte de paramètres inaccessibles dans le court et le moyen terme : le groupe Casimir fonctionnant sur une base interdisciplinaire, il fut très tôt nécessaire d'échanger une information, même préliminaire ou/et incertaine, afin, dans une démarche d'approximations successives, de tendre au plus près à une description réaliste des phénomènes (voir conclusion).

2. — LES ACTEURS ET LEURS ACTES

2.1. LES ACTEURS

2.1.1. *Leur diversité*

Les lombriciens présentent une très grande diversité surtout dans le midi de la France où la très riche faune qui s'est diversifiée au cours des événements du tertiaire a survécu au quaternaire. L'homme a déforesté une grande partie de notre territoire en augmentant considérablement la surface ouverte prairiale ou cultivée. La prairie a ainsi hérité d'une faune forestière qui fut perturbée en faveur notamment des lombriciens de clairière. Peu d'espèces disparurent car seules celles inféodées aux troncs morts ou à une litière spécifique ont été éliminées.

Dans une prairie donnée il y a entre 7 et 10 espèces lombriciennes, ce qui n'est pas élevé. Ces espèces sont présentes dans le milieu en raison de leur aptitude à y prospérer mais *aussi* parce qu'elles y sont parvenues à la suite d'une longue histoire. En raison du très faible pouvoir migrateur des lombriciens, il y a une très grande adaptation locale (le brassage génétique étant relativement faible face à la sélection) de taxons reflétant le passé du territoire; cependant, rien n'indique que les lignées les plus favorables à l'activité d'un sol donné ont pu toujours le coloniser.

Notons que le matériel n'est pas toujours favorable à l'analyse quantitative des peuplements du point de vue de l'efficacité des recherches : la taxonomie est établie sur la morphologie des adultes et les formes juvéniles où les cocons d'espèces proches écologiquement ou/et taxonomiquement ne peuvent pratiquement pas être discernés; ceci obscurcit les résultats notamment pour l'analyse démographique.

2.1.2. *Les groupes fonctionnels*

S'il y a peu d'espèces dans un milieu donné, il y a par contre nombre de formes entre stations différentes. Nous ne savons d'ailleurs rien des vraies espèces (BOUCHÉ, 1972 *a*) et les adaptations locales sont nombreuses. Cet aspect systématique (c'est-à-dire historico-adaptatif) n'est cependant pas essentiel à l'objectif fonctionnel de Casimir : c'est la définition de groupes fonctionnels, les catégories écologiques, qui est importante.

L'étude de la morphologie, c'est-à-dire des organes et de leur forme, nous renseigne *d'abord* sur la fonction des lombriciens car il est évident que les animaux vivent actuellement et ne doivent leur maintien que grâce à une adaptation à *leur* milieu. De ce point de vue, la morphologie d'un animal est en quelque sorte le complémentaire de la structure du milieu qui l'environne. La définition de catégories écolo-

giques (BOUCHÉ, 1971) s'appuyait donc sur les critères morphologiques traduisant des fonctions chez les lombriciens, ces fonctions étant souvent en rapport avec la distribution verticale dans le sol mais celle-ci, à la différence de la morphologie, peut être perturbée : la morphologie indique plus sûrement la fonction écologique des lombriciens qu'une observation extemporanée.

Pour des raisons essentiellement épistémologiques, la morphologie a surtout été interprétée pour débrouiller l'histoire évolutive des lombriciens. C'est effectivement possible, l'évolution se faisant par étapes relativement progressives qui peuvent être parfois décryptées sur les caractères des organes. C'est ce qui fut montré et prouvé (grâce à la chorologie et la paléogéographie) pour quelques lignées favorables de *Scherotheca*, *Prosellodrilus* et peut-être *Lumbricus* (BOUCHÉ, 1972 *a*). Toutefois, cette interprétation, qui laisse une si faible part à la systématique (le passé) et reconnaît d'abord l'adaptation à l'actuel (l'écologie : leur milieu), ne pouvait convaincre les taxonomistes classiques travaillant sur animaux morts loin de leur milieu... d'ailleurs souvent inconnu. C'est pourquoi la réinterprétation morphologique par l'analyse multivariée de l'ensemble des caractères des lombriciens de France faite dans une perspective taxonomique par SIMS (1980) est importante : elle aboutit d'abord aux catégories écologiques (BOUCHÉ, 1980 *a*).

Ces catégories permettent de reconnaître trois pôles adaptatifs-évolutifs où, quelle que soit l'origine historique (= le taxon) d'un peuplement, il est possible de situer une population (= collection d'individus rattachés localement à une espèce) :

Pôle 1 : les endogés. Formes vivant dans des galeries sub-horizontales, consommant généralement et typiquement de la terre à des profondeurs de 0 à 60 cm : apigmentés, musculature dissépimentaire subtransversale, néphridies alignées, typiquement avec léthargie sans vraie diapause (quiescence, para-diapause), etc.

Pôle 2 : les anéciques. Formes vivant dans des galeries sub-verticales, de taille parfois grande, consommant typiquement de la litière la nuit en surface mais aussi du sol; vivant jusqu'à 6 m de profondeur pour certaines, pigmentées de brun sombre, à musculature dissépimentaire infundibuliforme, à néphridiopores en solfège, typiquement avec une léthargie en diapause.

Pôle 3 : les épigés. Formes vivant dans la fraction superficielle organique du sol, de petite taille, à reproduction élevée, pigmentées de rouge brun (parfois vert) par homochromie avec l'environnement visuel de surface, néphridiopores en solfège, résistance estivale sous forme de nombreux cocons pondus comme cela est illustré par la population de *Lumbricus castaneus*, épigés des bouses de vache de Cîteaux (fig. 1).

Une quatrième dimension est à prendre en compte fréquemment : l'adaptation à l'humidité (ou à l'inverse à la sécheresse) avec des caractères propres (BOUCHÉ, 1971) et parfois très spécialisés (respiration caudale, soies proportionnellement importantes, etc.), mais cette quatrième dimension est une différence *entre* prairies, alors que les trois premières distinguent les fonctions d'espèces cohabitant *dans une même prairie*.

L'intérêt des catégories écologiques est très grand car il caractérise des stratégies adaptatives vers lesquelles ont convergé des lignées parfois fort distantes taxonomiquement mais proche fonctionnellement (BOUCHÉ, 1977 *a*). Il devient possible d'extrapoler des résultats obtenus sur certaines espèces à d'autres vivant en d'autres lieux mais faisant même fonction. Ce concept est indépendant des unités taxonomiques : on trouve, au niveau des familles, des genres ou des espèces, des sous-unités

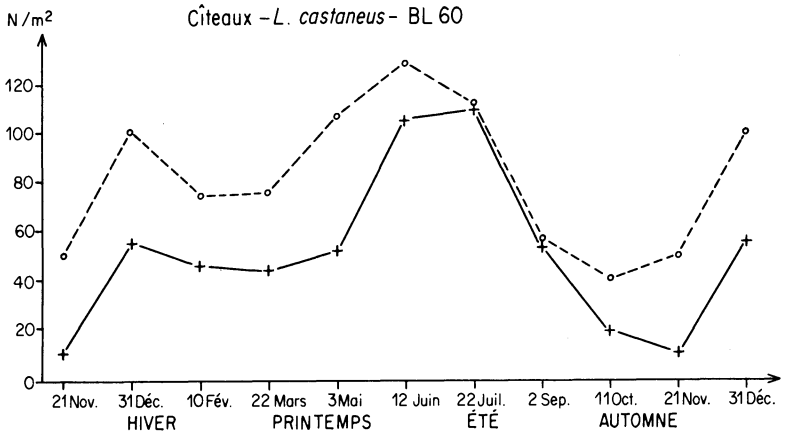

FIG. 1. — Variations annuelles (moyennes sur 3 ans) du nombre total (tirets) et des cocons seuls (trait plein) de l'épigé *Lumbricus castaneus* dans la prairie de Cîteaux. Notez la résistance uniquement sous forme de cocon en été.

appartenant à des catégories différentes. Nous nous servirons des trois catégories écologiques majeures : épigés, endogés et anéciques pour rapporter les résultats ayant trait aux fonctions des lombriciens. Il faut toutefois se souvenir que la place des lombriciens n'est pas simple et peut se situer *entre* ces trois pôles soit que l'espèce ait une activité intermédiaire, tel l'épi-endogé *Allolobophora chlorotica chlorotica* forme verte, soit que l'espèce adopte au cours de son évolution et de circonstances deux modes de vie, tel *Lumbricus terrestris* L. (épi-anécique). Le groupe des endogés, lui-même complexe peut être enfin subdivisé (LAVELLE, 1979). Enfin, il y a un certain partage des ressources et des modes de vie entre animaux d'une même espèce suivant leur stade (FERRIÈRE, 1980) ou leur taille (LAVELLE, 1981). Dans tous les cas, la morphologie reflète ces ambivalences.

2.1.3. *Le niveau d'activité*

Si, en s'appuyant sur une étude morpho-fonctionnelle, il est possible de reconnaître la nature des fonctions remplies par une espèce lombricienne dans une prairie donnée, ceci ne nous renseigne pas sur l'importance et la chronologie de ces fonctions. Il est évident que cette importance dépend de la quantité de cette espèce (niveau de population) présente dans le milieu et de l'activité fonctionnelle de la bioquantité en cause.

La quantification du niveau des populations, complétée par l'étude de la structure de celles-ci (analyse en stades, classes de poids, etc...) nécessaire pour les études démographiques (cf. § 2.2.1.) et pour reconnaître, au besoin, des différences fonctionnelles entre stades (cf. § 2.3.1.) est une opération difficile et même très lourde. Elle a rarement été conduite correctement faute de moyens. Une révision des méthodes d'acquisition de l'information en ce domaine est faite par BOUCHÉ & GARDNER (*in litt.*). Celle-ci montre que seul un prélèvement de sol, suivi d'un lavage éliminant des particules fines et d'un tri manuel attentif, permet d'obtenir une image correcte du peuplement contenu dans les prélevats. Encore faut-il que ces prélevats explorent

tout le profil occupé par les lombriciens, c'est-à-dire souvent 1,50 m de profondeur ! En pratique, on se limite à − 60 cm ce qui n'entraîne qu'une perte de 4,5 % des anéciques et d'une très faible quantité des endogés. Il y a encore des pertes par défaut du tri manuel — probablement perfectible — et des pertes lors des calculs : la simple attribution au prorata des individus non identifiés nous a conduit à une perte atteignant 8 % pour certains taxons (en moyenne seulement 0,5 % de perte pour l'ensemble). Globalement, les pertes, toujours par défaut et pour la catégorie écologique des anéciques, sont de l'ordre de 10 % avec une méthode très lourde obligeant à des creusements à − 60 cm ! ce qui limite considérablement le nombre de prélevats constituant l'échantillon et oblige à une automatisation des opérations (BOUCHÉ & BEUGNOT, 1972). Le tri manuel, toujours très employé, sous-estime les petits individus et cocons; ceci peut être corrigé par un lavage-tamisage partiel (GÉRARD, 1967; LAVELLE, 1978). Mais la plupart des auteurs ont préféré des méthodes éthologiques en mettant en jeu plusieurs produits chimiques (permanganate de potassium, formol, etc.) ou phénomènes physiques (électricité, chaleur) pour expulser hors du sol les lombriciens. Le rendement du meilleur procédé, l'extraction au formol, reste en moyenne dérisoire (tableau I) car il dépend de l'activité motrice et de la « sensibilité » (aptitude à se dégager, exposition au facteur expulsif) de l'espèce.

