

Mise en évidence de l'impact des vers de terre sur la dynamique de la matière organique du sol par la biogéochimie isotopique du carbone

Agnès MARTIN (1), André MARIOTTI (2) et Jérôme BALESDENT (3)

(1) Laboratoire d'écologie (CNRS UA 258), École normale supérieure, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

(2) Laboratoire de biogéochimie isotopique (CNRS UA 196 - INRA), Université Paris-VI, 4 place Jussieu, 75252 Paris Cedex 05.

(3) Station de Science du Sol, CNRA, Route de St-Cyr, 78000 Versailles.

RÉSUMÉ

Le ^{13}C , couramment utilisé comme marqueur naturel de la matière organique du sol, constitue également un marqueur naturel des vers de terre permettant de mettre en évidence l'assimilation des débris organiques du sol par ces animaux. La valeur $\delta^{13}\text{C}$ des vers de terre reflète en effet celle de leurs ressources trophiques : ainsi des vers vivant dans un sol développé sous une végétation de type photosynthétique C_4 ont un rapport $\delta^{13}\text{C}$ compris entre $-10,5$ et $-12,5$ ‰ tandis que des vers vivant dans un sol développé sous une végétation de type photosynthétique C_3 montrent des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ comprises entre $-23,0$ et $-26,0$ ‰. La mesure du rapport $\delta^{13}\text{C}$ de vers de terre vivant dans un sol dont la matière organique a subi un marquage par le ^{13}C permet d'identifier les compartiments de la matière organique que ces animaux sont réellement capables d'assimiler et pour lesquels ils peuvent provoquer un surplus de minéralisation. Cela permet d'évaluer qualitativement et quantitativement l'impact des vers de terre sur la dynamique de la matière organique du sol.

MOTS CLÉS : Matière organique du sol – Ver de terre – Marquage par le ^{13}C – Assimilation – Diète.

ABSTRACT

THE IMPACT OF EARTHWORMS ON THE SOIL ORGANIC MATTER DYNAMICS REVEALED BY C ISOTOPIC MEASUREMENTS

The stable C isotope, a natural label of the soil organic matter, may also act as a natural label of earthworms allowing to identify the soil organic components that these animals are able to assimilate. As a matter of fact, the ^{13}C natural abundance of earthworms is under the control of their diet : the $\delta^{13}\text{C}$ ratio of earthworms living in a soil developed under vegetation with C_4 photosynthetic pathways ranges from -10.5 to -12.5 ‰, while the $\delta^{13}\text{C}$ ratio of animals living in a soil developed under vegetation with C_3 photosynthetic pathways ranges from -23.0 to -26.0 ‰. Any change of earthworm diet is rapidly reflected into the $\delta^{13}\text{C}$ of their tissues. In order to identify which soil organic matter components are assimilated by soil-feeding earthworms, we grew and sampled animals in soils, the organic matter of which has been labelled by ^{13}C . The results indicate that soil-feeding earthworms assimilate mainly young organic residues, whether temperate or tropical species are considered. The identification of earthworm diet by ^{13}C natural labelling, jointly to assimilation rate measurement, provides a fine tool to evaluate in a qualitative and quantitative manner the short term effect of earthworms on the soil organic matter dynamics.

KEY WORDS : Soil organic matter – Earthworm – ^{13}C natural labelling – Diet.

INTRODUCTION

L'évaluation de l'impact de l'activité des vers de terre sur le fonctionnement du sol, et plus particulièrement sur la dynamique de la matière organique du sol (MOS), s'est jusqu'à présent heurtée à une difficulté majeure concernant l'identification des ressources organiques du sol réellement exploitées par ces animaux. Les études de contenus intestinaux (BOUCHÉ et KRETZSCHMAR, 1974 ; FERRIÈRE, 1980 ; KANYONYO et LAVELLE, sous presse) ou de l'équipement enzymatique des vers (VAN GANSEN, 1961 ; LOQUET et VINCESLAS, 1987) n'ont pas permis en effet de mettre en évidence quels compartiments fonctionnels de la MOS ces animaux sont capables d'assimiler et ceux pour lesquels ils peuvent provoquer une stimulation de minéralisation à l'échelle de l'écosystème.

