

Les enchytréides, mieux les connaître pour mieux les utiliser

C. Pelosi^(1*) et Y. Capowiez⁽¹⁾

1) INRAE, Avignon Université, UMR EMMAH, F-84000 Avignon, France.

* Auteur correspondant : celine.pelosi@inrae.fr

RÉSUMÉ

Les enchytréides sont omniprésents et bien plus abondants que les vers de terre dans de nombreux sols. Leur abondance varie de 5 000 à 300 000 individus par mètre carré avec une diversité allant d'une à plus d'une vingtaine d'espèces. Ils sont également tolérants à une plus large gamme de conditions environnementales, ce qui leur permet de vivre dans des habitats « extrêmes » comme par exemple en montagne, où les sols sont sujets au gel, ou dans les sols acides (ex. sols forestiers), que les vers de terre peuvent difficilement supporter. Les enchytréides vivent généralement dans les 5 à 10 premiers centimètres du sol et sont fortement impliqués dans le fonctionnement des sols naturels (dégradation de la matière organique, dynamique de la structure) et dans les réseaux trophiques. Bien que de petite taille, les enchytréides dominent en biomasse dans de nombreux habitats, principalement les milieux riches en matières organiques. Bien moins étudiés que leurs cousins taxonomiques et fonctionnels les vers de terre (10 fois moins d'articles publiés sur les enchytréides que sur les vers de terre dans le WOS), les enchytréides sont pourtant reconnus comme des bioindicateurs de stress chimiques et des effets des pratiques agricoles sur le fonctionnement des agroécosystèmes. Cet article décrypte les similitudes, complémentarités et différences des deux groupes d'annélides du sol et donne des pistes d'étude prometteuses sur les enchytréides.

Mots-clés

Annélide oligochète, bioturbation, bioindicateur.

Comment citer cet article :

Pelosi C. et Capowiez Y., 2022 - Les enchytréides, mieux les connaître pour mieux les utiliser - *Étude et Gestion des Sols*, 29, 59-67

Comment télécharger cet article :

<https://www.afes.fr/publications/revue-etude-et-gestion-des-sols/volume-29/>

Comment consulter/télécharger

tous les articles de la revue EGS :

<https://www.afes.fr/publications/revue-etude-et-gestion-des-sols/>

SUMMARY**ENCHYTRAEIDS, KNOWING THEM BETTER TO USE THEM EFFICIENTLY**

Enchytraeids are ubiquitous and much more abundant than earthworms in many soils. Their abundance varies from 5,000 to 300,000 individuals per square meter with a diversity ranging from one to more than twenty species. They are also tolerant of a wider range of environmental conditions, which allows them to live in "extreme" habitats such as in the mountains, where soils are prone to frost, or in acidic soils (e.g. forest soils) that earthworms can hardly tolerate. Enchytraeids generally live in the first 5 to 10 centimeters of the soil and are strongly involved in the functioning of natural soils (degradation of organic matter, dynamics of soil structure) and in soil food webs. Although small in size, enchytraeids dominate in biomass in many habitats, mainly environments rich in organic. Much less studied than their taxonomic and functional cousins the earthworms (10 times less articles published on enchytraeids than on earthworms in the WOS), enchytraeids are nevertheless recognized as bioindicators of chemical stresses and effects of agricultural practices on the functioning of agroecosystems. This article deciphers the similarities, complementarities and differences of the two groups of soil annelids and gives promising avenues of research on enchytraeids.

Key-words

Annelida Oligochaeta, bioturbation, bioindicator.

RESUMEN**LOS ENQUITREIDOS, CONOCERLOS MEJOR PARA UTILIZARLOS MEJOR**

Los enquitreidos son omnipresentes y mucho más abundantes que las lombrices en muchos suelos. Su abundancia oscila entre 5 000 y 300 000 individuos por metro cuadrado, con una diversidad que oscila entre una y más de una veintena de especies. También son tolerantes a una gama más amplia de condiciones ambientales, lo que les permite vivir en hábitats «extremos», como por ejemplo en las montañas, donde los suelos están sujetos a heladas, o en suelos ácidos (p. ej., suelos forestales) que las lombrices difícilmente pueden soportar. Los enquitreidos viven generalmente en los 5-10 primeros centímetros del suelo y están muy implicados en el funcionamiento de los suelos naturales (degradación de la materia orgánica, dinámica de la estructura) y en las redes tróficas. Aunque pequeños, los enquitreidos predominan en la biomasa en muchos hábitats, principalmente en los medios ricos en materia orgánica. Mucho menos estudiados que sus primos taxonómicos y funcionales las lombrices (10 veces menos artículos publicados sobre los enquitreidos que sobre las lombrices en el WOS), sin embargo, los enquitreidos son reconocidos como bioindicadores del estrés químico y de los efectos de las prácticas agrícolas sobre el funcionamiento de los agroecosistemas. Este artículo descifra las similitudes, complementariedades y diferencias entre los dos grupos de anélidos del suelo y da pistas de estudio prometedoras sobre los enquitreidos.