TABLEAU I

Pourcentage moyen d'efficacité par rapport à la méthode bêche-lavage 0-60 cm (= 100 %!) des méthodes fo (= méthode formol) et fo, bl_{20} (= formol + lavage-tamisage sur − 20 cm).

Nombre		Catégories écologiques			
		Anéciques	Endogés	Épigés	Peuplement
Postembryons + cocons	*fo*	17,59	13,86	13,67	16,24
	fo, bl_{20} ..	83,21	82,45	72,11	82,31
Postembryons	*fo*	27,29	16,47	40,87	25,70
	fo, bl_{20} ..	81,77	78,97	59,31	79,37

Biomasse		Catégories écologiques			
		Anéciques	Endogés	Épigés	Peuplement
Postembryons + cocons	*fo*	34,54	14,58	41,54	30,65
	fo, bl_{20} ..	85,69	74,71	67,02	83,09
Postembryons	*fo*	35,68	14,69	44,29	30,96
	fo, bl_{20} ..	85,69	74,64	65,75	82,97

Une technique intermédiaire a été proposée (BOUCHÉ, 1969) en utilisant à la fois la migration d'animaux quittant les couches profondes par procédés étholo-

giques et le prélèvement physique réduit aux 20 cm superficiels (= méthode physico-chimique). Son rendement est meilleur (tableau I) que le procédé éthologique et le travail de terrassement (ainsi que la perturbation) est réduit au tiers. Comme pour la méthode précédente, mais à un moindre degré, la sous-estimation par défaut dépend des catégories écologiques c'est-à-dire des modes de vie exposant les espèces à une plus ou moins grande sensibilité.

Dernière possibilité, utiliser une méthode légère, du type éthologique par exemple, mais en corrigeant systématiquement les données obtenues par des coefficients de correction τ. Cette approche qui n'est qu'un pis-aller implique de connaître les causes des non-sensibilités et d'inactivation : léthargies diverses, température, sécheresse, etc. Il semble cependant que dans certaines conditions où l'efficacité de ces méthodes est suffisante, il soit possible d'en utiliser les résultats (BOUCHÉ, 1975 *b*, 1978, 1979).

En conclusion, les estimations de niveaux de populations sont possibles mais très difficiles à mettre en œuvre : même dans les méthodes les plus lourdes il y a des sous-estimations par défaut. L'utilisation de méthodes plus accessibles (éthologiques et physico-éthologiques) est limitée à certaines périodes optimales et nécessite une connaissance par catégorie de l'efficacité de la méthode utilisée : les corrections sont alors indispensables. Beaucoup de « variations saisonnières » de densité et biomasse signalées dans la littérature, ne sont que des artéfacts soulignant les carences techniques. Il est classique d'observer un « minimum » hivernal et estival résultant des descentes en profondeur et inactivation pour cause de froid ou de sécheresse. Ainsi en est-il des résultats variés comme les extractions éthologiques de EVANS & GUILD (1948) ou les tris manuels visuels trop superficiels de NOWAK (1975). Nous donnons (tableau II) les biomasses observées de Cîteaux et calculées de Borculo, deux prairies, la première en Côte-d'Or (BOUCHÉ, 1969), l'autre en Normandie (RICOU, 1978 *a*).

Le peuplement étant estimé, il est nécessaire d'en connaître le niveau d'activité. Une méthode classique en pédozoologie revient à considérer que la température est *le* facteur régulateur et à extrapoler des résultats de laboratoire au terrain en s'appuyant sur un Q_{10} et sur la température de l'horizon où habitent les animaux considérés (MACFADYEN, 1966; PHILLIPSON & BOLTON, 1976). Une telle approche est difficile à appliquer aux lombriciens dont la biomasse principale (celle des anéciques) se déplace de façon inconnue dans un profil où les écarts thermiques sont parfois de 10 °C. D'autres auteurs (tel GRAFF, 1971 *a*), s'appuyant sur leurs observations, admettent une durée d'activité de n jours pendant lesquels celle-ci a lieu et de $365 - n$ jours d'inactivité. Cette loi du tout ou rien, assez grossière, offre l'avantage de la simplicité et d'un jugement, quoique subjectif, relié à des observations.

Une dernière approche consiste à comparer pour un *taxon donné* la réponse au terrain à la méthode au formol, qui dépend de la mobilité effectivement possible, avec le niveau « absolu » des animaux présents, observés par une méthode non dépendante (en principe) de l'activité, telle la méthode physique par lavage-tamisage automatique. J'ai ainsi proposé (BOUCHÉ, 1975 *a*) un index d'activité qui peut s'appliquer à une population et permet même la comparaison entre populations.

Plus récemment, les données devenant disponibles, il fut possible de calculer pour chaque stade-taxon un index de sensibilité S_i moyen des animaux pour la méthode au formol et de rapporter à chaque période étudiée l'efficacité relative de la méthode au formol (*fo*) à la méthode « absolue » corrigée de lavage à $-$ 60 cm (bl_{60}) exprimant l'index de mobilité.

TABLEAU II

Estimation des biomasses en g/m² des prairies de Cîteaux et Borculo,

(p = poids; *v* = tube digestif vide; *s* = sec; *o* = observé; *pvh* = poids frais vide; *pvs* = poids plein de formol; *pvhc* = poids frais, tube digestif vide, corrigé; *pvsc* = poids sec, tube digestif vide, corrigé; *fo* = méthode formol; bm_7 = tri manuel à 7 cm de profondeur; bl_{60} = méthode absolue (bêche à − 60 cm); = coefficient de transformation).

	Cîteaux							Borculo						
		fo		Bl_{60}		$pfo_{1,2}$			bm_7-*fo*		Calculé		pbm_7-	
	Espèces	*pvh*	*pvs*	*pvh*	*pvs*	τpbl_{60}	% bl_{60}	Espèces	*ppfo*	*pvs*	*ppfc*	*pvsc*	$fo\tau pc$	% *pc*
Épigés	*L. castaneus*	2,0	0,3	0,7	0,7	2,33	2,83	*D. mammalis* *L. castaneus* *L. disjonctus* *L. rubellus*	0,2	0,03	0,6	0,07	2,33	0,27
Épiendogés	*N. caliginosus*	0,8	0,1	1,4	0,2	1,81	0,85	*N. caliginosus* *E. tetraedra* *A. chlorotica*	12,8	1,6	10,2	2,4	1,50	9,24
Engogés	*A. rosea*	0,8	0,1	3,1	0,4	3,79	1,88	*A. rosea*	22,6	2,8	113,0	14,1	5,00	54,50
	A. icterica	3,5	0,5	26,8	3,8	7,70	16,24	*A. icterica*						
	A. larve	0,9	0,1	4,9	0,7	5,50	3,00	*A. anatomicus*						
	Total	5,2	0,7	34,8	4,9	6,70	21,12	*A. tuberculatus*						
Anéciques	*N. nocturna*	12,0	1,7	24,8	3,5	2,08	15,02	*N. giardi*	21,9	2,7	65,6	8,2	3,00	31,64
	N. longus	15,4	2,2	49,7	7,0	3,22	30,14							
	N. anéciques	15,9	2,2	47,7	6,7	2,99	28,90							
	Total	43,3	6,1	122,2	17,1	2,82	74,06							
Reste = 1,14 %	*D. mammalis* *H. gordioides* *L. terrestris* etc.	0,6	0,08	1,9	0,3	3,17	1,14	*L. terrestris*	3,9	0,5	9,0	1,1	2,33	4,35
Total général		51,9	0,7	182,0	23,1	3,18	100,00		61,3	7,7	207,6	25,9	3,38	100,00

Ainsi :

$$S_i = \frac{\overline{fo}}{\overline{bl}_{60}} \text{ et à chaque instant } i \text{ l'index de mobilité est :}$$

$$M_i = f_0^i / bl_{60}^i + S_i \qquad \text{ou} \qquad M_i = \frac{fo_i^i \times \overline{bl}_{60}}{\overline{fo} \times bl_{60}^i}$$

Les moyennes $\overline{fo}$ et $\overline{bl}_{60}$ ayant été calculées sur la somme des données acquises; dans notre cas durant trois ans (tableau III : S_i de divers taxons).

TABLEAU III

Index de sensibilité (S_i) et de mobilité (M_i) des principaux stades-taxons à Citeaux, calculés en moyenne intégrant les résultats acquis pendant 45,5 jours (= 365/9) chaque année à la même période (la date sert de référence).