Nous proposons ici une nouvelle technique permettant d'identifier, en condition de laboratoire ou au champ, les compartiments fonctionnels de la MOS réellement assimilés par les vers de terre, qu'ils soient endogés (régime géophage), épigés ou anéciques (régime litéicole) (BOUCHÉ 1977). Cette technique repose sur l'utilisation du ^{13}C , isotope stable du carbone maintenant couramment utilisé comme marqueur naturel de la MOS en cas de changement brusque de végétation (CERRI *et al.*, 1985 ; BALESSENT *et al.*, 1987, 1988 et 1990). Après avoir démontré que l'abondance naturelle en ^{13}C des tissus des vers de terre reflète celle de leur régime alimentaire, nous montrons que la mesure du rapport $\delta^{13}\text{C}$ de vers nourris par un sol dont la MO a elle-même subi un marquage par le ^{13}C permet d'identifier les compartiments organiques du sol assimilés par les animaux. On peut alors en déduire l'impact des vers de terre sur la dynamique de la MOS.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

DE NIRO et EPSTEIN (1978) ont démontré que l'abondance naturelle en ^{13}C des tissus des animaux est généralement très proche de celle des ressources exploitées. Cette propriété a été confirmée chez les vers de terre qui affichent des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ comprises entre $-10,5$ et $-12,5$ ‰ lorsqu'ils vivent dans un sol sous végétation de type photosynthétique C_4 ($\delta^{13}\text{C}$ du sol compris entre -12 et -14 ‰) et comprises entre $-23,5$ et $-26,5$ ‰ lorsqu'ils vivent dans un sol sous végétation de type photosynthétique C_3 ($\delta^{13}\text{C}$ du sol compris entre -26 et -28 ‰) (MARTIN *et al.*, 1992a).

On comprend ainsi que la mesure du rapport $\delta^{13}\text{C}$ de vers nourris avec un sol contenant en mélange des résidus de type C_3 et C_4 permet de visualiser la qualité des composés organiques réellement assimilés.

On rapporte ici deux types d'études permettant d'illustrer ce propos ; la description détaillée de ces deux expériences est donnée dans MARTIN *et al.* (1992a et 1992b) :

Élevage de vers en laboratoire dans un sol dont la MO a subi un marquage spécifique par le ^{13}C

MARTIN *et al.* (1992a) ont séparé les fractions granulométriques de la MO d'un sol de savane herbeuse (végétation de type photosynthétique C_4) prélevé à Lamto (Côte-d'Ivoire) puis ont substitué tour à tour, et de façon stochiométrique, une fraction donnée par une fraction équivalente extraite d'un sol de forêt (végétation de type photosynthétique C_3) ou par des débris frais de légumineuse (plante de type photosynthétique C_3). Le sol ainsi reconstitué a permis d'élever des jeunes individus de l'espèce endogée *Millsonia anomala* pendant 25 jours (température = 28 °C, humidité du sol constante équivalente à la capacité au champ). En fin d'expérience, les vers sont sacrifiés afin de mesurer leur rapport $\delta^{13}\text{C}$ final. Parallèlement, le taux de consommation individuel des animaux est estimé en mesurant la quantité d'excréments produits par chaque ver au cours de l'expérience. Les deux séries de paramètres ainsi mesurés permettent de calculer pour chaque ver un indice d'assimilation (I) défini par l'expression :

$$I = \frac{I \Delta \delta^{13}\text{C} I}{g\text{C}_3 - \text{C ingéré}}$$

Cet indice permet notamment de comparer l'efficacité d'assimilation des différentes fractions granulométriques de la MOS par les vers.

Échantillonnage de vers de terre dans un sol dont la MO a subi un marquage préliminaire *in situ* par le ^{13}C

MARTIN *et al.* (1992b) ont prélevé des vers de terre dans trois sols différents ayant subi un changement daté de végétation (fig. 1).