Palabras clave

Anélidos oligoquetos, bioturbación, bioindicadores.

GÉNÉRALITÉS, SIMILARITÉS TAXONOMIQUES ET DIFFÉRENCES MORPHOLOGIQUES ENTRE VERS DE TERRE ET ENCHYTRÉIDES

Les enchytréides sont bien plus petits et moins étudiés que les vers de terre. Pourtant, ils sont présents dans de nombreux habitats (Orgiazzi *et al.*, 2016), ils sont tolérants à une large gamme de stress (Beylich et Graefe, 2009) et ils sont des indicateurs reconnus des activités anthropiques (Didden et Römcke, 2001 ; Pelosi et Römcke, 2016). L'objectif de cet article est de mettre en évidence l'importance de ces organismes dans le fonctionnement des écosystèmes, de présenter les caractéristiques qu'ils partagent avec les vers de terre, de lister des différences qui existent entre ces deux groupes d'organismes, et de donner des pistes de recherche sur les enchytréides.

Au niveau taxonomique, les enchytréides partagent avec les vers de terre l'appartenance à un même ordre. Tous deux sont des Annelida Clitellata Oligochaeta Haplotaxida. Les annélides rassemblent les animaux prostomiens métamérisés vermiformes, autrement dit les « vers » (à l'exception notable des nématodes). Les métamères sont également appelés anneaux ou segments (*Figure 1*). Le terme « clitellé » désigne les animaux qui possèdent un clitellum, à savoir un renflement sur certains segments servant à la reproduction. Les organismes oligochètes possèdent quatre paires de soies par métamère, dont le rôle principal est la reptation sur le substrat (pour la locomotion).

Au niveau morphologique, les vers de terre et les enchytréides sont proches (*Figure 1*) mais diffèrent principalement par la taille de leur corps, puisque les premiers appartiennent à la mésofaune du sol, ayant un diamètre compris entre 0,2 et 2 mm pour la majorité des espèces, alors que les seconds font partie de la macrofaune, avec un diamètre allant de 2 à 20 mm pour la majorité des espèces (*Figure 2*). À chaque classe de taille correspond une taille d'échantillon de sol à prospecter pour évaluer l'abondance et la diversité des organismes. Ainsi, les méthodes de prélèvement sur le terrain pour évaluer les communautés d'enchytréides et de vers de terre ne sont pas les mêmes.

ÉCHANTILLONNAGE ET IDENTIFICATION

L'échantillonnage des communautés de vers de terre se réalise directement sur le terrain par une méthode simple (extraction éthologique des animaux à l'aide d'un produit répulsif ou tri manuel du sol) ou combinée. Les organismes sont fixés dans l'alcool ou conservés vivants dans le sol, amenés au laboratoire, triés, identifiés et pesés. Pour les enchytréides, l'échantillonnage en conditions naturelles (ISO 23611, 2011) s'opère à l'aide d'un carottier (Ø 5 cm généralement) permettant de prélever des carottes de sol à différentes profondeurs (par tranches de 5 cm

d'épaisseur généralement). Les échantillons de sol sont placés dans un sac plastique et peuvent être conservés au réfrigérateur pendant plusieurs semaines avant d'être traités (l'idéal étant de commencer l'extraction dès que possible après l'échantillonnage). Les enchytréides sont extraits par une méthode d'extraction humide à l'aide un entonnoir ou d'une passoire remplie d'eau et d'une lampe à incandescence (O'Connor, 1955 ; ISO 23611, 2011). L'extraction des enchytréides hors du sol est engendrée par les mouvements actifs de ceux-ci pour fuir la lumière et la chaleur dans l'échantillon saturé en eau.

