

Pourquoi et comment gérer la macrofaune du sol?

T. Decaëns¹, J.J. Jiménez², E. Barros⁴, P. Lavelle³, A. Chauvel³, R.J. Thomas²

1. Laboratoire d'Ecologie, UPRES-EA 1293, UFR Sciences et Techniques, Université de Rouen, 76821 Mont Saint Aignan Cedex, France
Email : thibaud.decaens@univ-rouen.fr
2. Soil and Plant Nutrition unit, CIAT, AA # 6713, Cali, Colombie
3. Laboratoire d'Ecologie des Sols Tropicaux, IRD – Université Paris VI, 32 Avenue H. Vargnat, 93143 Bondy Cedex, France
4. INPA/IRD-Ecologia, CP 478, 69011-970, Manaus AM, Brésil

Résumé

La transformation des écosystèmes naturels en agroécosystèmes conduit généralement à de profondes modifications des communautés de macroinvertébrés du sol. D'une façon générale, l'effet est très négatif dans le cas des cultures annuelles ou plus mitigé dans le cas des prairies pâturées. Dans certains cas, ces modifications entraînent un dysfonctionnement du sol qui peut avoir des répercussions significatives en terme de productivité agricole. Différentes techniques de gestions de la faune sont à l'étude dans plusieurs régions du monde. La gestion directe (par culture ex-situ et inoculation massive des vers dans les cultures) semble être une méthode efficace mais réservée aux cultures les plus rentables de part les coûts élevés qu'elle engendre. Les méthodes indirectes (maintien et facilitation des populations autochtones) semblent plus prometteuses en terme d'applicabilité. Suivant les cas, elles peuvent nécessiter un réajustement des pratiques, une gestion adéquate du parcellaire ou encore des rotations de culture.

Mots clés : Macrofaune du sol, vers de terre, intensification agricole, gestion

Abstract

The conversion of natural ecosystems into agroecosystems generally has very dramatic impacts on the communities of soil macroinvertebrates. According to their impacts, two main types of systems may be distinguished: (1) intensive pastures are suitable for the activity of soil fauna, but in some cases may decrease its diversity (2) annual crops are generally detrimental for both the abundance and the diversity of the communities.

Some examples (taken from in- or ex-situ experiments or from observation of established cases in the field) have demonstrated that the modification of faunal communities may lead to significant losses of soil functions. In some cases, consequences on vegetal production have been shown to be important. Furthermore, several studies in pot experiments have pointed out that the maintenance of a minimal earthworm biomass of 40 g. m⁻² enable a significant increase of cultivated plant growth. The interest of managing soil fauna in term of agriculture productivity thus seems to be undeniable, especially for those farmers of tropical countries whose reduced financial means are not sufficient to maintain intensive input rates. Hence, the remaining question is how can farmers manage this natural resource.

Several studies in tropical areas have aimed at assessing the usefulness of massive inoculation of earthworm in cultivated soils. Most of them concluded that the benefits taken from such practices only compensate the associated costs in a few cases (i.e. for those crops of high commercial value). The more spectacular example is given by tea crops in India, where an efficient inoculation method (leading to a 80 to 280% increase of crop yields) was recently patented.

Another strategy consists in attempting to conserve or facilitate the pre-existing native fauna of a given region. This indirect type of management offers a great range of promising potentialities. A simple possibility is to identify agroecosystems that respect edaphic fauna (e.g. no tillage cropping systems). An other solution is to use advisedly the displacement potential of some species, and to favour a rapid re-colonisation of cropped plots from “refuge zones” (e.g. by juxtaposing pastures to crops). Hence, long-term rotation associating annual crops and temporal pastures seems to represent an interesting type of integrated agroecosystem, where the pastured period will enable the reconstitution of faunal communities between two successive cropping events.

Key words : soil macrofauna, earthworms, agriculture intensification, management

1. Introduction

L'impact de la macrofaune endogée sur la fertilité du sol et la croissance des plantes a été un centre d'intérêt scientifique important au cours de 15 dernières années. La plupart des études sur ce sujet mettent en évidence le rôle central que jouent certains invertébrés (dont les vers de terre) dans la régulation de processus pédologiques, contribuant ainsi au maintien de la structure du sol et à la régulation de la dynamique de la matière organique (26). L'impact positif de l'activité des vers de terre sur la croissance végétale, reconnue dès la fin du XIX^{ème} siècle par **Darwin** (7), a été confirmé depuis par des études récentes, même si des effets nuls ou négatifs ont été observés dans certains cas particuliers (37, 4). Sur la base de ces résultats, les macroinvertébrés, et plus particulièrement les vers de terre, ont été considérés comme une ressource vivante potentiellement utilisable pour augmenter la productivité et la durabilité de nombreux systèmes de production agricole (29, 27).

Dans les agroécosystèmes, les communautés de macroinvertébrés sont généralement très sensibles aux pratiques agricoles qui modifient directement le régime de perturbations et la disponibilité des ressources trophiques pour la faune. Ceci a été largement décrit en milieu tropical, où les communautés sont profondément modifiées lorsque les forêts ou les savanes sont converties en agroécosystèmes (28, 6, 17, 14). Ces changements interviennent à un niveau taxonomique (par exemple lorsque les espèces autochtones sont supplantées par des exotiques), écologique (lorsque les changements affectent l'importance relative des groupes écologiques et/ou fonctionnels), ou quantitatif (lorsque la biomasse et/ou la densité des populations sont modifiées). Alors que les cultures annuelles ont généralement des impacts très négatifs à la fois sur l'abondance et la diversité des communautés, les pâturages semblent constituer des milieux propices au développement de fortes biomasses de vers de terre avec cependant dans certains cas une diminution simultanée de la richesse taxonomique (15). Les conséquences de telles modifications sur le fonctionnement du sol ont été observées dans un nombre important de sites (5, 41, **Folgarait**, données non publiées).

Un important challenge pour les écologues du sol consiste maintenant à développer des techniques de gestion de la faune édaphique dans les sols utilisés pour la production agricole. Différentes options existent, qui font intervenir des techniques directes (par exemple élevage de vers et inoculation massive dans les sols) ou indirectes (facilitation des

communautés de macroinvertébrés autochtones). L'objectif de cette note est de présenter et d'illustrer à l'aide d'exemples concrets l'état actuel des recherches dans ce domaine, ainsi que les observations qui justifient une telle démarche.