– Le premier site d'échantillonnage se trouve dans le V Baoulé de Côte-d'Ivoire sous climat tropical humide à Lamto (6° N, 5° W). Une parcelle de savane à dominante graminéenne, protégée du feu depuis 1963, a subi à partir de 1971 une rapide recolonisation forestière qui a induit un changement de végétation C_4/C_3 et un marquage naturel

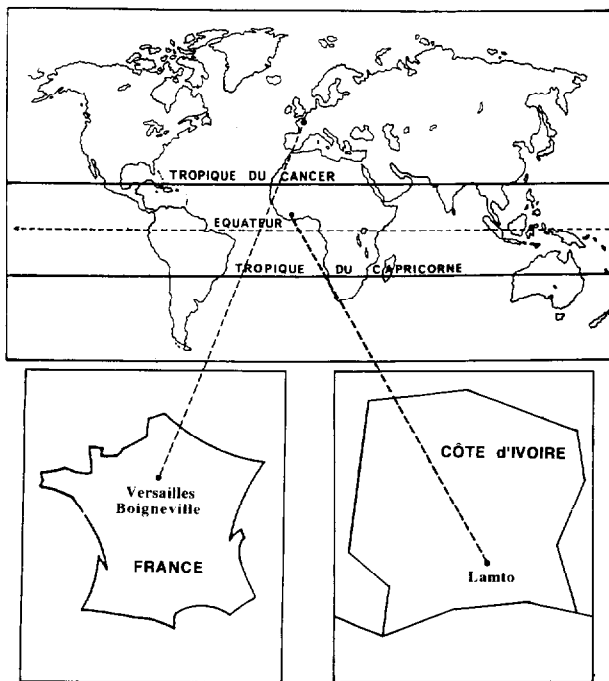


FIG. 1. – Position géographique des sites d'étude : Versailles et Boigneville (France) et Lamto (Côte-d'Ivoire).
 Localization of experimental sites : Versailles and Boigneville (France) and Lamto (Ivory Coast).

de la MOS par le ^{13}C ; la MOS est actuellement constituée de composants C_4 anciens et de composants C_3 récents (tabl. I). Des vers ont été prélevés

dans la strate 0-10 cm du sol de cette parcelle en août 1990.

– Les deux derniers sites d'échantillonnage se trouvent en Ile-de-France, sous climat océanique tempéré, à Boigneville et Versailles (La Minière). Depuis leur mise en culture, les sols ont été d'abord cultivés avec des plantes de type C_3 (blé) puis de façon continue avec une plante de type C_4 (maïs). Le changement de végétation, qui a eu lieu en 1970 à Boigneville, en 1987 à La Minière, a induit un marquage naturel de la MOS par le ^{13}C ; la MOS est actuellement constituée en partie de composants de type C_3 anciens et de composants de type C_4 récents (tabl. I). Des vers ont été prélevés dans ces parcelles en février 1990.

Les vers ont été séparés par espèce et par catégorie écologique (BOUCHÉ, 1977) afin de mettre en évidence une éventuelle relation entre le régime alimentaire des animaux et leurs capacités assimilatrices. On a donc séparé :

- les vers endogés : espèces non pigmentées vivant en permanence dans le sol, à régime géophage ;
- les vers anéciques : espèces à pigmentation antéro-dorsale, vivant dans des galeries et à régime litérique.

Méthodes analytiques et calculs

Les vers élevés en laboratoire ou récoltés sur le terrain ont été tués par immersion rapide dans de l'eau bouillante, puis vidés de leur contenu digestif et lyophilisés. Leur abondance relative en ^{13}C a

TABLEAU I

Principales caractéristiques du sol de savane, forêt et savane protégée du feu à Lamto (Côte-d'Ivoire) et du sol de Boigneville et de La Minière (d'après MARTIN *et al.*, 1990 ; BALEDENT *et al.*, 1990 et sous presse)

Main characteristics of a savanna soil, forest soil and woodland soil at Lamto (Ivory Coast) and two different cultivated soils at Boigneville and Versailles (France) (from MARTIN *et al.*, 1990 ; BALEDENT *et al.*, 1990 and in press)

		Texture	pH	Teneur en C mgC.g ⁻¹ sol	$\delta^{13}\text{C}$ sol (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ litière (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ plantes (‰)	$\text{C}_4 - \text{C}$ (%)
	Savane	sableuse	6,8	8,2	-12,7	-13,0		
Lamto	Savane reboisée	sableuse	6,8	9,1	-22,0	-29,0		38,4
	Forêt secondaire	sableuse	7,2	12,6	-26,6	-28,1		
Versailles	Culture C_3	limoneux	6,5	9,2	-26,4		-26,3	
Versailles	3 ans de maïs / Blé	limoneux	6,5	9,2	-25,3		-12,0	7,0
Boigneville	17 ans de maïs / Blé	limoneux	6,5	9,5	-20,8		-12,5	24,0

été mesurée à l'aide d'un spectromètre de masse (Finnigan Delta E ou VG Sira 9) par méthode Dumas. Les résultats sont exprimés par rapport au standard international PDB.