		M_i								
Date médiane	S_i	31/12	10/02	22/03	3/05	12/06	23/07	2/09	11/10	21/11
L. castaneus	0,44	1,01	0,56	0,70	1,11	0,70	0,32	0,64	1,21	1,43
N. longus adultes	0,29	0,76	1,00	1,48	0,80	0,03	0,00	0,95	1,46	2,07
N. nocturnus adultes	0,49	0,51	1,13	1,04	0,70	0,08	0,00	0,63	1,55	2,05
N. anéciques juvéniles	0,24	0,46	0,88	1,74	1,69	0,56	0,12	0,89	1,29	1,45
A. rosea adultes	0,23	0,04	0,69	1,44	1,38	1,20	0,76	1,41	0,89	0,95
A. icterica adultes (+ grands juvéniles)	0,15	0,05	0,10	0,98	1,14	1,22	0,17	1,45	1,39	0,86
A. endogés (petits juvéniles)	0,20	0,07	0,22	1,27	1,68	2,17	0,75	1,16	0,79	0,70

L'activité apparaît alors comme nettement régie par les conditions de milieu (froid et sécheresse) chez les endogés (fig. 2) à quiescence peu ou pas dépendante d'une horloge endocrine interne alors qu'elle est en outre gouvernée par une vraie diapause chez les adultes anéciques. *A. rosea* adulte est sensible au froid (hibernation : BOUCHÉ, 1972 *b*) mais maintient malgré la sécheresse (quiescence) en général une activité en été. Les juvéniles d'anéciques, qui se comportent pour les formes jeunes comme des endogés au plan alimentaire (§ 2.3.1.) ont selon leur taille une diapause ou une quiescence. Comme il est encore impossible de quantifier les modalités d'action des divers facteurs régissant l'activité des lombriciens, il est préférable d'observer celle-ci directement grâce à M_i. On peut choisir des périodes d'année où un seul facteur limitant semble intervenir, telle la température en hiver alors que les animaux ne sont pas en diapause (hormis quelques rares pseudo-diapauses dues aux amputations) et sont dans un sol humide. En choisissant les périodes où $M_i = 1$, il est possible d'établir la température qui règle la population à une activité M_i semblable à la moyenne annuelle. Celle-ci est apparue être de 4,2 °C pour *Nicodrilus longus* ce qui permet une extrapolation des données de laboratoire en attendant une lecture directe des phénomènes (cf. § 2.2.1.).

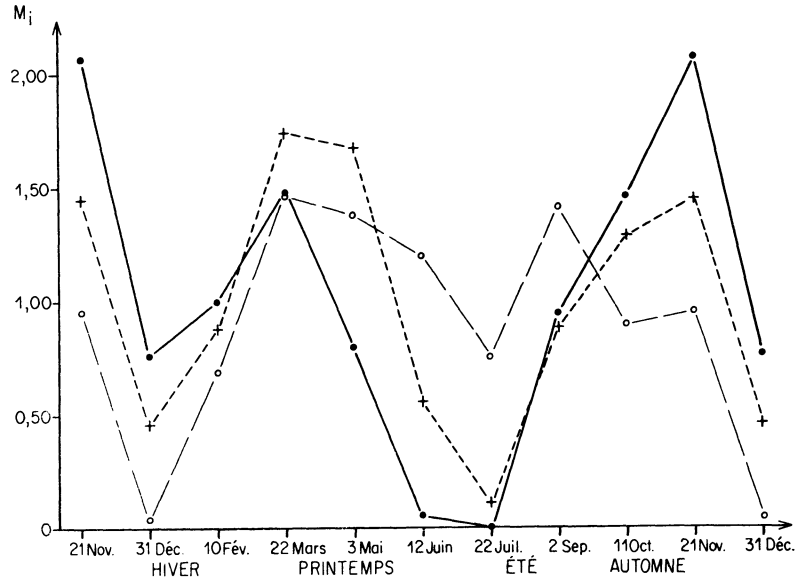

FIG. 2. — Variation de l'index de mobilité (M_i) au cours de l'année (moyenne sur 3 ans en prairie de Cîteaux). Noter l'arrêt d'activité estival des adultes, l'anécique *Nicodrilus longus* (trait plein) s'opposant aux ralentissements de l'endogé *Allolobophora rosea* (grands tirets) (hibernation et estivation par quiescence). Les juvéniles de *Nicodrilus* (petits tirets) passent au cours de leur développement d'un état à l'autre et occupent une situation intermédiaire.

Les populations lombriciennes nous informent donc directement sur leur histoire (migration, phylétisme) grâce à la taxonomie, sur leurs fonctions globales qualitatives grâce aux critères des catégories écologiques, sur leur importance relative grâce au niveau des populations, sur leur activité grâce aux indices d'activité globaux et aux indices plus analytiques de sensibilité et mobilité.

Reste à choisir les modes d'expression les plus pertinents et à considérer l'état des connaissances. D'une façon générale le dénombrement des populations est indispensable en démographie. Il devient cependant non pertinent au plan fonctionnel, un petit lombricien de quelques milligrammes n'ayant pas le rôle d'un individu de plusieurs grammes; en première approximation, la biomasse devient un paramètre plus descriptif. Ici encore le mode d'expression doit être précisé en poids avec tube digestif plein (*pp*) ou tube digestif vide (*pv*), sec (*s*) ou humide (*h*) ou fixé au formol (*f*), directement observé (*o*) ou après correction (*c*). Trop de textes donnent des biomasses sans préciser les modes d'expression, ce qui les rend incompréhensibles, des erreurs de 1 à 100 ayant été commises dans la comparaison entre compartiments d'écosystème où les zoologues parlent en matière fraîche et les botanistes en matière sèche. Pour les lombriciens des relations peuvent être établies entre diverses expressions pondérales *ppf*, *pph*, *pvh* et *pvs* (KRETZSCHMAR *et al.*, 1977).

Dernière remarque : les paramètres d'activité font souvent défaut; une étude comparée des indices des peuplements de Borculo et de Cîteaux montre que ces deux peuplements, subissant des conditions climatiques différentes (océaniques pour le

premier, semi-continentales pour le second), ont *en moyenne annuelle* un indice comparable. En première approximation, il semble qu'une même biomasse assume pour sa maintenance approximativement le même rôle global moyen si l'on reste dans un même macroclimat (ici tempéré) (BOUCHÉ, 1980 *b*), ce qui permet des comparaisons entre peuplements.

2.2. LES ACTES

2.2.1. *Rôle métabolique*

La masse lombricienne d'un milieu assimile des éléments qui passent sous le contrôle génétique et métabolique des lombriciens. Parler du rôle métabolique des lombriciens revient à adopter un modèle intellectuel où tous les métabolons lombriciens, considérés en parallèle, constituent un niveau assimilant des éléments du milieu et émanant dans le milieu d'autres éléments (métabolon = « individu » métabolique, voir BOUCHÉ, 1978). Le compartiment lombricien est donc une somme de métabolons fonctionnant en parallèle. Classiquement, on situe l'assimilation (A) au niveau du tractus intestinal... mais ce fait est loin d'être assuré pour de multiples éléments, tels l'eau, peut-être les acides aminés et même certains pigments (peut-être non pris en compte par le métabolon ?) observés par MAZAUD (1979).

L'émanation (E) se fait sous trois formes principales :

1) la « respiration » (R) qui libère dans le milieu de l'énergie sous forme radiative « dégradée » et des gaz, essentiellement du CO_2,

2) l'excrétion (Ex) de molécules résultant du catabolisme comme l'ammoniaque, l'urée, le CO_3Ca, ou des molécules complexes comme les enzymes ou le mucus (ceci exclut évidemment les éléments ayant transité dans le tube digestif et n'ayant pas été assimilés),

3) l'élaboration (El) libérant des tissus soit sous forme de cadavres (cadavérisation), d'amputats ou d'enveloppes de cocons.

D'une façon globale, pour un élément donné : $A = \delta B + E$ où δB est la variation de biomasse et $E = El + Ex + R$.

L'élaboration peut, théoriquement, être réduite de notre connaissance de la démographie des lombriciens... malheureusement celle-ci reste très fruste, l'interprétation des données démécologiques acquises à cet effet n'ayant pas encore pu se faire en prairie tempérée. Le travail de LAVELLE (1978), surtout pour *Millsonia anomala*, en montre à la fois la possibilité et les difficultés.

Plus récemment, la mise au point de méthodes de marquages colorés (MEINHARDT, 1976; MAZAUD, 1979) ouvre la perspective de l'étude *in situ* de cohortes marquées qui permettront d'établir le taux individuel de croissance et le taux de mortalité (travail en cours). En attendant, nous adopterons le taux de renouvellement annuel de biomasse de 2 fois l'an pour les épigés, pour des raisons démographiques (BOUCHÉ, 1977 *a*) (fig. 1) et de 1 fois pour les anéciques et endogés en raison de la mortalité apparente observée par marquage à Cîteaux (MAZAUD, 1979).

L'excrétion et la respiration sont des phénomènes se produisant au niveau de chaque individu. Celles du peuplement sont donc en quelque sorte la somme des observations individuelles possibles. Jusqu'à présent et malgré les estimations des flux d'azote extrapolées de données physiologiques (NEEDHAM, 1957; SATCHELL, 1963; TELLINGHAST, 1967; EL DUWEINEI & GHABBOUR, 1971) ou de données origi-

nales, les excrétats ont été négligés dans les calculs de flux même récents (PHILLIPSON & BOLTON, 1976; LAVELLE, 1977). Enfin, les flux énergétiques calculés sont pour la plupart fondés sur des bilans respirométriques extrapolés à des populations sans tenir compte, entre autres choses, du travail considérable effectué par les lombriciens. Il reste à vérifier ces extrapolations hypothétiques (BOUCHÉ, 1977 *b*).

Pour parvenir à une meilleure estimation des flux métaboliques réels, nous avons développé une méthode fondée sur la mesure de la perte d'isotope ^{15}N ou ^{14}C par des animaux préalablement uniformément marqués et destinés à être mis en conditions naturelles (trav. de G. FERRIÈRE). Des essais préliminaires de mise au point de la méthode en élevage dans de la terre maintenue au laboratoire nous ont permis d'observer un flux de 17 mg N/g *ppvh*/jour. Ramenée à une activité moyenne annuelle ($S_i = 1$), correspondant à 4,2 °C (cf. § 2.1.3.), cette valeur donne un flux annuel de 670 kg/*T ppvh*/an pour *Nicodrilus longus*. Cette valeur est d'environ 10 fois supérieure à celle préalablement estimée (SATCHELL, 1977) par une approche para-écologique fondée sur les données de NEEDHAM (1957) qui ignorait les excrétions principales par le tube digestif (TELLINGHAST, 1967) et minimisait l'importante production de mucus.

Ces estimations ont été établies dans des conditions subécologiques (terre d'origine mais travail dans un sol morcelé, nourriture présente, 12 °C) et doivent être confirmées par une lecture directe *in situ*. Toutefois, elles montrent que les lombriciens ont un flux métabolique global à C/N bas montrant qu'ils puisent leurs assimilats à partir de sources elles-mêmes à C/N bas (probablement molécules libres et microorganismes) et que la quantité de carbone assimilée est énorme (environ 3 *T*/*T ppvh*). Une telle quantité, de rapport C/N compris entre 5 et 10 (origine microbienne ?), est probablement incompatible avec les schémas classiques de production végétale secondaire : par exemple, 1 750 *ps* m^2 à Borculo (RICOU, 1978 *a*) ayant de 42 à 49 % de *C*, soit encore : 8,5 *T C*/ha. Mais le bétail prélève une part importante de la production épigée verte (85 %) ce qui réduit les apports au sol à partir des spermatophytes à un peu moins de 5 *T C*/ha. Une biomasse lombricienne de 2 *T*/ha est courante, elle ne peut donc utiliser les 6 à 14 *T C*/ha à elle seule.