Après extraction, les enchytréides sont identifiés vivants, à la différence des vers de terre. La plupart des critères utilisés pour identifier les vers de terre européens à l'espèce sont des critères morphologiques (externes) (*Figure 1a*) qui peuvent être observés sous loupe binoculaire. L'identification des enchytréides au genre ou à l'espèce est essentiellement basée sur l'anatomie (interne) de l'animal (*Figure 1b*). Ainsi, les individus doivent être placés entre lame et lamelle et observés au microscope à contraste de phase, qui exploite les changements de phase d'une onde lumineuse traversant un échantillon transparent (*Figure 3*).

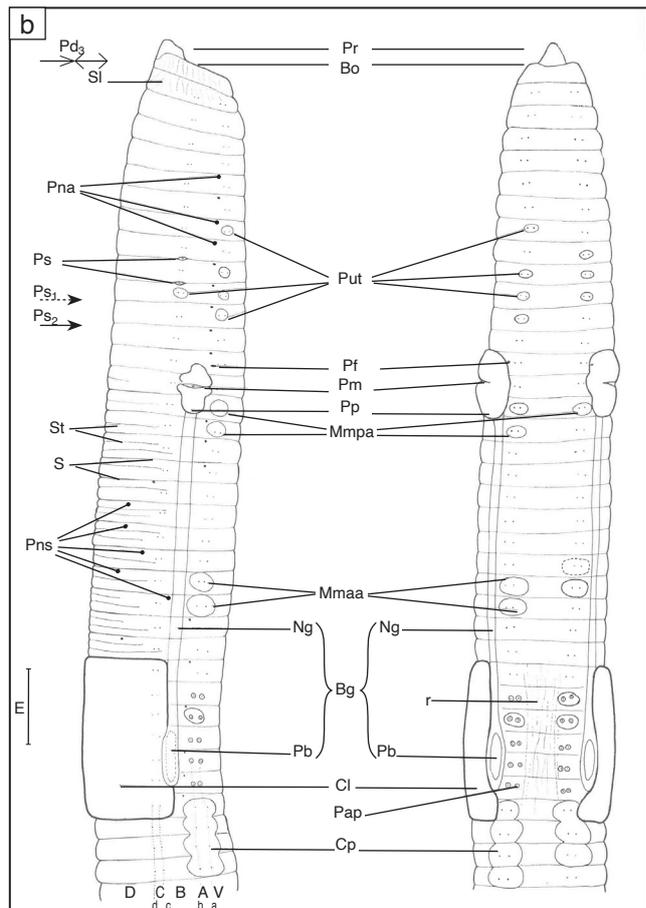
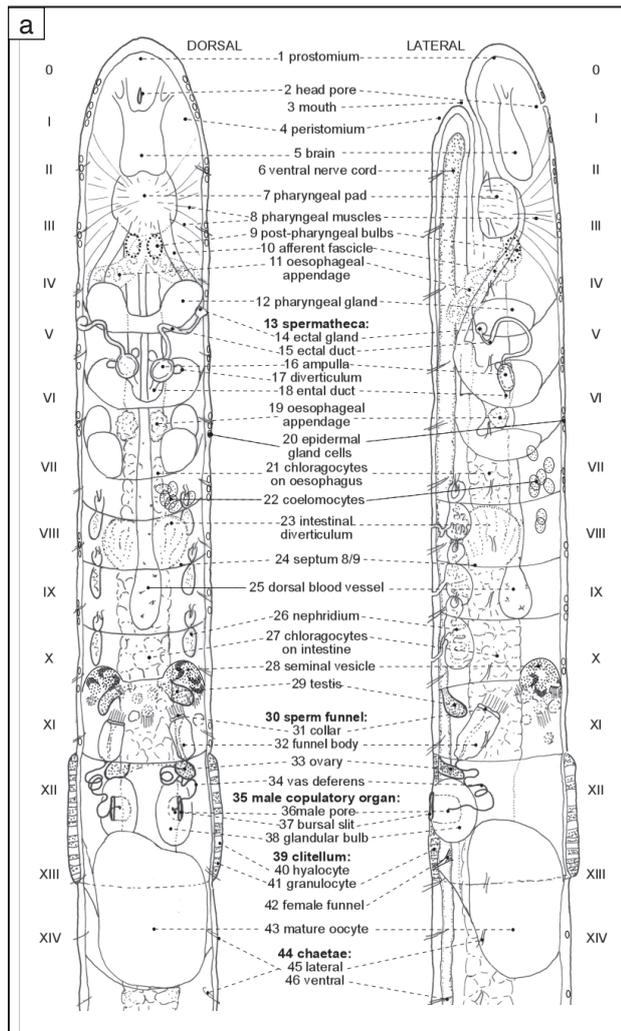
Il est ainsi possible d'observer, au travers de ces animaux à la paroi translucide, les structures et organes du système digestif (*Figure 3a*) ou du système reproducteur (*Figure 3b*), qui permettent, grâce à la clé d'identification proposée par Schmelz et Collado (2010), de nommer les genres ou les espèces. Les valeurs d'abondance et de biomasse dans les échantillons peuvent être recalculées et rapportées à la surface du carottier ou, plus rarement, à des paramètres liés au volume (ISO 23611, 2011).