2. Réponses de la faune du sol à l'intensification de l'agriculture

La principale particularité des agroécosystèmes est d'être soumis à des pratiques agricoles qui diminuent le plus souvent la richesse spécifique des communautés végétales et/ou animales (38, 39, 16). Trois catégories d'organismes vivants caractérisent ces systèmes (38) : (1) les *producteurs* (plantes cultivées et herbivores domestiques) ; (2) les *organismes ressource* qui contribuent positivement à la productivité du système sans être directement utilisables par l'agriculteur (plantes de couverture et décomposeurs) ; (3) les *organismes destructeurs* (adventices, ravageurs et parasites). Les pratiques agricoles sont destinées à optimiser la production et à éliminer les organismes destructeurs, et considèrent généralement le maintien des organismes ressource comme un objectif secondaire (3).

Le concept d'intensification agricole décrit des changements dans la structure des agroécosystèmes qui accompagnent le passage d'une agriculture traditionnelle (extensive) à une agriculture moderne (intensive) (39). L'intensification sous-entend trois principaux types de changement : (1) l'utilisation plus fréquente de la même parcelle de sol (*i.e.* intensification de l'utilisation de la ressource) ; (2) l'augmentation de la spécialisation des espèces productives (*i.e.* perte de biodiversité de la couverture végétale) ; (3) le recours accru aux intrants (engrais, pesticides) et à la mécanisation (38, 16).

Du point de vue de la faune du sol, l'intensification agricole et les pratiques agricoles qui lui sont associées (destruction de la végétation naturelle, labour, utilisation de pesticides) entraînent des modifications du régime de perturbation et de la disponibilité en ressource trophique (Figure 2) (39, 9). D'une façon générale, trois grands types d'agroécosystèmes peuvent être distingués sur la base de leurs impacts sur la faune du sol (Figure 1) (15) :

(1) Les cultures annuelles ont généralement un effet fortement négatif à la fois sur l'abondance et la diversité de la macrofaune (28, 12). Cette réponse des communautés est probablement liée à l'utilisation du labour et de pesticides ainsi qu'à la diminution des retours organiques au sol, qui conduisent à une destruction physique des

populations d'invertébrés tout en diminuant leur capacité de régénération entre deux évènements perturbateurs.

- (2) Les pâturages constituent des environnements globalement favorables à l'activité de la faune du sol, avec un effet positif particulièrement net sur la biomasse de vers de terre (28, 12, 23). Toutefois, ils conduisent dans certains cas à une diminution significative de la diversité des communautés, qui peut aller jusqu'à une disparition quasi complète de la faune autochtone au profit de quelques espèces compétitrices agressives (2). Ces résultats sont à mettre en relation avec l'augmentation significative de la qualité de la ressource (racines mortes, litières de légumineuses, déjections de mammifères domestiques) qui conduit à une augmentation de la capacité de charge du système pour la faune édaphique, favorisant dans certains cas l'exclusion de certaines espèces au profit des plus compétitives (10).
- (3) Les systèmes sylvicoles et agro-sylvicoles ont généralement un impact positif sur l'abondance et la diversité des peuplements de macroinvertébrés (28, 17). Ce fait peut être attribuer à une forte diversité des apports organiques disponibles pour la faune, qui favorise l'établissement d'une communauté diversifiée et abondante.

L'intensité des changements occasionnés aux peuplements de vers de terre dépend par ailleurs largement de l'amplitude des modifications environnementales induites par l'utilisation agricole du sol. La richesse spécifique est par exemple largement diminuée lorsqu'une forêt tropicale ou une savane est convertie en culture annuelle ou en pâturage (25, 28, 6, 12, 14). Inversement, peu de changements sont observés lorsque le système cultivé est fonctionnellement similaire à l'écosystème d'origine, comme par exemple dans le cas d'un pâturage dans une zone de savane (12, 13, 23) ou d'un système agro-forestier en milieu forestier (28, 17, 14).

3. Quelles incidences pour les producteurs ?

L'impact des pratiques agricoles sur les communautés macrofaunistiques endogées est par ailleurs susceptible d'avoir des conséquences significatives sur le fonctionnement du sol. Cela peut tout d'abord se produire lorsque les populations chutent en deçà d'un niveau critique de biomasse. Dans une récente étude synthétique, **Brown et al.** (4) démontrent

l'impact positif de l'activité des vers de terre sur la croissance d'espèces végétales cultivées (Figure 3) et considèrent 30 g m^{-2} comme la biomasse minimum nécessaire pour que ces effets soient significatifs. De tels niveaux sont très fréquemment atteints dans les pâturages mais sont très au dessus de la capacité de charge de la plupart des systèmes de cultures annuelles (29). Des expérimentations *in situ* ont également prouvé que la disparition de certaines espèces fortement représentées en biomasse peuvent conduire à une dégradation superficielle du sol dans certains pâturages tropicaux. En Colombie, **Decaëns et al.** (11) ont par exemple démontré que l'élimination expérimentale d'une espèce dominante de vers de terre dans les 30 premiers cm de sol conduit à une compaction superficielle de celui-ci, une diminution de teneurs en C total ainsi qu'à une chute de la biomasse de fourrage et un envahissement de la végétation par les adventices.

Des pertes de fonctions peuvent également intervenir lorsque de fortes biomasses sont associées à une diminution importante de la diversité des communautés. Un exemple spectaculaire est donné par certains pâturages amazoniens, dans lesquels la conversion de la forêt en système herbacé conduit à la disparition de la faune autochtone au profit d'une unique espèce exotique de vers de terre (2). Dans ces systèmes, la fonction de régulation de la structure du sol normalement assurée par la faune n'est plus remplie et l'accumulation excessive de turricules de vers à la surface du sol conduit à une compaction superficielle de celui-ci avec des conséquences significatives sur la production fourragère (Figure 4) (5).

Des résultats similaires ont été décrits dans des polders récents en Hollande, où des densités considérables de vers endogés sont considérées comme responsables de la formation de mottes compactes de sol qui contraignent fortement et vont jusqu'à empêcher la récolte des pommes de terre dans certaines cultures (41). Un autre exemple est donné par la disparition des vers de terre anéciques dans les cultures de thé en Inde, qui conduit à une accumulation des feuilles mortes à la surface du sol (36). En Argentine, c'est une espèce particulière de fourmis qui prédomine de façon importante dans des pâturages de pampa et produit des quantités excessives de dômes épigés à la surface du sol et conduit à une dégradation importante de la valeur fourragère des systèmes qui deviennent dès lors inutilisables (Folgarait, données non publiées).