L'équation permettant de calculer la distribution du C₃-C et du C₄-C au sein de la MO d'un sol ayant subi un changement de végétation (CERRI *et al.*, 1985 ; BALESSENT *et al.*, 1987 et 1988 ; MARTIN *et al.*, 1990) est utilisée dans la deuxième série d'expériences pour estimer le pourcentage de C-C₃ et de C-C₄ dans les tissus des vers de terre prélevés avec des sols contenant en mélange des résidus organiques C₃ et C₄ :

$$X(C_3) = \frac{\delta_1 - \delta_0 \cdot 100}{\delta_2 - \delta_0}$$

où δ_0 est la valeur $\delta^{13}\text{C}$ des tissus de vers nourris uniquement de résidus organiques C₄, δ_2 est la valeur $\delta^{13}\text{C}$ des tissus de vers nourris uniquement de résidus organiques C₃, et δ_1 est la valeur $\delta^{13}\text{C}$ des tissus de vers nourris d'un mélange de résidus organiques C₃ et C₄.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Marquage des vers en laboratoire

Les élevages de vers en laboratoire avec des sols reconstitués contenant en mélange des fractions organiques C₃ et C₄ montrent que le rapport $\delta^{13}\text{C}$

final des vers est significativement inférieur à sa valeur originelle lorsque les fractions organiques 250-2 000 μm ou 0-20 μm ont été remplacées par des fractions forestières homologues et lorsque la fraction organique 250-2 000 μm a été remplacée par des débris frais de légumineuse (tabl. II). Cela montre que :

– *M. anomala* est capable d'assimiler indifféremment les fractions grossières et les fractions fines de la MOS. L'indice d'assimilation I, similaire pour ces deux types de fractions (tabl. II), indique par ailleurs que *M. anomala* assimile les fractions grossières et fines de la MOS avec la même efficacité.

– L'indice d'assimilation est nettement supérieur pour les vers nourris avec le sol contenant les débris de légumineuses. Ce résultat suggère donc que les vers assimilent les matériaux végétaux récents avec une bien meilleure efficacité que les fractions grossières de la MOS.

Ce résultat est confirmé et généralisé par l'échantillonnage des vers dans des parcelles dont la MOS a subi un marquage *in situ* par le ^{13}C .

Marquage des vers *in situ*

À Lamto, l'horizon 0-10 cm du sol de la savane reboisée affiche un rapport $\delta^{13}\text{C}$ d'environ -22‰ , ce qui indique que la MO y est constituée d'environ 40 % de C₄-C âgé de plus de 16 ans, et de

TABLEAU II

$\delta^{13}\text{C}$ de différents sols et $\delta^{13}\text{C}$ de *M. anomala* élevés pendant 25 jours dans le sol correspondant. FO 250 = fraction organique 250-2 000 μm , FO 0-20 = fraction organique 0-20 μm , nd = non déterminé. La dispersion autour de la moyenne est indiquée par l'écart-type (d'après MARTIN *et al.*, 1992a)

*$\delta^{13}\text{C}$ ratio of natural and experimental soils and $\delta^{13}\text{C}$ of *M. anomala* fed with those soils for 25 days. FO 250 = 250-2 000 μm organic fraction, FO 0-20 = 0-20 μm organic fraction, nd = not determined. The dispersion is indicated by the standard deviation (from MARTIN *et al.*, 1992a)*

Types de sol	Sol		<i>M. anomala</i>		
	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	C3/C3+C4 (%)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Index d'assimilation (‰.g ⁻¹ C3-C ingéré)	
Sols naturels	Savane (C4)	-12,2	0	-11,8 ± 0,3	
	Forêt (C3)	-27,8	100	-23,5 ± 0,2	
Sols reconstitués	Savane / FO 250 forêt	nd	20	- 12,9 ± 0,4	5,7 ± 2,4
	Savane / FO 0-20 forêt	nd	35	-13,6 ± 0,3	5,5 ± 1,4
	Savane / FO 250 légumineuse	nd	20	- 14,4 ± 0,3	21,3 ± 2,1