DES RÔLES FONCTIONNELS SIMILAIRES MAIS À DES ÉCHELLES DIFFÉRENTES

Tout comme les vers de terre, les enchytréides sont des acteurs clés du fonctionnement biologique des sols. Les enchytréides et les vers de terre ont des rôles similaires mais à des échelles différentes (Van Vliet *et al.*, 1993). Ils sont fortement impliqués dans la dégradation de la matière organique du sol, notamment *via* des interactions avec les microorganismes du sol. Au niveau de leur régime alimentaire, les vers de terre sont majoritairement saprovores tandis que les enchytréides sont microbivores et saprovores, dans une proportion encore mal connue (Gajda *et al.*, 2017) : 50 % - 50 % selon Lagerlöf *et al.* (1989) alors que Didden (1993) rapporte qu'ils ne seraient que 20 % saprovores et 80 % microbivores. Quoi qu'il en soit, les enchytréides interagissent fortement avec les microorganismes du sol. Dotés d'une faible efficacité d'assimilation, les enchytréides peuvent ingérer de grandes quantités de matière organique (plus de 2 kg de sol minéral par mètre carré dans les parcelles agricoles chaque année (Van Vliet *et al.*, 1995)). Ils sont également impliqués dans l'évolution de la structure des sols (Topo-

Figure 1 - Aperçu anatomique a) des enchytréides (schéma extrait de Schmelz et Collado, 2010) et b) des vers de terre (extrait de Bouché, 1972).

Figure 1- a) Anatomical overview of enchytraeids (taken from Schmelz and Collado, 2010) and b) morphological overview of earthworms (from Bouché, 1972).



En vues latérale (à gauche) et ventrale (à droite). A, aire A; a, ligne a; B, aire B; b, ligne b; Bo, bouche; Bg, bande génitale; C, aire C; c, ligne c; Cl, clitellum; cp, coussin puberculien; D, aire D; d, ligne d; E, échelle de 1 cm; Mm aa, mamelons antiarrhéniques; Mm pa, mamelons périarrhéniques; Ng, nervure génitale; pap, papille puberculienne; Pb, puberculum; Pd, pores dorsaux, flèches conventionnelles pour: leur absence totale (Pd₃), le premier constamment visible (Pd₂) ou parfois visible (Pd₁); Pf, pore femelle; Pm, pore mâle; Pn, pores nephridiens alignés (Pn a), en solfège (Pn s); Pp, porophore; Pr, prostomium; Ps, spermatheques; Put, pus-tules périthécales; r, ride; s, scissures; SI, sillon longitudinal; St, sillons transversaux; V, aire ventrale.

liantz *et al.*, 2000) en raison de leur comportement fousseur, des boulettes fécales qu'ils produisent et du transport, de l'ingestion et du mélange des particules minérales et organiques du sol. Ils influencent donc la porosité du sol (Van Vliet *et al.*, 1993), réduisant ainsi le compactage et augmentant la conductivité hydraulique et la concentration en oxygène dans les sols (Linden *et al.*, 1994; Roithmeier et Pieper, 2009).

Oldenburg *et al.* (2008) ont mis en évidence que les vers de terre détritovores de l'espèce *Lumbricus terrestris* pouvaient favoriser la disparition des pathogènes du genre *Fusarium* et de la mycotoxine déoxynivalénol dans les résidus végétaux, réduisant ainsi le risque d'infestation et de contamination pour les cultures. Cette forme de contrôle biologique n'a pas été beaucoup explorée pour les enchytréides mais leur régime alimen-

taire, pour (grande) partie microbivore (Dash et Cragg, 1972), peut influencer les communautés d'agents pathogènes du sol affectant les plantes et les humains. Friberg *et al.* (2009) ont en effet mis en évidence que les enchytréides modifiaient les communautés de micro-organismes et en particulier le développement des agents phytopathogènes. Les actions physiques