Le concept de durabilité des systèmes de production fait intervenir des notions écologiques et socio-économiques (18, 19). Du point de vue des fonctions de l'écosystème, la durabilité peut se définir comme la capacité d'un système à soutenir une production constante d'un produit désiré, tout en évitant la dégradation du milieu naturel (38). Le sous-système sol occupe une place centrale dans les systèmes de production agricole, et maintenir sa qualité et sa stabilité (*i.e.* résistance + résilience) face aux perturbations anthropiques constitue la base fondamentale de toute gestion durable (40, 3). Les résultats présentés précédemment vont dans le sens de l'idée intuitive selon laquelle une plus grande abondance et diversité des peuplements de macroinvertébrés conduit à une plus grande durabilité des agroécosystèmes. Même si de nouvelles études sont nécessaires pour affiner notre connaissance sur le sujet, l'intérêt théorique de la gestion de la faune du sol en terme de productivité agricole est maintenant démontré, tout particulièrement pour les producteurs des pays tropicaux dont les moyens financiers ne sont pas suffisants pour assurer de fortes quantités d'intrants. Se pose maintenant le problème de savoir comment gérer cette ressource naturelle.

4. Les méthodes de gestion de la faune du sol

La gestion au champ de la macrofaune a principalement été envisagée pour les populations de vers de terre endogés et anéciques qui ont un impact potentiellement sur les propriétés et la fertilité des sols (35). Les techniques étudiées visent à manipuler les populations soit de façon directe, c'est à dire en inoculant de façon massive le sol avec des vers de terre, soit de façon indirecte, en préservant et en stimulant les peuplements autochtones par des pratiques agricoles adaptées. Le but de ces manipulations est de maintenir un niveau adéquat de biomasse pour que des effets significatifs sur la croissance végétale puissent être observés.

4.1. Les méthodes directes

Les méthodes de gestion directes impliquent l'acquisition d'un stock important d'individus préalablement à la phase d'inoculation. Cela peut être fait soit en collectant des vers de terre dans leur environnement naturel, avec les risques de dégradation des milieux que cela peut entraîner, soit en mettant en place des structures d'élevage intensif (35). Des essais d'inoculations ont été menés dans différents pays tropicaux, avec des résultats souvent

encourageants. En Inde, l'inoculation de vers de terre dans des tranchées contenant des sources variées de matière organique conduit à une augmentation de 80 à 275% de la productivité et de la rentabilité des cultures (Figure 5) (35). Au Pérou, l'inoculation de vers de terre dans des systèmes de pépinières favorise la croissance des arbres et l'infection des racines par les mycorhizes symbiotiques (33, 35).

Malgré ces résultats spectaculaires, le coût global de ce type de gestion reste souvent prohibitif (de 1500 à 2000 Euros par hectares pour l'inoculation de 400 Kg ha⁻¹ de vers endogés), et ne peut être envisagé que dans le cas de cultures à forte valeur ajoutée (ex : cultures maraîchères, cultures de thé, etc) (35).

5. Les méthodes de gestion indirectes

Une autre possibilité consiste à gérer les populations de façon indirecte, c'est à dire en facilitant l'activité de la faune autochtone. Les possibilités offertes par la gestion indirecte de la faune sont très variées, et dépendent en grande mesure des conditions environnementales de la zone considérées, des types d'agroécosystèmes implantés et des particularités écologiques de la faune locale. Un avantage indéniable de ces techniques est qu'elles consistent essentiellement en une réorganisation adéquate des pratiques agricoles inhérentes aux systèmes agricoles et qu'elles ne génèrent donc pas de coût supplémentaire pour les producteurs.

Même si les recherches sur le sujet restent encore insuffisantes, les exemples déjà parus dans la littérature scientifique font référence à plusieurs modes de gestion qui peuvent être appliqués de façon indépendante ou simultanée :

- 1- La mise à la disposition d'une source de matière organique de bonne qualité pour la faune du sol apparaît comme la première condition nécessaire au développement d'importantes populations d'invertébrés. La présence d'une composante significative de légumineuses dans la végétation herbacée est par exemple généralement associée à d'importantes biomasses de vers de terre (ex : pâturages à base de graminées et légumineuses ; couverture de légumineuses dans les cultures sans labour ou les plantations de ligneux, etc) (28, 12, 23).

- 2- L'utilisation privilégiée de systèmes de cultures partageant le plus possible de caractéristiques mésologiques avec les écosystèmes naturels de la zone considérée favorise généralement le maintien de la diversité des communautés locales de macroinvertébrés. Dans les zones de savane, les communautés autochtones adaptées aux conditions environnementales des milieux herbacés sont par exemple fortement stimulées dans les pâturages intensifs (12). Inversement, la faune native des forêts tropicales humides se maintient dans les systèmes agro-forestiers ou au contraire disparaît dans les pâturages au profit d'espèces exotiques (28, 2). Dans certaines régions forestières cependant, les espèces natives se maintiennent dans les agroécosystèmes (ex : en Inde et au Sud du Mexique) (15), soulignant la complexité du déterminisme de la plasticité environnementale des espèces et l'importance probable des facteurs historiques dans celui-ci (10).
- 3- L'utilisation parcimonieuse des pratiques agricoles néfastes à la faune (agriculture de précision) permet de minimiser dans une certaine mesure l'impact de systèmes cultivés. A titre d'exemple, des résultats intéressants ont déjà été obtenus dans des systèmes de culture à labour réduit ou nul (21, 20, 34, 32, 24). Dans les savanes colombiennes, l'impact négatif du labour sur les peuplements de vers de terre peut être minimisé lorsque celui-ci intervient pendant la période d'estivation, lorsque la plupart des individus se localisent dans les horizons les plus profonds du sol (Decaëns, données non publiées).
- 4- Les rotations culturales offrent probablement une possibilité intéressante, permettant de minimiser l'effet des cultures annuelles en les alternant avec des phases pâturées favorables à la récupération des peuplements de macroinvertébrés. Dans les savanes colombiennes, l'installation d'un pâturage après une culture de riz permet de récupérer de façon significative les peuplements de vers de terre en 1 an et de multiplier leur biomasse par 2 à 3 par rapport à celle mesurée dans la végétation naturelle en une période de 3 ans (Figure 6). En milieu tempéré, des rotations similaires sont utilisées dans les systèmes de prairies temporaires où les peuplements de vers de terre se reconstituent rapidement et atteignent parfois des niveaux considérables en terme de biomasse (Decaëns et al., données non publiées).