Certes, ces calculs ne sont ni complets ni probants; ils reposent tous trop largement sur des assomptions para-écologiques :

1) La production végétale de spermatophytes est très probablement fortement sous-estimée : seuls les éléments figurés ont été pris en compte classiquement, beaucoup d'autres « produits » à « disparition » rapide (desquamation, exsudations épigées et hypogées, etc.) échappent aux quantifications mais aboutissent comme source d'énergie au sol, sous forme de pluviolessivats notamment.

2) L'émanation lombricienne de *C* n'est pas entièrement perdue sous forme de CO_2 pour le système : une fraction, peut-être importante, est recyclée notamment sous forme de mucus.

3) Nos estimations de flux, préliminaires, peuvent introduire une surestimation sensible.

Notons toutefois que le rôle des lombriciens dans le cycle du carbone a pu être « observé » directement par DIETZ (1979). En ne considérant que l'apport momentané d'une source de ^{14}C dans la litière (les autres sources, racinaires, humus, etc... restant présentes) les lombriciens accumulent dans leurs tissus entre 1,3 et 1,7 % de la radioactivité *initiale* au bout de 17 semaines alors que le milieu dès la 8e semaine a perdu 50 % de cette radioactivité. « C'est la plus forte radioactivité par gramme

de carbone du système; ils la perdent très rapidement; ceci montre que le renouvellement du carbone est beaucoup plus rapide dans les tissus animaux que dans le stock de matière organique du sol » (DIETZ, 1979). Sans tenir compte de ce renouvellement le fait que les lombriciens accumulent en un instant le pourcentage du carbone du système dans leurs *tissus*, implique avec un rendement d'incorporation de l'énergie assimilée de 10 % (on admet généralement qu'il n'est que de 5 % !) que les lombriciens ont émané (respiration + quelques excrétats carbonés) 9 fois la valeur tissulaire. Pour cette période de 17 semaines, sans tenir compte d'un renouvellement, 3 % du carbone disponible a été assimilé et 27 % respiré. Leur rôle encore insuffisamment quantifié dans le processus de humification-dégradation *doit* donc être quantifié de façon plus sérieuse car il est très loin d'être, à côté de celui des microorganismes, négligeable (fig. 3).

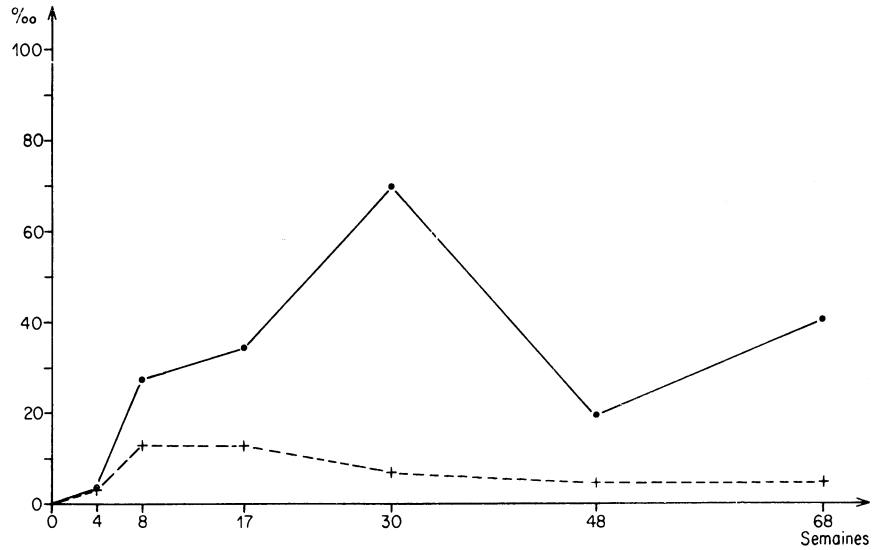

FIG. 3. — Incorporation du radiocarbone, initialement déposé comme litière en mars, dans les lombriciens, en pour mille du ^{14}C initial (tirets) et du ^{14}C restant dans le milieu à chaque relevé (trait plein). Noter le déclin relatif avec l'apport de litière automnal naturel (30-48e semaine) et la reprise lors de la « famine » printanière du carbone ancien (48-68e semaine).

Notons toutefois quelques conclusions essentielles auxquelles ces résultats conduisent :

1) il est probable que la production spermatophytique soit très sous-estimée,

2) la respiration du sol est le plus souvent sous-estimée,

3) la production végétale non spermatophytique (muscinale et surtout alguale) risque fort, même si elle est momentanée (sol humide) et avec faible biomasse, de constituer un apport considérable au sol en terme de carbone organique. Il se trouve que la faune lombricienne se développe bien sur algues au laboratoire et pourrait « brouter » ces végétaux. Très peu d'études ont été consacrées à ce compartiment algual dans le monde malgré LEHNINGER (1977) qui leur attribue un rôle important et les travaux de SHTINA & NEKRASOVA (1971),

4) en toute hypothèse, la part des lombriciens dans la dégradation globale de la matière organique est beaucoup plus importante que celle pressentie antérieurement,

5) les lombriciens, compartiment bien délimité et de grande taille, constituent un excellent outil d'études des échanges dans le sol ; les flux translombriciens que nous pouvons mesurer *in situ*, obligeront probablement à une remise en cause des images classiques des échanges tropho-énergétiques endogés.

Quelle est, dans ces flux métaboliques, la part de la respiration et de l'excrétion ? Les méthodes de calcul indirectes utilisées jusqu'à présent ont nié l'importance de l'excrétion ou ne l'ont pas prise en compte. Cette situation ne peut être prolongée car il semble qu'une part non négligeable des émanations moléculaires (respiration + excrétion) puisse être sous forme de mucus c'est-à-dire *ré-organisée* et être une source alimentaire expliquant la présence de nombreux protéolytiques et peut-être de fixateurs d'azote dans les parois des galeries (cf. § 2.2.3.2.).

La mesure des premiers flux C et N transmétaboliques effectuée dans du sol en conditions constantes doit maintenant être pratiquée *in situ* pour connaître leur intensité effective en conditions écologiques. Il est nécessaire d'établir les conditions naturelles des échanges et notamment la température vécue par les lombriciens, ceux-ci se déplaçant de façon inconnue dans le profil... qui est aussi un gradiant thermique variable. Il est impossible d'extrapoler présentement sans hypothèses importantes les données physiologiques au champ... ou inversement d'essayer de reproduire ces conditions. Nous avons donc développé une méthode de mesure de la température corporelle des lombriciens vivant dans le milieu prairial et obtenu dans les premiers essais pour *Nicodrilus* anéciques adultes des températures à $\pm$ 0,25 °C variant de 11,2 °C à 14,1 °C (RANC 1980). La mesure de QR au terrain, liée à notre connaissance aux flux C/N, devrait nous renseigner sur le type de métabolisme en cause. Connaître la nature exacte des émanations moléculaires est comme nous l'avons vu, un point important. Ceci implique de disposer d'un élevage en sol chimiquement inerte et contrôlé (FERRIÈRE *et al.*, sous presse), en conditions axéniques (trav. de ROUELLE) et susceptibles d'être régulées thermiquement et nutritivement de façon à obtenir des flux C, N et des QR simulant les bilans moyens obtenus sur le terrain. A ce prix, ainsi, une physiologie analytique calquant quelques processus naturels effectivement mesurés *in situ* sera créée. Le groupe Casimir a ainsi en gestation une authentique écophysiologie d'un compartiment du sol.

2.2.2. *Rôle physico-chimique direct sur le milieu*

2.2.2.1. *Ingestion, digestion, égestion.*

A) *La qualité.* — La nature des ingestats peut être étudiée par l'analyse de l'endentère (= contenu du tube digestif) et particulièrement du jabot-gésier qui témoigne des éléments qui viennent d'être choisis par un lombricien dans le contexte des contraintes écologiques de son milieu. Les élevages de laboratoire qui ne reproduisent ni les conditions (donc les exigences) physiologiques, ni ces contraintes, ne peuvent nous informer sur ce point. Aux observations qualitatives antérieures (PIEARCE, 1972), nous avons substitué une quantification des fractions de la matière organique libre par rapport au reste du sol (BOUCHÉ & KRETZSCHMAR, 1974) grâce à une séparation par densité (D = 2) de la matière suivant LEIN (1940) et mettant en œuvre un dispositif original de passage d'un milieu hydrique à un mélange lipophile (BOUCHÉ & STAWIECKI, 1979). La matière organique libre peut alors faire l'objet d'une analyse

où se distingue une fraction de *fragments* figurés arrachés ou collectés par les lombriciens dans la litière et dans les racines mortes, et une fraction de *débris* déjà très

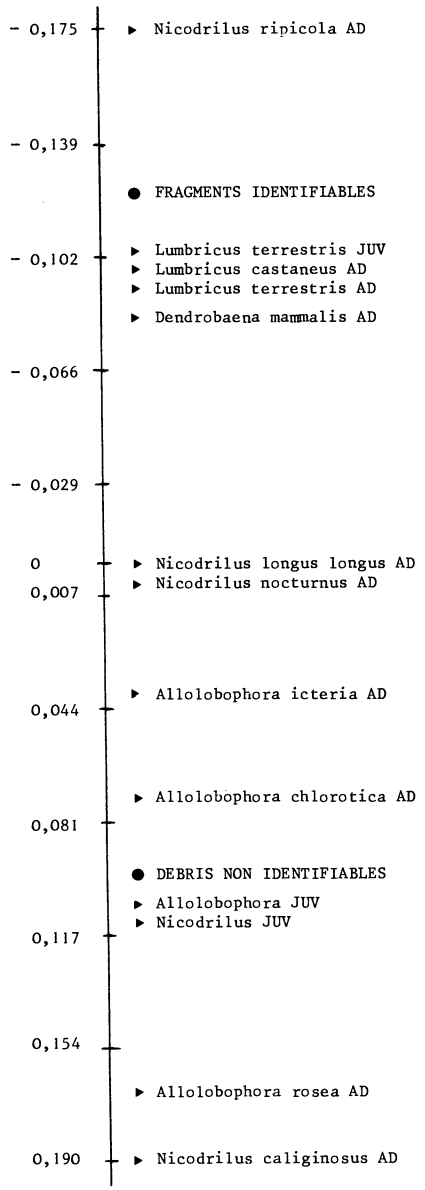

FIG. 4. — Classement des lombriciens de Cîteaux par l'analyse factorielle des correspondances d'après les fragments végétaux identifiés et les débris non identifiables constituant la matière organique libre du sol ingéré (endentère). Les formes straminivores (= consommateurs de litière) épigés, épianéciques et anéciques (en haut) s'opposent aux formes endogées (d'après FERRIÈRE, 1980). AD = adultes; JUV = juvéniles.

morcelés mais encore libre (FERRIÈRE, 1980). Les fragments peuvent faire l'objet d'une identification précise grâce à une méthode de diagnostic micromorphologique mise au point par FERRIÈRE (1979) et permettant une reconnaissance de choix alimentaires différents entre stades et espèces (fig. 4). L'analyse de la fraction minéralo-organique dense peut également beaucoup nous apporter notamment sur l'origine du sol en cours de transit (minéralogie, granulométrie,...). L'intégration d'un cycle annuel d'analyse nous donnant une image moyenne fondée des éléments transitant n'a pu encore être effectuée. Nous pouvons cependant retenir provisoirement, à partir de sources variées, une fraction organique libre de 60 % chez les épigés, 20 % chez les anéciques et 10 % chez les endogés (BOUCHÉ, 1981).