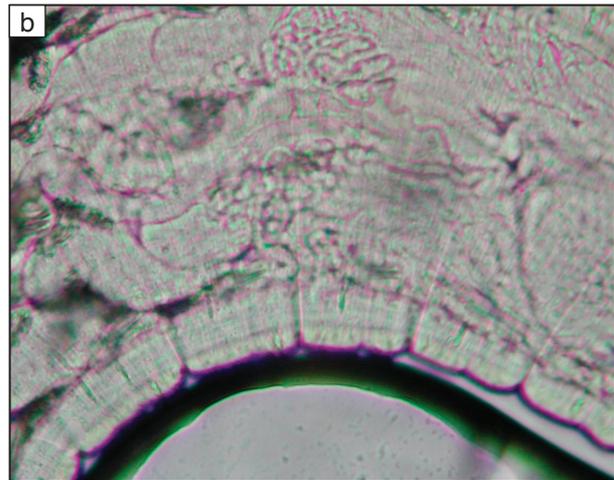
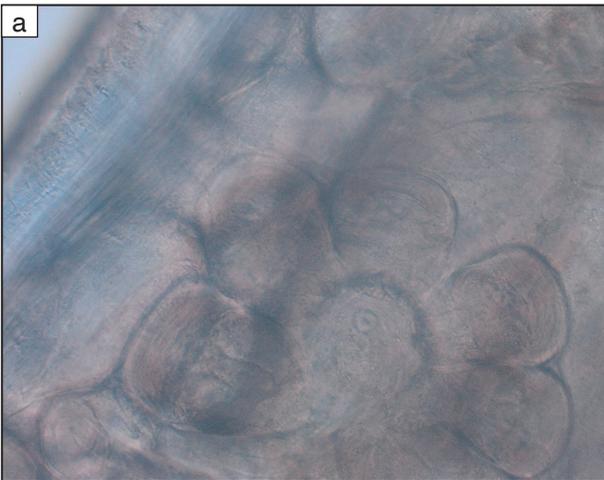
Figure 2 - Enchytréides a) seuls (taille 2-3 cm) (les œufs, partie blanche, sont visibles dans le corps des animaux) et b) avec un ver de terre (anéctique) sortant de son cocon ; l'enchytréide est en forme de S au-dessus du ver de terre sur la photo (crédit : C. Pelosi).

Figure 2 - Enchytraeids a) alone (size 2-3 cm) (we can observe the eggs, white parts, in the body of animals) and b) with an earthworm (anecic) emerging from its cocoon; the enchytraeid is S-shaped above the earthworm in the photo (photos: C. Pelosi).



Figure 3 - Eléments d'anatomie des enchytréides observés au microscope à contraste de phase : a) « appendice œsophagien » (circonvolutions sur la photo) (système digestif) d'un *Enchytraeus* sp. (x 20) ; on peut observer les soies à la surface du corps, et b) spermathèque (système reproducteur) de *Fridericia galba* (x 40) (photos C. Pelosi).

Figure 3 - Anatomy of enchytraeids observed under a phase contrast microscope: a) "oesophageal appendage" (convolutions in the photo) (digestive system) of an *Enchytraeus* sp. (x 20); we can observe the setae on the surface of the body, and b) spermatheca (reproductive system) of *Fridericia galba* (x 40) (photos C. Pelosi).



(incorporation des résidus de surface dans le sol) et chimiques (digestion) des annélides oligochètes dans les sols pourraient expliquer cette influence. Cela est particulièrement vrai dans le contexte de l'agriculture de conservation (couverture permanente sans travail du sol) où les résidus végétaux restent à la surface et constituent de véritables réacteurs d'agents pathogènes pouvant mettre en danger la récolte suivante.

MODELES EN ECOTOXICOLOGIE ET BIOINDICATEURS DES EFFETS DES PRATIQUES AGRICOLES

L'utilisation des enchytréides comme modèles biologiques en écotoxicologie a débuté avec la réalisation d'un essai interlaboratoires incluant une trentaine d'instituts à la fin des années 1990 (Römbke et Moser, 2002). Cet essai a permis d'aboutir aux premiers tests standardisés sur les enchytréides (ASTM 2000 ;

Figure 4 - Élevage au laboratoire d'*Enchytraeus albidus* ; les enchytréides restent préférentiellement à la surface où la nourriture (des flocons d'avoine broyés finement) est déposée.