5- L'agencement spatial des parcelles peut également être mis à profit pour maximiser la recolonisation des sols cultivés par la faune. L'idée est de favoriser la colonisation des systèmes dans lesquels les populations sont réduites en les juxtaposant à des systèmes favorables. L'efficacité de cette disposition relative des parcelles dépend bien entendu de la capacité de déplacement de la faune qui est connue pour varier d'une espèce à l'autre (pour les vers de terre, voir 1, 30, 31). Des résultats préliminaires menés en Colombie sur les peuplements de vers de terre n'ont montré aucune influence significative de la proximité des pâturages intensifs sur les communautés des cultures annuelles, sauf pour une espèce de grande taille caractérisée par sa grande mobilité à la surface du sol (11). Des études supplémentaires sont nécessaires pour explorer cette option sur une gamme plus étendue de type de sols, d'agroécosystèmes et d'espèces d'invertébrés.

Contrairement aux techniques de gestion directe qui resteront probablement limitées à des cultures à forte valeur ajoutée, la gestion indirecte peut être envisagée dans la plupart des agroécosystèmes à des coûts relativement réduits. Les bénéfices en terme de productivité agricole restent cependant à évaluer, si possible à l'échelle des exploitations elles même.

6. Remerciements

Nous sommes reconnaissants à M G. Pedro, Secrétaire Perpétuel de l'Académie d'Agriculture de France, pour l'intérêt qu'il a porté à la proposition de séance sur la faune du sol faite par M A. Chauvel. Nous remercions également toutes les personnes qui ont pris part à la collecte des résultats sur lesquels se base ce travail de synthèse.

7. Références bibliographiques

- (1) ADIS J., RIGHI G., 1989. - Mass migration and life cycle adaptation - a survival strategy of terrestrial earthworms in Central Amazonian inundation forests. *Amazoniana*, 11, 23-30.
- (2) BARROS A.E., 1999. - Effet de la macrofaune du sol sur la structure et les processus physiques du sol de pâturages dégradés d'Amazonie. Thèse de Doctorat, Université de Paris VI, Paris, 129p.

- (3) BEARE M.H., CAMERON K.C., WILLIAMS P.H., DOSCHER C., 1997. - Soil quality monitoring for sustainable agriculture. In: Proceedings of the New Zealand Plant Protection Conference, Lincoln University, Canterbury, pp. 520-528.
- (4) BROWN G., PASHANASI B., VILLENAVE C., PATRÓN J.C., SENAPATI B.K., GIRI S., BAROIS I., LAVELLE P., BLANCHART E., BLAKEMORE R.J., SPAIN A.V., BOYER J., 1999. - Effects of earthworms on plant production in the tropics. In: Lavelle P., Brussaard L., Hendrix P.F. (eds), Earthworm management in tropical agroecosystems, CAB-I, Oxon, pp. 87-147.
- (5) CHAUVEL A., GRIMALDI M., BARROS E., BLANCHART E., DESJARDINS T., SARRAZIN M., LAVELLE P., 2000. - Pasture damage by an Amazonian earthworm. *Nature*, 398, 32-33.
- (6) DANGERFIELD J.M., 1990. - Abundance, biomass and diversity of soil macrofauna in savanna woodland and associated managed habitats. *Pedobiologia*, 34, 141-150.
- (7) DARWIN C., 1881. - The formation of vegetable mould through the action of worms with observations of their habits. Murray, London, 153p.
- (8) DECAËNS T., 1999. - Rôle fonctionnel et réponses aux pratiques agricoles des vers de terre et autres ingénieurs écologiques dans les savanes colombiennes. Thèse de Doctorat, Université Paris VI - Pierre et Marie Curie, 374p.
- (9) DECAËNS T., JIMÉNEZ J.J., Soumis. - Earthworm communities under an agricultural intensification gradient in Colombia. *Plant and Soil*, soumis.
- (10) DECAËNS T., JIMÉNEZ J.J., BARROS A.E., CHAUVEL A., BLANCHART E., FRAGOSO C., LAVELLE P., sous presse. - Soil macrofaunal communities in permanent pastures derived from tropical forest or savanna. *Agr. Ecosyst. Environ.*, sous presse.
- (11) DECAËNS T., JIMÉNEZ J.J., LAVELLE P., 1999. - Effects of exclusion of the anecic earthworm *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez and Moreno on soil properties and plant growth in grasslands of the eastern plains of Colombia. *Pedobiologia*, 43, 835-841.
- (12) DECAËNS T., LAVELLE P., JIMÉNEZ J.J., ESCOBAR G., RIPPSTEIN G., 1994. - Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *Eur. J. Soil Biol.*, 30, 157-168.

- (13) DECAËNS T., LAVELLE P., JIMÉNEZ J.J., ESCOBAR G., RIPPSTEIN G., SCHNEIDMADL J., SANZ J.I., HOYOS P., THOMAS R.J., 2001. - Impact of land management on soil macrofauna in the Eastern Plains of Colombia. In: Jiménez J.J., Thomas R.J. (eds), Soil macroinvertebrate communities in the neotropical savannas of Colombia, CIAT, Cali, pp. 19-48.
- (14) FRAGOSO C., BROWN G.G., PATRÓN J.C., BLANCHART E., LAVELLE P., PASHANASI B., SENAPATI S., KUMAR T., 1997. - Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of earthworms. *Appl. Soil Ecol.*, 6, 17-35.
- (15) FRAGOSO C., LAVELLE P., BLANCHART E., SENAPATI B.K., JIMÉNEZ J.J., DE LOS ANGELES MARTINEZ M., DECAËNS T., TONDOH E.J., 1999. - Earthworm communities of tropical agroecosystems: origin, structure and influence of management practices. In: Lavelle P., Brussaard L., Hendrix P.F. (eds), *Earthworm management in tropical agroecosystems*, CAB-I, Oxon, pp. 27-55.
- (16) GILLER K.E., BEARE M.H., LAVELLE P., IZAC A.M., SWIFT M.J., 1997. - Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Appl. Soil Ecol.*, 6, 3-16.
- (17) GILOT C., LAVELLE P., KELI J., KOUASSI P., GUILLAUME G., 1995. - Biological activity of soil under rubber plantations in Côte d'Ivoire. *Acta Zool. Fenn.*, 196, 186-189.
- (18) GOODLAND R., 1995. - The concept of environmental sustainability. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 26, 1-24.
- (19) GOODLAND R., 1997. - Environmental sustainability in agriculture: diet matters. *Ecol. Econ.*, 23, 189-200.
- (20) HENDRIX P.F., PARMELEE R.W., CROSSLEY JR. D.A., COLEMAN D.C., ODUM E.P., GROFFMAN P.M., 1986. - Detritus food webs in conventional and no-tillage agroecosystems. *BioScience*, **36**, 374-380.
- (21) HOUSE G.J., PARMELEE R.W., 1985. - Comparison of soil arthropods and earthworms from conventional and no-tillage agroecosystems. *Soil Till. Res.*, **5**, 351-360.