B) *La quantité.* — Au cours du transit intestinal une digestion plus ou moins rapide intervient. Ici encore les observations sont rares mais il semble que la digestion soit d'autant plus rapide que le milieu est pauvre en matière organique totale. Tout se passe comme si les endogés ou les jeunes anéciques, à alimentation plutôt minérale, traitaient un volume important pour ne prendre qu'une fraction faible quasi assimilable au départ alors que les anéciques adultes et épigés, consommateurs de fragments, « prenaient le temps » et avaient la possibilité, sur un mélange relativement organique, de digérer lentement leurs aliments.

La quantité transitant annuellement à travers le tube digestif a été estimée à 267 kg/kg *pph* de *Lumbricus terrestris* par GRAFF (1971 *b*), et, à partir de quelques mesures directes extrapolées, provisoirement à 221 kg/kg *pph* pour les anéciques de Cîteaux par JOANNES & KRETZSCHMAR (sous presse). J'ai retenu des ordres de grandeur généraux provisoires de 100 kg/kg *pph* d'épigés, 200 kg/kg *pph* d'anéciques et 400 kg/kg *pph* d'endogés (BOUCHÉ, 1981). Ces masses subissent une assimilation de matière organique faible qui serait de l'ordre de 9 % de celle-ci d'après LAVELLE (1977) (pour *Millsonia anomala*, un endogé africain) et pour l'essentiel donc, sont rejetées dans le milieu en fèces. Environ 70 *T*/ha de turricules sont déposées à Cîteaux sur le sol : ceux-ci proviennent des fèces d'anéciques (biomasse corrigée des postembryons : 1,25 *T pph*/ha), soit 56 kg fèces *ps*/kg de postembryons/an et un dépôt endogé de fèces d'anéciques d'au moins 144 kg *ps*/kg *pph* de postembryons/an.

Pour Cîteaux, ces diverses considérations conduisent à estimer le minimum de matière brassée à :

	Biomasse *pph* (1) postembryons/m²	Rejet en g sec/m² en surface	en sol	*NL*	*MMO*
Épigés	4,5 g	450 (2)	—	270	180
Anéciques	125,0 g	7 000	1[illegible] 000	5 000	20 000
Endogés	35,0 g	—	14 000	1 400	12 600
Total		7 450	32 000	6 670	32 780

NL : nécromasse libre.
MMO : matière minéralo-organique dense.
(1) : d'après BOUCHÉ & GARDNER (sous presse) légèrement corrigé.
(2) Moins les assimilats de matière organique négligeables pour endogés et anéciques.

Ainsi environ 40 kg/m^2 de sol transitent dans le tube digestif des lombriciens ce qui représente 1/6 de la masse du sol de surface de l'horizon 0-20 cm où les 2/3 de la biomasse lombricienne séjournent. Cette valeur est probablement minorée. GRAFF (1971 *b*) dans la prairie P. B. I. de Solling, observe que 25 % de l'horizon 0-10 cm est caractérisable comme ayant passé dans le tube digestif des lombriciens (depuis quand ?), cette fraction issue de rejets contient les 2/3 du *K* et *P* assimilables, 1/3 de l'azote, du phosphore et du potassium total du milieu.

Ceci souligne une concentration des éléments initiaux en certains endroits du sol. Autre remarque : la matière organique libre ingérée annuellement est au moins de 6,7 kg/m^2 ce qui dépasse, et de beaucoup, la production végétale annuelle. La litière disponible est beaucoup plus activement enfouie en présence de lombriciens (voir fig. 4 et 6 *in* BOTTNER, ce numéro) et activement assimilée (fig. 3). Les besoins métaboliques eux-mêmes peuvent être de l'ordre de 500 g/m^2 de matière organique. Les lombriciens apparaissent alors comme des consommateurs de la matière organique morte récente (= premier transit de brassage et enfouissage effectué essentiellement par les anéciques âgés) puis, après défécation et incubation micro-biologique, cette matière est reprise par le transit intestinal, un grand nombre de fois jusqu'à désagrégation très avancée sinon complète. Les apports énergétiques dans le sol se faisant par cette matière organique figurée mais aussi par les pluviolessivats et les productions « occultes » (algues, mousses, exsudats, etc.) auxquels certains lombriciens endogés pourraient s'intéresser.

2.2.2.2. *Translocation de matériaux*

Le déplacement exact de terre dans le profil reste largement inconnu. Toutefois, en constatant que 56 *T* de terre/ha sont remontées par *T pph* d'anéciques, on peut noter que ces éléments enfouissent constamment la surface du sol sous une couche de terre fine. Le minage de cette surface par les galeries, joint au tassement, entraîne un abaissement de la couche initialement superficielle de 4,7 mm/an. Ainsi les matériaux assez gros, tels les cailloux, sont rapidement enfouis et dans la plupart des prairies il n'y en a pas en surface (sauf si l'érosion est trop forte ou le sol squelettique). Comme l'activité lombricienne est surtout superficielle, cet enfouissement se ralentit assez vite et les gros blocs ne s'enfouissent fréquemment que de 10 à 20 cm. GRAFF (1967) a pu quantifier quelques éléments chimiques déposés par *Lumbricus terrestris* sous forme de fèces tapissant les galeries de − 25 cm à − 125 cm dans un cas particulier (par hectare : 65 kg N, 30 kg P, 5 kg K et 65 kg Ca).

2.2.2.3. *Interface sol-atmosphère*

Les lombriciens créent un important réseau de galeries; sa description complète se heurte à de nombreuses difficultés. La principale est l'impossibilité pratique d'observer au terrain avec certitude des orifices inférieurs à 2 mm de diamètre; un autre tient au fait que la couche superficielle 0-6 cm est perforée de galeries, envahie de racines et très grumuleuse. En excluant donc l'horizon 0-6 cm et les petites galeries, KRETZSCHMAR (1978) est arrivé par comptage direct à une estimation de 380 m de galeries/m^2, ayant une surface développée de 4,9 m^2/m^2 et un volume de pore de 5 l/m^2 (profondeur − 6 cm à − 100 cm) soit 0,52 % du volume du sol en général mais beaucoup plus (2 ou 3 %) dans les horizons 0-40 cm.

2.2.3. *Modifications générales du milieu*

2.2.3.1. *Sol biostimulé et sol inerte*

Nous avons vu au § 2.2.2.1. que les lombriciens non seulement enfouissent

et brassent la matière organique figurée du sol mais surtout reprennent celle-ci plusieurs fois successivement (il semble environ 5 fois) avant de l'épuiser; ils produisent surtout leurs fèces dans le sol où GRAFF a pu noter leur abondance et leur richesse pour la vie racinaire. A cet enfouissement, brassage et digestion, entraînant une minéralisation par les lombriciens semble-t-il très importante (cf. § 2.2.1.), s'ajoute la création d'un réseau de galeries formant une macroporosité par laquelle circulent les fluides (gaz, eau), les racines, les animaux et sur les parois desquelles se développe une microflore abondante : la drilosphère. Le sol apparaît alors comme constitué de deux parties :

1) d'une part une masse de sol constamment brassée, microbiologiquement active, avec injection de débris organiques à l'abri des aléas climatiques (sécheresse, froid, chaleur de surface), avec une minéralisation intense et une bonne porosité favorisant l'exploitation racinaire; cette partie serait périodiquement remontée en surface puis ré-enfouie; elle est surtout superficielle (0-20 cm) mais se digite ensuite en profondeur en canaux réticulés de plus en plus fins (jusqu'à 1,40 m de profondeur à Cîteaux). C'est la partie vivante, biostimulée par les lombriciens;

2) d'autre part, un substrat relativement inerte constituant une structure peu active biologiquement où la vie est très réduite, souvent anaérobie.

2.2.3.2. *Conséquences sur la biomasse*

Les microorganismes sont les êtres les plus dépendants de l'activité lombricienne. Les colonies se développent en conditions favorables et puis résistent « en place » en conditions défavorables. Leur rôle est relativement « passif », c'est la modification du milieu (alimentation, aération, température, humidité, antibioses, absorption, etc.) qui créera ou non l'opportunité du développement de la colonie. A cet égard, le rôle des lombriciens s'apparente à celui d'un fermenteur : ils brassent le milieu incorporant en partie les subsides alimentaires, contribuant à l'aération, mettant à l'abri des excès thermiques et hydriques, détruisant certains germes et peut-être des antibiotiques, modifiant ainsi les rapports spatiaux et les contraintes des microorganismes.

Nos travaux dans le groupe Casimir se sont d'abord portés vers la description des peuplements microbiens en relation avec les pédozoostructures : microflores des turricules et de la drilosphère (parois de galeries individualisées). L'important bilan exposé en détail par ROUELLE (1977) porte sur les germes du cycle de l'azote; une synthèse portant en outre sur les germes du cycle du carbone et l'enzymologie a été publiée (LOQUET *et al.*, 1977). Celle-ci fait apparaître qu'une part importante du peuplement microbien est associée à ces structures. Les cellulolytiques et les hémicellulolytiques aérobies (moins nettement pour les amylolytiques et les cellulolytiques anaérobies) sont fortement représentés dans les turricules (où les fragments végétaux cellulosiques sont présents en conditions, au moins extérieurement, aérobies), l'activité saccharolytique est également importante dans ces turricules tandis que la dénitrification y est limitée, ce qui pourrait s'expliquer par l'intense réorganisation de l'azote (ces résultats confirment ceux de LOQUET, 1974). Ce sont les germes fixateurs d'azote aérobies libres qui se « spécialisent » le plus étroitement dans la drilosphère. On peut également noter une étonnante concentration de protéolytiques qui pourraient témoigner de l'apport de mucus dans les galeries vivantes (la drilosphère étudiée porte indifféremment sur des galeries en fonction et des portions obturées). Ici les apports énergétiques d'origine végétale sont plus limités comme en témoigne un peuplement de cellulolytiques modeste et surtout d'hémicellulolytiques réduit. Les dénitrificateurs sont assez bien représentés.