60 % de $\text{C}_3\text{-C}$ âgé de moins de 16 ans. Le rapport $\delta^{13}\text{C}$ des vers vivant dans l'horizon 0-10 cm du sol de cette parcelle est toujours plus négatif que celui du sol, et n'est généralement pas significativement différent de la valeur mesurée pour les mêmes espèces vivant dans un sol de forêt (tabl. III). Le carbone constitutif des différentes espèces de vers récoltées dans la parcelle de savane reboisée provient donc en quasi totalité de résidus végétaux de type C_3 accumulés après le changement de végétation (tabl. III). Cette deuxième étude suggère donc que les vers de terre tropicaux n'assimilent que des résidus organiques relativement récents (ici âgés de moins de 16 ans), qu'ils soient anéciques (régime litéricole) ou endogés (régime géophage).

Ce résultat analysé conjointement à celui concernant l'assimilation des fractions granulométriques de la MOS (voir § précédent) suggère que les résidus organiques exploités par les vers proviennent probablement en majorité des fractions organiques grossières du sol constituées de débris végétaux récents mais aussi des fractions fines du sol (0-20 μm), fraction au sein de laquelle seuls les composants les plus récents tels que la biomasse ou les métabolites microbiens seraient exploités. La capacité des vers de terre à assimiler les composés microbiens, bien que fréquemment suggérée (COOKE et LUXTON, 1980 ; COOKE, 1983 ; ROUELLE, 1983) n'a cependant jamais été clairement démontrée.

Les résultats issus des parcelles d'Ile-de-France démontrent de façon encore plus évidente l'incapacité des vers de terre des régions tempérées à assimiler les composés organiques anciens du sol. Les vers collectés dans la parcelle cultivée en maïs depuis 3 ans, dont la MOS est constituée seulement de 8 % de $\text{C}_4\text{-C}$, affichent un rapport $\delta^{13}\text{C}$ très proche de celui de vers se nourrissant uniquement de résidus C_4 (tabl. IV). Cela montre que les vers endogés tels que *Allobobophora caliginosa* et *A. rosea* tirent l'essentiel de leurs ressources énergétiques de débris végétaux récents, âgés de moins de trois ans (tabl. IV). Les résultats obtenus à partir des espèces collectées à Boigneville confirment que les résidus végétaux anciens (ici âgés de plus de 20 ans) ne sont absolument pas assimilés, ni par les espèces endogées, ni par les espèces anéciques.

Ce type d'étude permet de conclure que le régime alimentaire des vers de terre tempérés, qu'ils soient anéciques ou endogés, est exclusivement constitué de résidus organiques récents (âgés de quelques années au plus). Cette exploitation différentielle des résidus organiques du sol par les vers peut résulter :

– d'une ingestion préférentielle des débris végétaux récents, fréquemment observée chez les espèces anéciques par l'étude de leur contenu digestif, généralement riche en débris végétaux grossiers (PIEARCE, 1972 et 1978 ; BOUCHÉ et KRETZSCHMAR, 1974 ; BOLTON et PHILLIPSON, 1976). Cette inges-

TABLEAU III

$\delta^{13}\text{C}$ de vers de terre récoltés dans l'horizon 0-10 cm d'une savane (végétation C_4), d'une forêt secondaire (végétation C_3) et d'une savane recolonisée par la forêt depuis 16 ans. La dispersion autour de la moyenne est indiquée par l'écart-type.

Les données affectées d'une lettre différente sont significativement différentes ($p = 0,05$) (d'après MARTIN *et al.*, 1992b)

$\delta^{13}\text{C}$ ratio of earthworms collected in the 0-10 cm soil layer of a savanna (C_4 plants), a secondary forest (C_3 plants) and a savanna colonized by tree 16 years ago. The dispersion is indicated by the standard deviation.

Data with different letters are significantly different ($p = 0.05$) (from MARTIN *et al.*, 1992b)

	Soil (0-10cm)	<i>M.anomala</i> Endogé	<i>Eudrilidae</i> Endogé	<i>D.agilis</i> Epigé	<i>M.lamtoiana</i> Epigé
Savane (C_4)	-12,5	-11,8 \pm 0,4 a			
Forêt secondaire (C_3)	-26,6	-23,8 \pm 0,7 b	-24,5 \pm 0,4 b	-26,4 \pm 0,8 c	-26,2 \pm 0,3 c
Savane reboisée (C_3/C_4)	-22,0	-23,9 \pm 0,5 b	-23,1 \pm 0,3 d	-25,5 \pm 0,2 c	-25,8 \pm 0,9 c
$\text{C}_3\text{-C}$ (%)	63 \pm 7	97 \pm 3	91 \pm 2	95 \pm 1	97 \pm 5