- (22) HUSTON M.A., 1996. - Biological Diversity. The Coexistence of Species in Changing Landscape. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 681p.
- (23) JIMÉNEZ J.J., MORENO A.G., DECAËNS T., LAVELLE P., FISHER M., THOMAS R.J., 1998. - Earthworm communities in native savannas and man-made pastures of the Eastern Plains of Colombia. *Biol. Fertil. Soils*, 28, 101-110.
- (24) JORDAN D., STECKER J.A., CACNIO-HUBBARD V.N., LI F., GANTZER C.J., BROWN J.R., 1997. - Earthworm activity in no-tillage and conventional tillage systems in missouri soils : a preliminar study. *Soil Biol. Biochem.*, 29, 489-491.
- (25) LAVELLE P., 1988. - Assessing the abundance and role of invertebrate communities in tropical soils: aims and methods. In: Ghabbour S.I., Davis R.C. (eds), *Proceedings of the Seminar on Ressources of Soil Fauna in Egypt and Africa*, Cairo, pp. 275-283.
- (26) LAVELLE P., 1997. - Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Adv. Ecol. Res.*, 27, 93-132.
- (27) LAVELLE P., BIGNELL D., LEPAGE M., WOLTERS V., ROGER P., INESON P., HEAL O.W., DHILLION S., 1997. - Soil function in a changing world : the role of invertebrate ecosystem engineers. *Eur. J. Soil Biol.*, 33, 159-193.
- (28) LAVELLE P., PASHANASI B., 1989. - Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia*, 33, 283-409.
- (29) LEE K.E., 1985. - Eartwhworms. Their Ecology and Relationships with Soils and Land Use. Academic Press, Orlando, 411p.
- (30) MARINISSEN J.C.Y., 1991. - Colonisation of arable fields by earthworms in a newly reclaimed polder in the Netherlands. Preliminary results. In: Veeresh G.K., Rajagopal D., Viraktamath C.A. (eds), *Proceedings of the 10th Int. Soil Zoology Colloquium. Advances in Management and Conservation of Soil Fauna*, India.
- (31) MATHER J.G., CHRISTENSEN O., 1988. - Surface migration of earthworms in grassland. *Pedobiologia*, 36, 51-57.
- (32) PARMELEE R.W., BEARE M.H., CHENG W., HENDRIX P.F., RIDER S.J., CROSSLEY JR. D.A., COLEMAN D.C., 1990. - Earthworms and enchytraeids in

conventional and no-tillage agroecosystems : a biocide approach to assess their role in organic matter breakdown. *Biol. Fertil. Soils*, 10, 1-10.

(33) PASHANASI B., MELENDEZ G., SZOTT L., LAVELLE P., 1992. - Effect of inoculation with the endogeic earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae) on N availability, soil microbial biomass and the growth of three tropical fruit tree seedlings in pot experiments. *Soil Biol. Biochem.*, 24, 1655-1659.

(34) ROVIRA A.D., SMETTEM K.R.J., LEE K.E., 1987. - Effect of rotation and conservation tillage on earthworms in red-brown earth under wheat. *Austr. J. Agric. Res.*, 38, 829-834.

(35) SENAPATI B.K., LAVELLE P., GIRI S., PASHANASI B., ALEGRE J., DECAËNS T., JIMÉNEZ J.J., ALBRECHT A., BLANCHART E., MAHIEUX M., ROUSSEAU L., THOMAS R.J., PANIGRAHI P.K., VENKATACHALAM M., 1999. - In-soil earthworm technologies for tropical agroecosystems. In: Lavelle P., Brussaard L., Hendrix P.F. (eds), *Earthworm management in tropical agroecosystems*, CAB-I, Oxon, pp. 199-237.

(36) SENAPATI B.K., PANIGRAHI P.K., LAVELLE P. (1994) Macrofaunal status and restoration strategy in degraded soil under intensive tea cultivation in India. *Proceedings of the 15th World Congress of Soil Science*. Acapulco, pp. 65-75.

(37) SPAIN A.V., LAVELLE P., MARIOTTI A., 1992. - Stimulation of plant growth by tropical earthworms. *Soil Biol. Biochem.*, 24, 1629-1633.

(38) SWIFT M.J., ANDERSON J.M., 1994. - Biodiversity and ecosystem function in agricultural systems. In: Schulze E.D., Mooney H.A. (eds), *Biodiversity and Ecosystem Function*, Springer-Verlag, Berlin, pp. 15-41.

(39) SWIFT M.J., VANDERMEER J., RAMAKRISHNAN P.S., ANDERSON J.M., ONG C.K., HAWKINS B.A., 1996. - Biodiversity and agroecosystem function. In: Mooney H.A., Cushman J.H., Medina E., Sala O.E., Schulze E.D. (eds), *Functional roles of biodiversity: a global perspective*. John Wiley & Sons Ltd, pp. 261-298.

(40) THOMAS V.G., KEVAN P.G., 1993. - Basic principles of agroecology and sustainable agriculture. *J. Agric. Environ. Ethic*, 6, 1-19.

(41) VAN ROZEN K., ESTER A., 2000. - Earthworm responsible for soil structure problems? In: Proceedings of the XIII International Colloquium on Soil Zoology, Tcheck Republic.

Légendes des figures :

Figure 1 : Composition des communautés de macroinvertébrés du sol dans différents agroécosystèmes tropicaux (d'après Fragoso [15]). La surface des cercles est proportionnelle à la biomasse totale de macroinvertébrés.

Figure 2 : Réponse des communautés de macroinvertébrés du sol au régime de perturbations et à la productivité du milieu environnant (d'après Huston [22]). SN := savanne naturelle; PI := pâturages intensifs; MC := monocultures; RA := rotations annuelles de cultures.

Figure 3 : Impact moyen de l'activité des vers de terre sur la production de grains pour 7 espèces cultivées (calculé à partir de 89 jeux de données) (d'après Brown [4]). Les barres correspondent aux erreurs standards des moyennes.

Figure 4 : Compaction du sol par le vers de terre *Pontoscolex corethrurus* dans des pâturages amazoniens (Manaus) (d'après Chauvel [5]).