L'enracinement des plantes doit être influencé par la partie perforée et biostimulée du sol. Nous n'avons malheureusement pas d'études très précises sur le système racinaire, mais nous pouvons mettre en parallèle densité racinaire observée (c'est-à-dire racines pesées après lavage/tamisage automatique au tamis de 0,6 mm, y compris les racines mortes) et distribution verticale des lombriciens anéciques et endogés (tableau IV). Les plantes « attachées » à la vie superficielle (photosynthèse) ne développent pas aussi profondément leurs organes que les autres organismes endogés qui profitent de l'abri du sol : il s'agit là d'une distribution normale de la vie saprolytique (BOUCHÉ, 1971) favorisée par l'aération du système de terriers. Les galeries favorisent par ailleurs la croissance végétale en quantité et en nutrition azotée et phosphatée (GRAFF, 1971 *b*).

TABLEAU IV

Distribution des galeries, lombriciens, racines et fixateurs d'azote aérobies (janvier 1974) dans le sol de Cîteaux ((1) = gramme de sol drilosphérique).

Profondeur	Anéciques (g/m²)	Endogés (g/m²)	Lombriciens (g/m²)	Fixateur N_2 *Nb*/g sol (1)	Racines (g/m²)	Galeries (cm³/m²)
0- 6 cm	—	—	—	—	—	> 5 720
6- 20 cm	—	—	—	58×10^3	—	13 350
0- 20 cm	78,55	27,74	106,29	—	756,6	> 19 070
20- 40 cm	28,63	15,74	44,37	19×10^3	52,3	1 975
40- 60 cm	11,09	2,89	13,98	$1,9 \times 10^3$	15,9	1 065
60-100 cm	(6,02)	ε	6,02	$0,37 \times 10^3$	?	615

Les animaux bénéficient également fortement de l'activité lombricienne car l'observation permet de constater une activité importante de microarthropodes dans les galeries qui servent de voies de pénétration, voire d'abris, à des animaux normalement plus « superficiels » comme les arachnides. Les lombriciens sont sûrement des aliments de choix pour de nombreux prédateurs mais ceci reste mal connu. Signalons que la faune aviaire prélève un tribut qui reste cependant modeste en prairie non retournée. CUENDET (1979) est parvenu à un bilan vis-à-vis de la mouette rieuse et attire l'attention sur le fait que la plupart des analyses de jabots-gésiers d'oiseaux sous-estime pour des raisons techniques, la contribution des lombriciens. Celle-ci serait en définitive considérable pour les oiseaux mais en fait négligeable pour les lombriciens : c'est *quelques pour-cent* de la biomasse qui peuvent être prélevés par l'avifaune. Mais réciproquement, les lombriciens représentent 92 % de la masse ingérée par les mouettes lors de leur passage en Canton de Vaud (CUENDET, 1979).

2.2.3.3. *Conséquences sur la nécromasse*

Cet aspect du rôle des lombriciens n'a pu encore être abordé que très partiellement. L'enfouissement physique de la matière organique (§ 2.2.2.1.) pour important qu'il soit (au moins égal à 2 kg *ps*/kg *ph* d'anéciques à Cîteaux : BOUCHÉ & BEUGNOT, 1979) peut rester limité là où les anéciques sont peu nombreux ou/et inactifs pour des raisons climatiques. La pénétration par pluviolessivats peut être alors importante (DIETZ & BOTTNER, 1981).

La matière organique figurée est prise et reprise plusieurs fois (cf. § 2.3.2.) subissant à chaque passage une minéralisation lombricienne et très probablement une réorganisation importante sous forme principalement de mucus et de tissus.

Cette organisation libère sous forme tissulaire de l'ordre d'une biomasse (rapport élaboration/biomasse = 1) et une grande quantité de mucus (encore inconnue). BACHELIER (1972, 1973, 1975) a montré l'importance des acides aminés, ainsi libérés, dans la stimulation de l'humification du matériel végétal. La stimulation de la microflore, constatée par la richesse des peuplements associée aux pédozoostructures endogés, semble parfois précisément liée à cette relation, comme la richesse en protéolytiques de la drilosphère est probablement liée à l'importante production de mucus. L'ensemble de ces actions conduit à une dégradation rapide de la matière organique et à un C/N des sols bas : la liaison C/N bas-anéciques a été montrée sur 1 250 sites (BOUCHÉ, 1972 *b*).

3. — INTÉGRATION ET CONCLUSION

3.1. PROBLÈMES D'INTÉGRATION

La recherche, nécessairement multiforme, sur le rôle écologique des lombriciens pose trois problèmes d'intégration des connaissances. Une intégration par les interrelations (fonctionnelles et structurales) avec les autres composantes prairiales dans un site donné, une intégration de cette connaissance par rapport aux différents types de milieux (prairies notamment) colonisés par les lombriciens, une intégration des connaissances propres aux lombriciens.

Dans un premier temps, la plupart des modèles écologiques descriptifs s'efforcent d'organiser la cohérence d'un écosystème précis décrit en termes de flux énergétique ou alimentaire, telle la description de RICOU (1978 *a*, 1978 *b*) pour une prairie normande. Cette approche présente l'avantage d'organiser les échanges interdisciplinaires sur des bases simples, voire simplistes (BOUCHÉ, 1977 *b*); elle privilégie les bilans d'un site particulier mais ne prépare souvent pas (ou secondairement) la généralisation des résultats à d'autres milieux.

La coordination privilégiant l'étude d'une prairie quelconque « abstraite mais générale », donnant priorité aux principales (?) composantes et cherchant à connaître les grands facteurs régulateurs est à la fois plus complète et plus lourde (GOUNOT & BOUCHÉ, 1974). Cette deuxième approche offre l'avantage de pouvoir intégrer des modèles, parfois simulables, d'écophysiologie (quoique ceux-ci requièrent généralement la connaissance de variables très spécifiques peu accessibles). La recherche de variables directement fournies par le matériel d'étude et corrélées à des facteurs accessibles constitue alors une passerelle entre processus finement décrits et bilans généraux. Tout dépend de l'état des connaissances, du matériel étudié, des objectifs, mais l'approche morphogénétique végétale/données climatiques classiques de YU *et al.* (1975), en fournit un exemple. En posant l'hypothèse partielle de besoin de maintenance équivalente, l'usage des biomasses de catégories écologiques comme index de types d'activité moyenne (BOUCHÉ, 1975 *b*) constitue un autre outil.

Le dernier type d'intégration est celui de l'ensemble des informations physiologiques, écologiques, éthologiques pour un compartiment ou un sous-modèle donné : il ne peut conduire à des résultats contradictoires. La cohérence des phénomènes au niveau des lombriciens ne peut être que le résultat de la comparaison des divers paramètres régissant leur activité écophysiologique et leur travail physique sur le

milieu, les disponibilités alimentaires effectives, etc. S'il est trop tôt pour dégager cette cohérence, il est toutefois possible de mettre en évidence des incohérences résultant de connaissances inégalement fondées.

3.2. R. E. A. L. ET SON EXTRAPOLATION

Le modèle R. E. A. L. (Rôle Écologique et Agronomique des Lombriciens) s'efforce de constituer le lien entre les trois niveaux d'intégration décrits ci-dessus. Il s'efforce par ailleurs d'être :

1) faisable, c'est-à-dire d'avoir une compartimentation telle que les paramètres constitutifs (quantités, flux) puissent être effectivement mesurés à terme,

2) écologique, c'est-à-dire utilisant des données en accord avec les conditions aux champs, ce qui exclut beaucoup de données,

3) général, c'est-à-dire utilisable pour des stations variées (BOUCHÉ, 1980 *b*).

Il s'articule entre les trois niveaux d'intégration décrits en 3.1. :

a) comme outil général de modélisation entre divers milieux,

b) comme moyen de s'assurer de la cohérence des phénomènes et d'en tirer les conséquences plus ou moins hypothétiques,

c) comme moyen de calcul spécifique, dans le cadre d'études intégrées.

En l'état actuel, ce modèle permet d'éclairer des macrophénomènes en tant que bilan annuel moyen, à condition de généraliser des données souvent encore très préliminaires (tableau V, fig. 5).

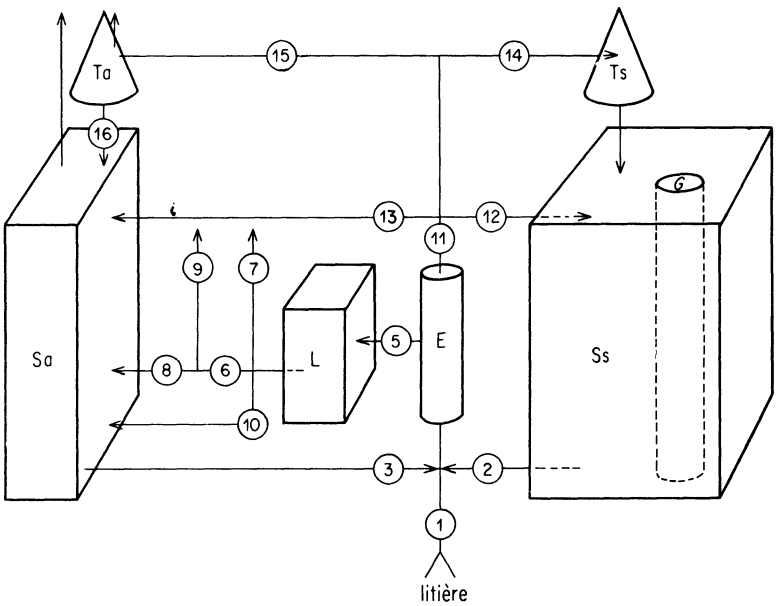

FIG. 5. — Schéma conceptuel de modèle R. E. A. L. synthétisant les principales fonctions lombriciennes mesurables. Le sol et les turricules sont figurés en deux fractions : assimilables (*a*) et stables (*s*). G = galeries; voir le tableau V pour les autres symboles.