TABLEAU IV

$\delta^{13}\text{C}$ de vers de terre récoltés dans l'horizon 0–10 cm d'une prairie, d'un sol sous culture continue de blé puis de maïs depuis 3 ou 20 ans. La dispersion autour de la moyenne est indiquée par l'écart-type. Les données affectées d'une lettre différente sont significativement différentes ($p = 0,05$) (d'après MARTIN *et al.*, 1992b).
 $\delta^{13}\text{C}$ ratio of earthworms collected in the 0–10 cm soil layer of a grassland (C_3 plants), and a cropping system cultivated with maize for 3 or 20 years after continuous wheat. The dispersion is indicated by the standard deviation.
 Data with different letters are significantly different ($p = 0.05$) (from MARTIN *et al.*, 1992b).

	Soil (0-10cm)	<i>Aporrectodea caliginosa</i> Endogé	<i>A. rosea</i> Endogé	<i>Lumbricus terrestris</i> Anécique
Prairie (C3) ou culture C3	-26,5	-24,9 ± 0,3 a	-24,9 ± 0,5 a	-26,4
3 ans maïs (C4) / Blé (C3)	-25,5	-13,9 ± 0,8b	-13,00 ± 0,8b	Absent
C4-C (%)	8 ± 1	82 ± 5	76 ± 6	
20 ans maïs (C4) / Blé (C3)	-20,8	-11,0 ± 0,5c	Absent	-11,9 ± 0,4 c
C4-C (%)	24 ± 2	100 ± 3		100 ± 2

tion sélective pourrait elle-même être liée à une plus grande appétence des débris végétaux récents pour les vers de terre anéciques ;

– et (ou) de la digestion différentielle des résidus organiques ingérés chez les vers endogés, qui ne présentent pas ou peu d'ingestion sélective. Les débris végétaux récents riches en hydrosolubles, cellulose et hémicellulose sont en effet généralement considérés comme plus facilement décomposables que les résidus organiques anciens enrichis en dérivés de lignine (SWIFT *et al.*, 1979). La digestion préférentielle des composés organiques récents pourrait être facilitée par la comminution affectant les débris végétaux grossiers au cours du transit digestif (MARTIN, 1991), et qui se traduit par une augmentation de la surface d'attaque enzymatique.

CONCLUSION

Cette étude montre que le $\delta^{13}\text{C}$ permet d'identifier de façon fine les ressources organiques du sol réellement exploitées par les vers de terre, en fonction de différents critères tels que la taille ou l'âge des résidus et de relier ces ressources à des compartiments fonctionnels de la MOS, concept de base des modèles de simulation de la dynamique de la MOS. Ainsi, si l'on se réfère au modèle Century (PARTON *et al.*, 1987), on peut situer les ressources exploitées par les vers de terre essentiellement dans

les compartiments à turnover rapide, c'est-à-dire « Structural C », « Metabolic C » et « Slow C » (+ éventuellement « Active C » s'il s'avère que les vers assimilent la biomasse microbienne).

Ce type de connaissance permet également de préciser la place des vers de terre parmi les décomposeurs. Ainsi, grâce au modèle de la dynamique de la MOS proposé par MARTIN *et al.* (1992b) pour les systèmes cultivés des régions tempérées, et basé sur le concept de l'âge du carbone du sol, on met en évidence que l'âge moyen du carbone constitutif des vers de terre, qu'ils soient endogés ou anéciques, est très proche de l'âge moyen du carbone libéré sous forme de CO_2 par respiration microbienne dans le sol (fig. 2). Par leur activité trophique, les vers de terre minéralisent donc des résidus organiques d'âge similaire à ceux décomposés par l'ensemble des autres décomposeurs du sol (microflore, nématodes, microarthropodes).

Dans l'avenir, les connaissances obtenues par marquage naturel au ^{13}C , conjointement à d'autres données telles que la mesure du taux d'assimilation et du taux d'ingestion des vers de terre, permettront d'introduire explicitement ces décomposeurs dans les modèles de simulation de la dynamique de la MOS afin de quantifier leur impact à l'échelle d'un écosystème et de prédire par exemple les conséquences de leur élimination, couramment constatée dans les systèmes de cultures annuelles (LAVELLE et PASHANASI, 1989).