Figure 5 : Systèmes de gestion directe des peuplements de vers de terre dans les cultures de thé en Inde (d'après Lavelle [communication personnelle] et Senapati [35]).

Figure 6 : Diversité et biomasse de vers de terre dans les systèmes de rotation riz/pâturage de Carimagua (Colombie). La taille des cercles est proportionnelle à la biomasse de vers de terre (inspiré de Decaëns [9]).

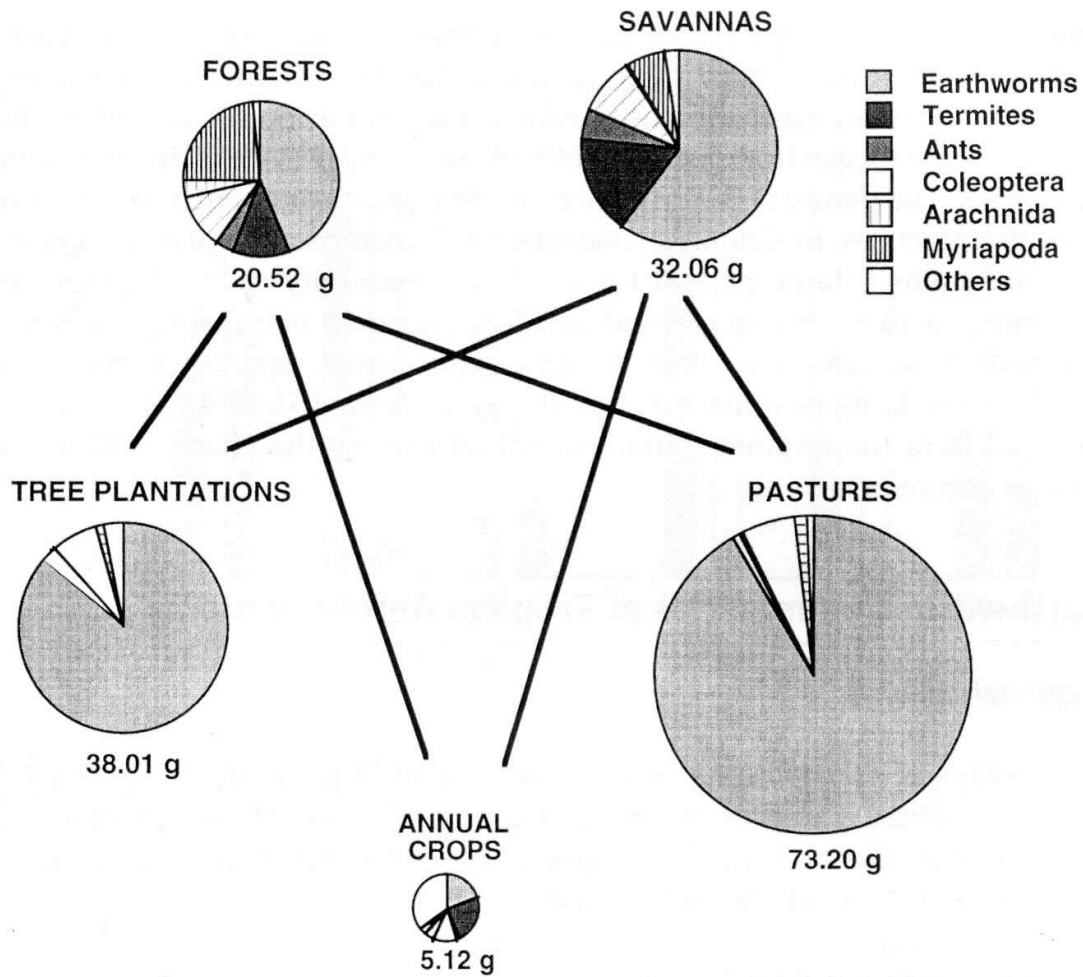


Figure 1 : Composition des communautés de macroinvertébrés du sol dans différents agroécosystèmes tropicaux (d'après Fragoso [15]). La surface des cercles est proportionnelle à la biomasse totale de macroinvertébrés.

Figure 1: Composition of soil macroinvertebrate community in different tropical agroecosystems (after Fragoso [15]). Surface of squares is proportional to the total biomass of invertebrates.

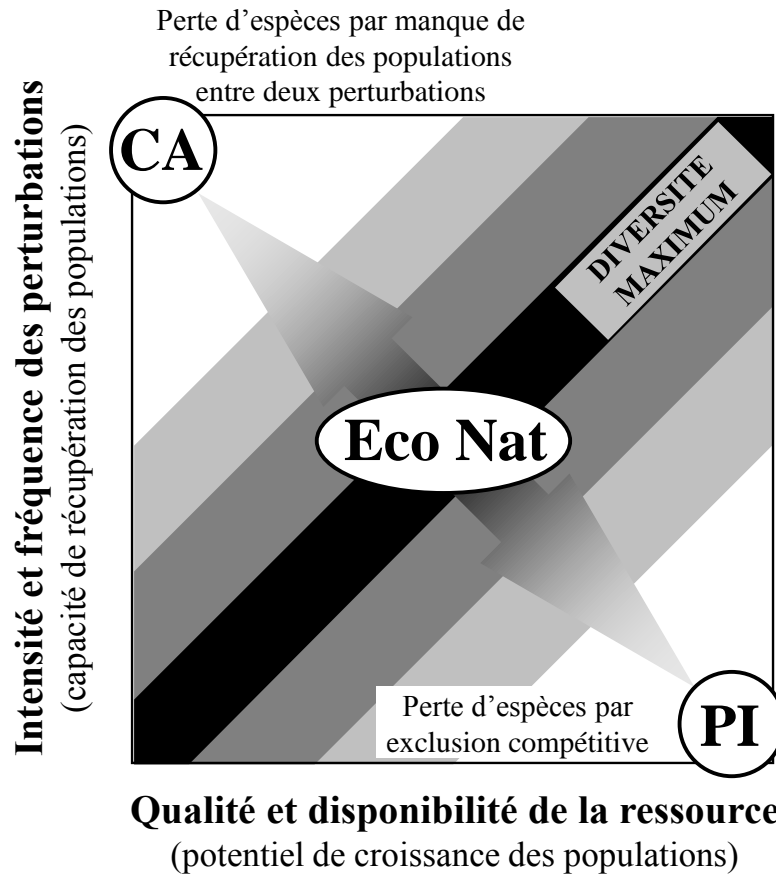


Figure 2 : Réponse des communautés de macroinvertébrés du sol au régime de perturbations et à la disponibilité des ressources (d'après Huston [22]). Eco Nat := écosystèmes naturels; PI := pâturages intensifs; CA := cultures annuelles.