TABLEAU V

Estimation préliminaire des principaux paramètres dans R. E. A. L.
(en moyennes annuelles pour Cîteaux et Borculo).

(*ps* = poids de matière sèche; *MOL* = matière organique (*MO*) libre).

Symboles : voir figure 5. Les assimilations et émanations (respiration, excrétion) sont, comme conventionnellement, très sous-estimées.

Symbole			Cîteaux	Borculo	Unités	Calcul
E	Endentères		—	—	—	
L	Lombriciens (total)		170,1	188,0	g *pvh*	Borculo = corrigé
	Épigés		4,7	0,5		Cîteaux = corrigé
	Epianéciques et reste		0,6	8,0		
	Anéciques		128,6	61,6		
	Endogés		36,3	117,9		
S	Sol		1,0	1,0	m³	Conventionnel, surface = 1 m²
T	Turricules		?	?		
1	Nécromasse litière incorporation	*MO*	256,0	139,3	g *ps*	2 g *ps*/g *pph* anéciques
2	Ingestats minéraux		33 618	53 610	g *ps*	40 g *ps*/g *pph* épigés 160 g *ps*/g *pph* anéciques 360 g *ps*/g *pph* endogés
3	Ingestats organiques endogés	*MO*	7 018	7 761	g *ps*	*MOL* 11 — *MO* 5
		MOL	6 544	7 380	g *ps*	*MOL* 4 — *MO* 1
4	Ingestion	*MOL*	6 800	7 520	g *ps*	60 g *ps*/g *pph* épigés 40 g *ps*/g *pph* endogés 40 g *ps*/g *pph* anéciques
5	Assimilation = Émanation	N	102	113	g *ps*	0,6 g/g *pph*
		C	(510)	(564)		C/N = 5 (?)
		MO	(898)	(993)		*MO* = C × 1,74
6	Élaboration	N	2,7	3,0	g *ps*	1 g *ps*/g *ps* anéciques et endogés
		C	12,5	13,5		
		MO	24,5	26,4		2 g *ps*/g *ps* épigés N = 11,3 *ps*; C = 51,1 *ps*
7	Respiration		?	?		Inconnus
8	Cadavérisation	*MO*	24,0	25,9	g *ps*	6-3
9	Prédation aviaire	*MO*	0,5	0,5	g *ps*	≃ 2 % de 6
10	Excrétion		?	?		Inconnus
7 + 10	Émanations moléculaires	C	497,5	550,5	g *ps*	5-6
11	Défécation	*MOL*	6 120	6 768	g *ps*	90 % de 4.
		Sol	33 618	53 610	g *ps*	
12			27 528	50 148		
13			5 011	6 331		
14			6 090	3 462		
15			1 109	437		
16			?	?		

Il est clair qu'il faudra encore de nombreuses années de recherches pour obtenir des résultats fiables permettant de décrire, ne serait-ce qu'approximativement, le rôle des lombriciens (et *a fortiori* de la faune) dans nos prairies. Toutefois, la recherche de *méthodes écologiques* (c'est-à-dire mesurant les phénomènes effectivement *in situ*) et la confrontation intégrée des données provenant d'autres sources ont déjà apporté un résultat substantiel : une modification conceptuelle de la perception du rôle des lombriciens.

Alors que les lombriciens apparaissent surtout comme des animaux influant sur les processus de l'écosystème *via* les conséquences microbiennes, structurales et végétales qu'ils déclenchaient, il est établi qu'ils jouent aussi un rôle direct dans la minéralisation de la matière organique et peut-être même sa réorganisation (mucus). Au niveau de ces fonctions leur rôle n'est plus, au regard de celui des microorganismes, marginal. Il semble même que des chaînes d'échanges puissent être décrites; les mucus (mucopolysaccharides) stimuleraient les protéolytiques et apporteraient de l'énergie aux fixateurs d'azote aérobie libre dans la drilosphère par un processus analogue au couple exsudats racinaires/fixateurs rhizosphériques.

Le volume de terre brassée plusieurs fois par an, enrichie « initialement » par une incorporation lombricienne de débris végétaux frais, forme la partie vivante, biostimulée du sol. Cette fraction subit un travail intense en raison de l'état de famine endémique des peuplements lombriciens (on observe toujours un accroissement de brassage en situation de jeûne) qui « s'épuisent à la tâche » à la limite des possibilités tropho-énergétiques. Ce sol biostimulé subit ainsi alternativement des passages de l'état d'endentère à celui de fèces-incubation. Le développement d'une méthode écologique a aussi une autre conséquence, technique cette fois : les lombriciens sont en passe de devenir un outil d'exploration des processus endogés *in situ*. Alors qu'il est difficile de définir des compartiments dans la nécromasse et de quantifier racines, rhizosphère et microorganismes, les lombriciens peuvent être, au moins en partie, extraits *sans perturbations* du système sol et réintroduits après marquage isotopique. Les progrès techniques relatifs à la sensibilité de lecture des isotopes permettent même d'augurer la possibilité de « suivre » ces éléments marqués (notamment ^{15}N) à partir du compartiment lombricien dans les autres composantes de la prairie. Comme on le voit, Casimir au présent est tourné vers le futur.

REMERCIEMENTS

Comme la première partie de l'article le montre, ce travail s'inscrit dans un long processus aux recherches desquelles concourent directement MM. Berenguer, Ferrière, Rouelle, Richard et plus indirectement MM. Fayolle, Joannes & Stawiecki. Durant un temps, MM. Bhatnagar, Beugnot & Kretzschmar ont également contribué à ce travail collectif. Des contributions importantes de Mme Loquet, de MM. Cuendet, Dietz & Mazaud ont été directement intégrées à la synthèse de Casimir en prairie. L'auteur tient à assurer de ses remerciements ses divers collègues et beaucoup plus largement l'ensemble des contacts scientifiques qui ont fortement contribué à enrichir les recherches, notamment les autres partenaires du groupe Casimir.

BIBLIOGRAPHIE

Bachelier G., 1972. — Étude expérimentale de l'action des animaux sur l'humification des matériaux végétaux. I. Premières expériences et conclusions préliminaires. *Trav. doc. ORSTOM*, **14**, 1-175.

BACHELIER G., 1973. — Étude expérimentale de l'action des animaux sur l'humification des matériaux végétaux. II. Action des animaux morts et des acides aminés. Conclusions générales. *Trav. doc. ORSTOM*, **30**, 1-80.

BACHELIER G., 1975. — Importance de la nature stéréochimique des acides aminés dans les processus d'humification. *Rev. écol. biol. sol*, **12**, 383-392.

BOUCHÉ M. B., 1969. — Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de Lombricidés. *Pedobiologia*, **9**, 1/2, 26-34.

BOUCHÉ M. B., 1971. — Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. In: PESSON, ed., *La vie dans les sols*, Gauthier-Villars, 187-209.

BOUCHÉ M. B., 1972 *a*. — *Lombriciens de France. Écologie et systématigue*. Ed. INRA, *Ann. zool.-écol. anim.*, numéro spécial, 72-2, 1-671.

BOUCHÉ M. B., 1972 *b*. — Répartition des vers de terre appréciée par le rapport carbone-azote dans les types d'humus en France, In: *C. R. du IVe coll. Pedobiologiae*, Dijon, septembre 1970; éd. INRA, *Ann. zool.-écol. anim.*, 71-7, 481-492.

BOUCHÉ M. B., 1975 *a*. — Fonctions des lombriciens. IV. Corrections et utilisations des distorsions causées par les méthodes de capture. In: *Progress in soil zoology*, C. R. Ve coll. int. zool., éd. Academia, Prague, 571-582.

BOUCHÉ M. B., 1975 *b*. — Fonctions des lombriciens. III. Premières estimations quantitatives des stations françaises du P. B. I., coll. biologie du sol, Montpellier, 25 mai-2 juin 1973. *Rev. écol. biol. sol*, **12**, 1, 25-44.

BOUCHÉ M. B., 1977 *a*. — Stratégies lombriciennes. In: U. LOHM & T. PERSSON, *Soil organisms as components of ecosystems*. Proc. 6th int. coll. soil zool. *Ecol. bull.* (Stockholm), **25**, 122-132.

BOUCHÉ M. B., 1977 *b*. — Écologie et paraécologie; peut-on estimer la contribution de la faune du sol aux cycles des éléments biogènes ? In: U. LOHM & T. PERSSON, *Soil organisms as components of ecosystems*. Proc. 6th int. coll. soil zool. *Ecol. bull.* (Stockholm), **25**, 157-163.

BOUCHÉ M. B., 1978. — Fonctions des lombriciens. I. Recherches françaises et résultats d'un programme forestier coopératif (R. C. P. - 40). *Bull. Scient. Bourgogne*, **30**, 139-228.

BOUCHÉ M. B., 1979. — Production et flux d'énergie des lombrics dans les sites du P. B. I. Pin du Haras (Borculo). In: G. RICOU, *Le haras du Pin*, P. B. I., Lab. zool., INRA, Rouen, **4**, 74-94.

BOUCHÉ M. B., 1980 *a*. — L'interprétation morphologique des lombriciens : un commentaire de l'évaluation de R. W. SIMS, C. R. Coll., Padova, *Pedobiologia*, **20**, 227-229.

BOUCHÉ M. B., 1980 *b*. — Objectifs, compartimentation et faisabilité du modèle R. E. A. L. (Rôle Écologique et Agronomique des Lombriciens). C. R. symp. inter. Oligochètes, Padova, septembre 1977. *Pedobiologia*, **20**, 3, 197-211.

BOUCHÉ M. B., 1981. — Contribution des lombriciens à la migration des éléments dans les sols en climats tempérés. C. R. coll. int. CNRS. *Migrations organo-minérales dans les sols tempérés*. Nancy, 24-28 septembre 1979. Ed. CNRS, 145-153.

BOUCHÉ M. B. & BEUGNOT M., 1972. — Contribution à l'approche méthodologique des biocénoses II. L'extraction des macro-éléments du sol par lavage-tamisage. *Ann. zool. écol. anim.*, **4**, 537-544.

BOUCHÉ M. B. & BEUGNOT M., 1979. — Action du chlorate de soude sur un peuplement de lombriciens. *Phytiatrie-phytopharmacie*.

BOUCHÉ M. B. & GARDNER R. H., (sous presse). — Fonctions des lombriciens (Earthworm functions). VII. Methodological bias on earthworms estimates.

BOUCHE M. B. & KRETZSCHMAR A., 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.

BOUCHÉ M. B. & STAWIECKI J., 1979. — Séparation de la matière organique libre du sol : description d'un dispositif évitant les pertes d'éléments. *Doc. pédozol.*, **1**, 1, 66-73.