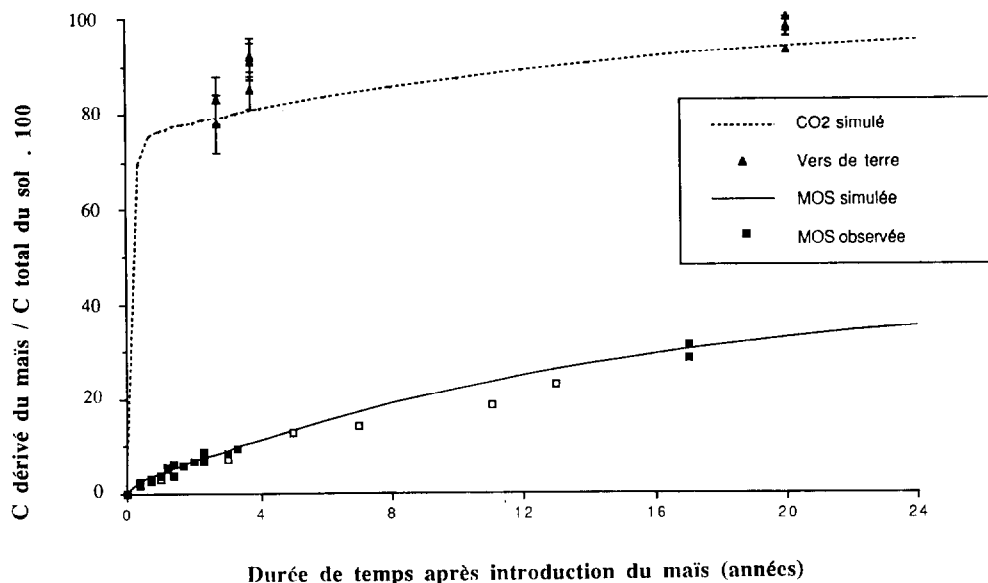


FIG. 2. – Évolution dans le temps du pourcentage en $\text{C}_4\text{-C}$ de la matière organique et du CO_2 libéré par respiration microbienne, prédit par le modèle proposé dans MARTIN *et al.* (1992b), comparé à l'évolution dans le temps du pourcentage en $\text{C}_4\text{-C}$ de la biomasse des vers de terre dans le sol d'une parcelle cultivée avec des cultures C_3 puis cultivée en maïs (C_4) depuis le temps 0 (dans MARTIN *et al.*, 1992b).
*Evolution in time of the percentages of $\text{C}_4\text{-C}$ accumulated in the soil and $\text{C}_4\text{-C}$ released as CO_2 by microbial respiration estimated by the model proposed by MARTIN *et al.* (1992b) as compared to the percentage of $\text{C}_4\text{-C}$ accumulated in earthworm biomass in a C_3 continuous cropping system shifted to maize at $t = 0$ in a temperate region (in MARTIN *et al.*, 1992b).*

Manuscrit accepté par le Comité de rédaction le 11 décembre 1992.