Figure 2: Response of soil macroinvertebrate communities to perturbation regimes and resource availability (after Huston [22]). Eco Nat := native ecosystems; PI := intensive pastures; CA := annual crops.

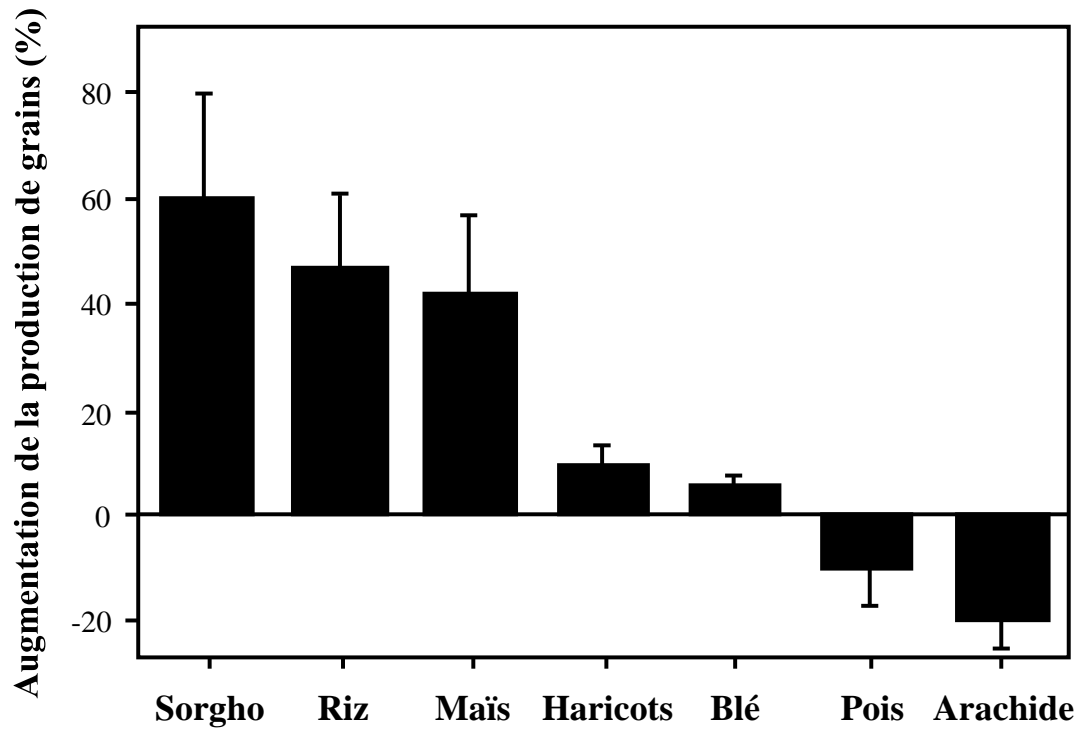


Figure 3 : Impact moyen de l'activité des vers de terre sur la production de grains pour 7 espèces cultivées (calculé à partir de 89 jeux de données) (d'après Brown [4]). Les barres correspondent aux erreurs standards des moyennes.

Figure 3: Mean impact of earthworm activity on grain production for 7 cultivated species (calculated on 89 data sets) (after Brown [4]). Bars represent standard error.

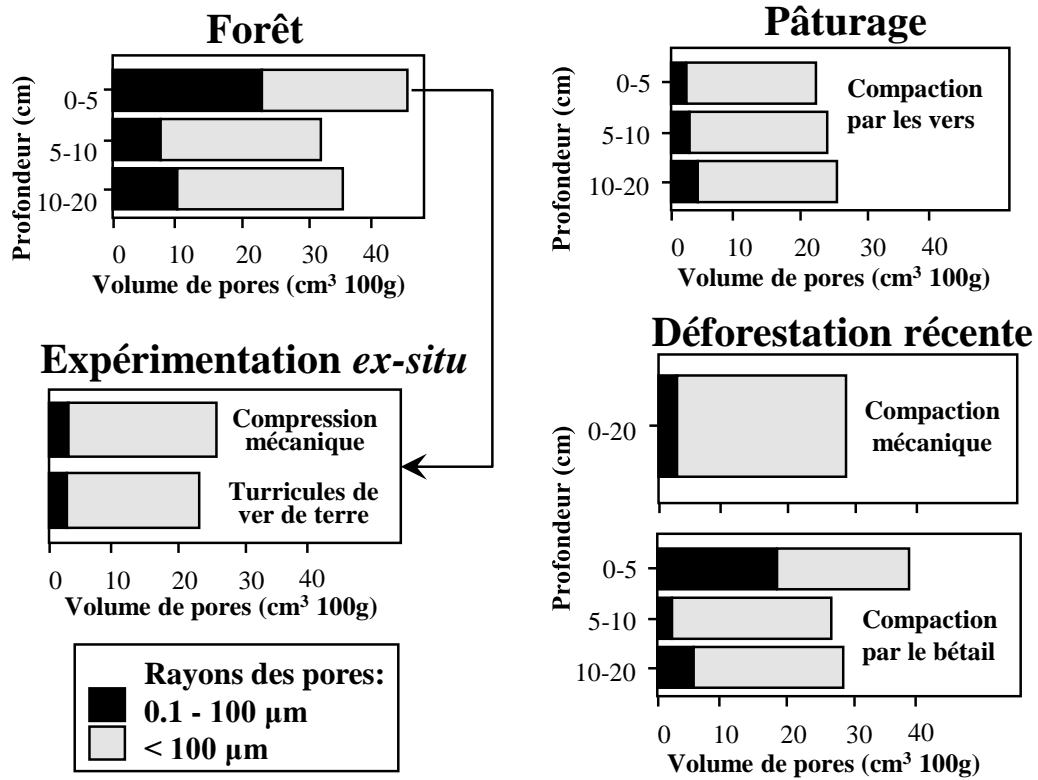


Figure 4 : Compaction du sol par le vers de terre *Pontoscolex corethrurus* dans des pâturages amazoniens (Manaus, Brésil) (d'après Chauvel [5]).