CUENDET G., 1979. — Étude du comportement alimentaire de la mouette rieuse (*Larus ridibundus L.*) et de son influence sur les peuplements lombriciens. Thèse de Doctorat, Fac. sci. de l'Univer. Lausanne, 1-111.

DARWIN C. R., 1837. — On the formation of the mould. *Proc. geol. soc. London*, **5**, 505-509.

DARWIN C. R., 1881. — *The formation of the vegetable mould through the action of worms with observations on their habits*. Ed. John Murray, London, 1-326.

DARWIN C. R., 1882. — (Traduction française de DARWIN, 1881) *Rôle des vers de terre dans la formation de la terre végétale*. Ed. Reinwald, Paris, 1-257.

DIETZ S., 1979. — Étude de l'incorporation de la litière en système herbacé à l'aide de matériel végétal marqué au ^{14}C. Thèse de 3e cycle écol. terr. Univer. Sci. Tech., Languedoc, Montpellier, 1-78.

DIETZ S. & BOTTNER P., 1981. — Étude par autoradiographie de l'enfouissement d'une litière marquée au ^{14}C en milieu herbacé. In: Colloques intern. du CNRS, n° 303, *Migrations organo-minérales dans les sols tempérés*, 125-132.

DREIDAX L., 1931. — Untersuchungen über die Bedeutung der Regenwürmer für den Pflanzenbau. *Arch. Pflanzenbau*, **7**, 413-467.

EL DUWEINI K. A. & GHABBOUR S. I., 1971. — Nitrogen contribution by live earthworms to the soil. In: *IVe Colloque Pedobiologiae*, Dijon, 14/19-IX-1970, INRA publ. 71-7, 495-501.

EVANS A. C. & GUILD J. MC L., 1948. — Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. V. Field populations. *Ann. appli. biol.*, **35**, 4, 485-493.

FERRIÈRE G., 1979. — Étude micromorphologique des épidermes végétaux de la prairie de Cîteaux. *Doc. pédozool.*, **1**, 1, 74-89.

FERRIÈRE G., 1980. — Fonctions des lombriciens. VII. Une méthode d'analyse de la matière organique végétale ingérée. *Pedobiologia*.

FERRIÈRE G., FAYOLLE L. & BOUCHÉ M. B., (sous presse). — Un nouvel outil essentiel pour l'écophysiologie et l'écotoxicologie, l'élevage des lombriciens en sol artificiel. *Pedobiologia*.

GÉRARD B. M., 1967. — Factors affecting earthworms in pastures. *J. anim. ecol.*, **36**, 1, 235-252.

GOUNOT M. & BOUCHÉ M. B., 1974. — Modélisation de l'écosystème prairial : objectifs et méthodes. *Bull. écol.*, **5**, 4, 309-338.

GRAFF O., 1964. — *Untersuchungen über die Bodenfauna im Ackerboden. Habilitationsschrift Erlang. Landwirtschaft*. Fab. j. Liebig Univer., Giessen, 1-107.

GRAFF O., 1967. — Ueber die Verlagerung von Nährelementen in den Unterboden durch Regenwurmtätigkeit. *Landwirtschaft. Forsch.*, **20**, 2/3, 117-127.

GRAFF O., 1971 *a*. — Stickstoff, Phosphor und Kalium in der Regenwurmlosung auf der Wiesenversuchsfläche des Sollingprojektes. *Ann. zool.-écol. anim.*, n. h. n., 71-7, 503-511.

GRAFF O., 1971 *b*. — Beeinflussen Regenwumröhren die Pflanzenernährung ? *Landbanforsch. Volkenr.*, 21, **2**, 103-108.

JOANNES H. & KRETZSCHMAR A., (sous presse). — Étude du transit intestinal des lombriciens anéciques.III. Modélisation et quantification.

KRETZSCHMAR A., 1978. — Quantifications écologiques des galeries de lombriciens. Technique et premières estimations. *Pedobiologia*, **18**, 31-38.

KRETZSCHMAR A., BERENGUER J. & BEUGNOT M., 1977. — Évaluation des coefficients de transformation entre les différentes caractéristiques pondérales des lombriciens d'une prairie permanente tempérée. *P. cent. pir. biol. exp.*, Jaca, **9**, 125-131.

LAVELLE P., 1977. — Bilan énergétique des populations naturelles du ver de terre géophage *Millsonia anomala* (Oligochètes-Acanthodrilidae) dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Géo. éco. trop.*, **1**, 2, 149-157.

LAVELLE P., 1978. — *Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème*. Ed. lab. zool. E. N. S., Paris, 1-301.

LAVELLE P., 1979. — Relations entre types écologiques et profil démographiques chez les vers de terre de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Rev. écol. Biol. Sol*, **16**, 1, 85-101.

LAVELLE P., 1981. — Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Œcologica, Œcol. gener.*, **2**, 117-133.

LEHNINGER L. E., 1977. — *Biochimie*. Ed. Flammarion, 1-1600.

LEIN Z. J., 1940. — Au sujet de l'association des humus avec la partie minérale du sol (en russe). *Potchvovedenie*, **10**, 41-57.

LOQUET M., 1974. — Étude de l'activité microbiologique d'une prairie permanente : le Haras du Pin. Comparaison avec les turricules de vers. *Rev. écol. biol. sol*, **11**, 1, 47-65.

LOQUET M., BOUCHÉ M. B., BHATNAGAR T. & ROUELLE J., 1977. — Essai d'estimation de l'influence écologique des lombriciens sur les microorganismes. *Pedobiologia*, **17**, 6, 400-417.

MACFADYEN A., 1966. — Les méthodes d'étude de la productivité des invertébrés dans les écosystèmes terrestres. *Terre et Vie*, **113**, 4, 361-392.

MAZAUD D., 1979. — Évaluation des méthodes de marquage permettant le repérage des lombriciens au terrain; premières applications. Thèse de Docteur-ingénieur, Paris-Grignon, 1-178 + Annexes 1-80.

MEINHARDT U., 1976. — Dauerhafte Markierung von Regenwürmern durch ihre Lebenfärbung. *Nachrichtenhl. deustsch. Pflanzenschutzd.*, **28**, 6, 84-86.

MULLER P. E., 1878. — Studier over Skovjord. I. Om Bögemuld od Bögemor paa Sand og Ler. *Tidsskrift for Skovbrug*, **3**, (cité in Bornebusch, 1930).

NEEDHAM A. E., 1957. — Components of nitrogenous excreta in the earthworms *Lumbricus terrestris* L. and *Eisenia foetida* (Sav.). *Exp. biol.*, **34**, 4, 425-446.

NIELSEN, 1961. — Respiratory metabolism of some population of Enchytraecid worm and free living nematods. *Oikos*, **12**, 1, 126-156.

NOWAK E., 1975. — Population density of earthworms and some elements of their production in several grassland environments. *Ekol. polska.*, **23**, 3, 459-491.

PEREL T. S. & SOKOLOV D. F., 1964. — Quantitative evaluation of the participation of the earthworms *Lumbricus terrestris* Linne (Lumbricidae, Oligochaeta) in the digestion of fallen leaves in the forest (en russe; anglais). *Zool. rhur.*, **43**, 11, 1618-1625.

PHILLIPSON J. & BOLTON P. J., 1976. — The respiratory metabolisms of selected Lumbricidae. *Œcologia*, **22**, 132-152.

PIEARCE T. G., 1972. — The calcium relations of selected Lumbricidae. *J. anim. ecol.*, **41**, 1, 167-188.

RANC D., 1980. — Mesure écologique de la température des lombriciens en prairie permanente par la méthode d'inversion du saccharose. D. E. A. Écologie microbienne, Univ. Claude Bernard, Lyon, 1-54.

RICOU G., 1974. — Production secondaire de la prairie du Pin du Haras (P. B. I.) I. Zoocénose épigée et superficielle : caractères, potentiel. In: G. RICOU, *Le Haras du Pin*, éd. lab. zool., INRA, Rouen, **3**, 45-73.

RICOU G., 1978 *a*. — La prairie permanente du nord-ouest français. In: LAMOTTE & BOURLIÈRE *Problèmes d'écologie : écosystèmes terrestres*. Masson, Paris, 17-74.

RICOU G., 1978 *b*. — Bilan de fonctionnement de la prairie. In: G. RICOU, *Le Haras du Pin*, P. B. I., éd. lab. zool. INRA, Rouen. **4**, 107-114.

ROUELLE J., 1977. — Écologie du cycle de l'azote : dénombrement des peuplements microbiens des structures du sol (turricules et galeries) résultant de l'activité des vers de terre d'une prairie permanente. Thèse 3e cycle, Univ. Lyon, octobre 1977.

SATCHELL J. E., 1963. — Nitrogen turnover by a woodland population of *Lumbricus terrestris*. In: *Soil organisms*, Ed. North-Holland publ. co., Amsterdam, 60-66.

SATCHELL J. E., 1967. — Lumbricidae. In: BURGES & RAW eds., *Soil biology*, Academic Press, London, 259-322.

SATCHELL J. E., 1977. — Earthworms. The trombones of the grave. Among presidential address. In: Soil organisms as components of ecosystems. *Ecol. bull. Stockholm*, **25**, 598-603.

SHTINA E. A. & NEKRASOVA K. A., 1971. — The direct and indirect contribution of soil algae to the primary production of biocenoses. *Ann. zool.-écol. anim.*, n. s., 71-7, 37-45.

SIMS P. W., 1980. — A preliminary numerical evaluation of the taxonomic characters of *Allolobophora* auct. and some allies (Lumbricidae, Oligocheta) occuring in France, *Pedobiologia*, **20**, 3, 212-226.

STOCKLI A., 1928. — Studien über den Einfluss des Regenwurmes auf Beschaffenheit des Bodens. *Landwritschaftl. Jahrb. Schweiz*, **42**, 1-121.

TELLINGHAST E. K., 1967. — Excretory pathways of ammonia and urea in the earthworms *Lumbricus terrestris* L. *J. exp. zool.*, **166**, 295-300.

YU O., GINTZBURGER G. & GOUNOT M., 1975. — Modèle de fonctionnement d'un peuplement de Dactyle (*Dactylis glomerata* L.) en phase végétative. *Œcol. plant.*, **10**, 2, 107-139.

ZICSI A., 1968. — Ein zersammenfassendes Verbreitungsbild der Regenwürmer auf Grund der Boden — und Vegetation — verhältnisse Ungarns. *Opusc. Zool. Budapest*, **8**, 1, 99-164.