BIBLIOGRAPHIE

- BALESDENT (J.), MARIOTTI (A.), GUILLET (B.), 1987. – Natural ^{13}C abundance as a tracer for soil organic matter dynamics studies. *Soil Biol. Biochem.*, 19 : 25-30.
- BALESDENT (J.), WAGNER (G.H.), MARIOTTI (A.), 1988. – Soil organic matter turnover in long term field experiments as revealed by the ^{13}C natural abundance tracer techniques. *Soil Sc. Soc. Am. J.*, 52 : 118-124.
- BALESDENT (J.), MARIOTTI (A.), BOISGONTIER (D.), 1990. – Effect of tillage on soil organic carbon mineralization estimated from ^{13}C abundance in maize fields. *Journal of Soil Science* 41 : 587-596.
- BALESDENT (J.), BALABANE (M.), MARIOTTI (A.). – Maize root-derived soil organic carbon estimated by natural ^{13}C abundance (in press).
- BOLTON (P.J.), PHILLIPSON (J.), 1976. – Burrowing, feeding, egestion and energy budget of *Allobobophora rosea* (Savigny) (Lumbricidae). *Öecologia* (Berlin) 23 : 225-245.
- BOUCHÉ (M.B.), 1977. – Stratégies lombriciennes. Soil Organism as Components of Ecosystems. *Ecology Bulletin* (Stockholm) 25 : 122-132.
- BOUCHÉ (M.B.), KRETZSCHMAR (A.), 1974. – La fonction écologique des Lombriciens. II. Recherches méthodologiques pour l'analyse du sol ingéré (étude du peuplement de la station RCP 165-PBI). *Revue d'Écologie et Biologie du Sol* 11 : 127-139.
- CERRI (C.), FELLER (C.), BALESDENT (J.), VICTORIA (R.), PLENECASSAGNE (A.), 1985. – Application du traçage isotopique naturel en ^{13}C à l'étude de la dynamique de la matière organique dans les sols. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 300 (II-9) : 423-428.
- COOKE (A.), 1983. – The effect of fungi on food selection by *Lumbricus terrestris* L. In : J.E. Satchell Ed., *Earthworm Ecology*. London, Chapman and Hall : 365-373.
- COOKE (A.), LUXTON (M.), 1980. – Effect of microbes on food selection by *Lumbricus terrestris*. *Revue d'Écologie et Biologie du Sol* 17 : 365-370.
- DE NIRO (M.J.), EPSTEIN (S.), 1978. – Influence of diet on the distribution of carbon isotopes of animals. *Geochimica and Cosmochimica Acta* 42 : 495-506.

- FERRIÈRE (G.), 1980. – Fonctions des Lombriciens. VII. Une méthode d'analyse de la matière organique végétale ingérée. *Pedobiologia* 20 : 263-273.
- KANYONYO (K.K.), LAVELLE (P.). – Feeding habits of *Millsonia lamtoiana*, a detritivorous earthworm from west african savannas. *Soil Biol. Biochem.* (à paraître).
- LAVELLE (P.), 1978. – *Les Vers de terre de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème*. Th. Doct. Univ. Paris-VI, Publication du Laboratoire de Zoologie ENS, Paris, France.
- LAVELLE (P.), 1981. – Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Œcologica, Œcologia Generalis* 2 : 117-133.
- LAVELLE (P.), PASHANASI (B.), 1989. – Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia* 33 : 283-291.
- LOQUET (M.), VINCESLAS (M.), 1987. – Cellulolyse et ligninolyse liées au tube digestif d'*Eisenia fetida andrei* Bouché. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, 24(4) : 559-571.
- MARTIN (A.), 1991. – Short-term and long-term effect of the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (Megascolecidae, Oligochæta) of tropical savanna, on soil organic matter. *Biology and Fertility of Soils* 11 (3) : 234-238.
- MARTIN (A.), MARIOTTI (A.), BALESDENT (J.), LAVELLE (P.), VUATTOUX (R.), 1990. – Estimate of organic matter turnover rate in a savanna soil by ¹³C natural abundance measurements. *Soil Biol. Biochem.*, 22(4) : 517-523.
- MARTIN (A.), MARIOTTI (A.), BALESDENT (J.), LAVELLE (P.), 1992a. – Soil organic matter assimilation by a geophagous tropical earthworm based on δ¹³C measurements. *Ecology* 73.
- MARTIN (A.), MARIOTTI (A.), BALESDENT (J.), 1992b. – Earthworm diet related to soil organic matter dynamics through ¹³C measurements. *Œcologia* 91 : 23-29.
- PARTON (W.J.), SCHIMEL (D.S.), COLE (C.V.), OJIMA (D.S.), 1987. – Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains Grasslands. *Soil Sc. Soc. Am. J.*, 51 : 1173-1179.
- PIEARCE (T.G.), 1978. – Gut contents of some lumbricid earthworms. *Pedobiologia* 18 : 153-157.
- ROUELLE (J.), 1983. – Introduction of amœbæ and *Rhizobium japonicum* into the gut of *Eisenia fetida* (Sav.) and *Lumbricus terrestris*. In : J.E. Satchell Ed., *Earthworm Ecology*. London, Chapman and Hall : 375-381.
- SWIFT (M.J.), HEAL (O.W.), ANDERSON (J.M.), 1979. – *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Oxford, Blackwell Scientific.
- VAN GANSEN (P.), 1962. – Structures et fonctions du tube digestif du lombricien *Eisenia fetida* Savigny. *Journal of Microscopy* I.