Figure 4: Soil compaction by the endogeic earthworm *Pontoscolex corethrurus* in Amazonian pastures (Manaus, Brazil) (after Chauvel [5])

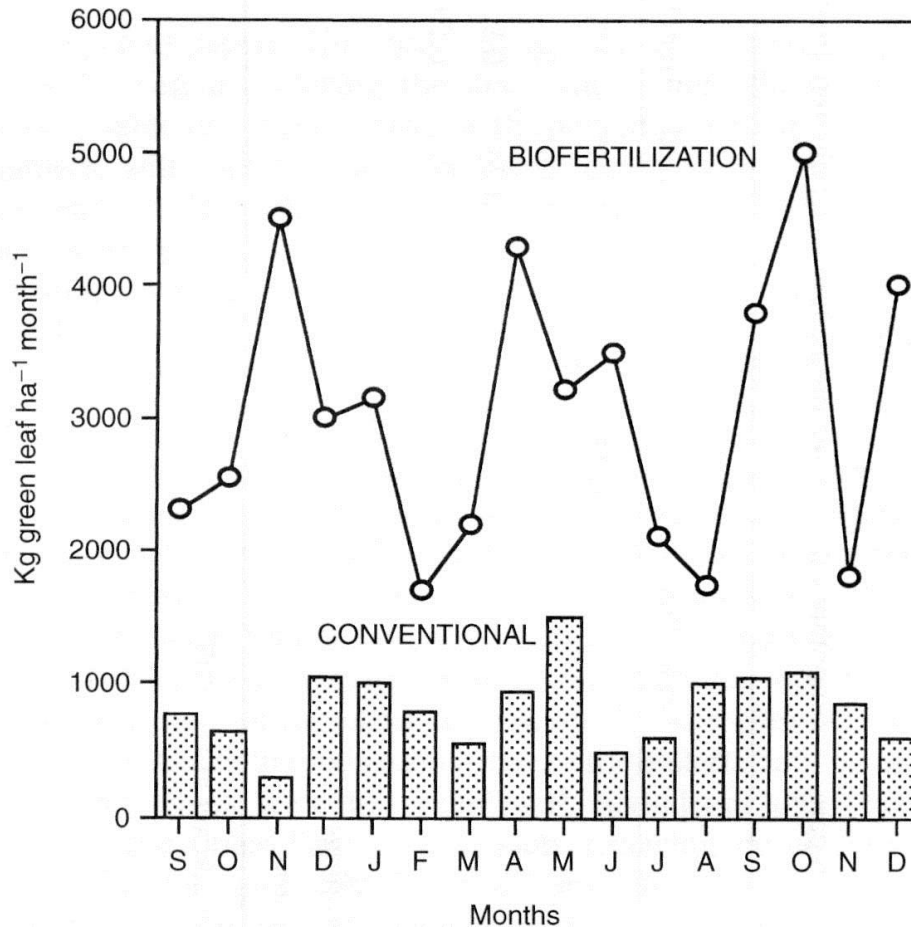


Figure 5 : Impact d'un système de gestion directe des peuplements de vers de terre sur la production intensive de thé en Inde. Biofertilisation = traitement associant apports en MO et inoculations du sol avec des vers de terre (Senapati [35]).

Figure 5: Impact of a system of direct management of earthworm populations on tea production in India. Biofertilization = system that associate OM inputs and earthworm inoculation to the soil (Senapati [35]).

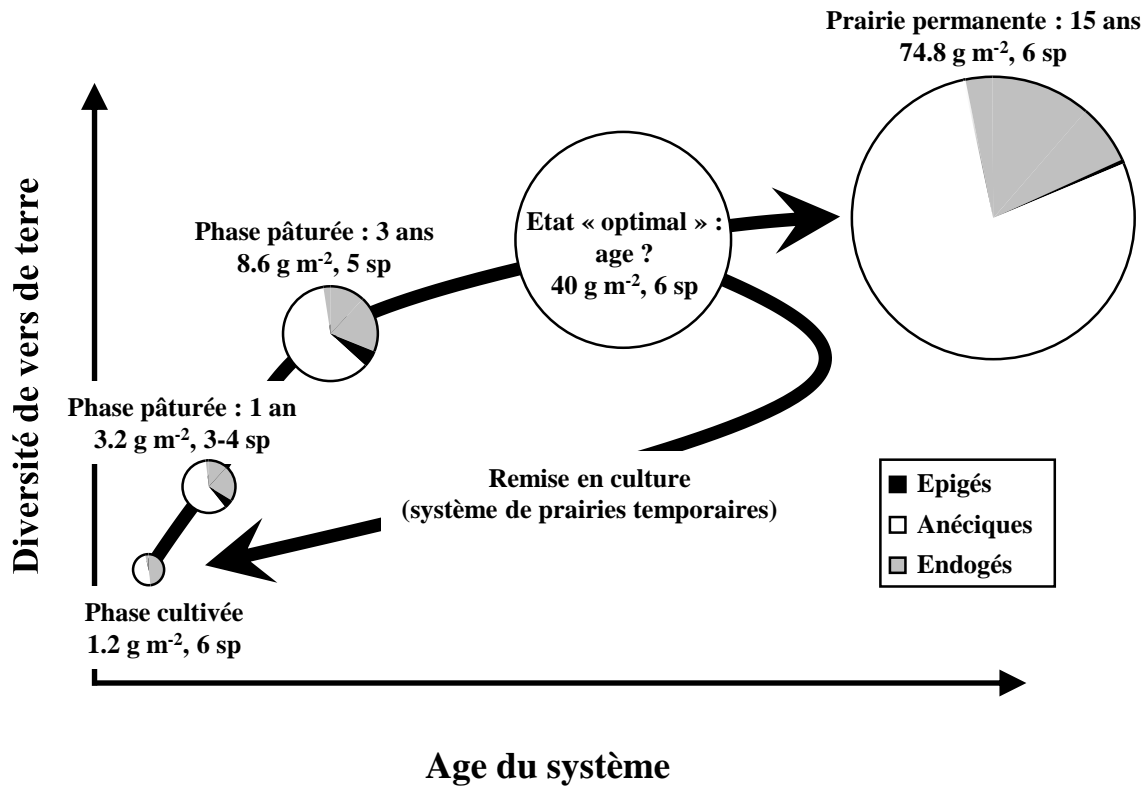


Figure 6 : Diversité et biomasse de vers de terre dans les systèmes de rotation à long terme riz/pâturage de Carimagua (Colombie) (inspiré de Decaëns et al. [9]). La taille des cercles est proportionnelle à la biomasse de vers de terre

Figure 6: Earthworm diversity and biomass in long term of rice/pasture rotation at Carimagua (Colombia) (according to Decaëns et al. [9]). The size of the circles is proportional to the total biomass of earthworms.