Figure 4 - Laboratory culture of *Enchytraeus albidus*; the enchytréids preferentially remain on the surface where the food (finely ground organic oatmeal) is deposited.



ISO 16387, 2002 ; OECD 220, 2004), qui sont régulièrement mis à jour (ex. ISO 16387, 2014). Pour la réalisation de ces tests, l'espèce préconisée est *Enchytraeus albidus*. Cette espèce est présente sur tous les continents, aussi bien dans les habitats marins et limniques que terrestres. Elle vit principalement dans les zones à forte concentration en matière organique (algues, compost) ; elle est rarement trouvée en zones cultivées. *E. albidus* fait partie des plus grandes espèces d'enchytréides (1.5 à 4 cm de long), ce qui facilite la manipulation des individus au laboratoire (Figure 4).

De plus, il est relativement facile de se procurer cette espèce puisqu'elle est vendue dans le commerce comme nourriture pour les poissons. Il convient cependant de vérifier la pureté des échantillons car ceux-ci sont souvent contaminés par d'autres espèces plus petites du même genre. La norme ISO 16387 (2014) recommande également d'autres espèces du genre *Enchytraeus* (ex. *E. crypticus*, *E. luxuriosus*). Cependant, l'utilisation d'espèces fréquemment rencontrées en champs cultivés, telle que *Fridericia* sp., permettrait une meilleure représentativité des conditions de terrain et une meilleure pertinence des tests réalisés. *Fridericia* est le genre le plus varié et le plus commun dans les sols sous les climats tempérés (Ivask *et al.*, 2008). L'élevage de telles espèces reste cependant difficile.

L'utilisation des enchytréides présente de nombreux avantages pour les expérimentations de laboratoire et les tests en mésocosmes (ex. « Terrestrial Model Ecosystems », Römbke *et al.*, 2017). En effet, ces animaux de petite taille ont un temps de génération relativement court (environ 33 jours à 18 °C pour *E. albidus* et plus court pour les espèces plus petites), comparé aux vers de terre. Les tests nécessitent donc des volumes de sol plus faibles et des durées d'expérimentation plus courtes que pour les vers de terre. Par ailleurs, en plus des tests classiques

de survie (toxicité aiguë) et de reproduction (toxicité chronique) permettant d'estimer des CL50 (concentration létale médiane), ECx (concentration associée à x % de réponse) ou NOEC (No Observed Effect Concentration). Les enchytréides peuvent également être utilisés dans des tests d'évitement (Amorim *et al.*, 2008) et pour évaluer la bioaccumulation des contaminants dans les organismes du sol (OECD 317, 2010).

Pour leur sensibilité aux contaminants mais également :

- parce qu'ils sont présents en abondance dans de nombreux écosystèmes,
- parce qu'ils jouent un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes,
- parce qu'ils sont sensibles à une large gamme de stress environnementaux et à leurs changements, à la fois en termes d'abondance et de composition en espèces,
- parce qu'ils peuvent être utilisés sur le terrain comme au laboratoire,

les enchytréides sont reconnus comme des bioindicateurs de l'utilisation des terres, des modes de gestion et des effets des pratiques agricoles dans les agroécosystèmes (labour, pesticides, fertilisation) (Pelosi et Römbke, 2016, 2018).

MOINS COMPÉTITEURS MAIS PLUS RÉSISTANTS QUE LES VERS DE TERRE

Les potentielles relations de compétition entre les vers de terre et les enchytréides ne sont pas bien connues et doivent encore être étudiées sur le terrain comme au laboratoire. En conditions naturelles, certains auteurs ont trouvé une relation négative entre les abondances de vers de terre et d'enchytréides, suggérant que ces deux groupes pouvaient s'exclure

mutuellement (Dominguez et Bedano, 2016; Wardle, 1995; Nowak, 2004). Des relations de compétition pour la nourriture ont été suggérées et il a été précisé que les enchytréides étaient de piètres compétiteurs face aux vers de terre, donc moins présents dans les sols riches en vers de terre (Cochran *et al.*, 1994) mais qu'ils étaient plus résistants aux facteurs de l'environnement. En effet, ils sont moins sensibles à la salinité (Owojori *et al.*, 2009) ou encore à certains produits chimiques comme les pesticides (Amossé *et al.*, 2018; Bart *et al.*, 2017). Pelosi *et al.* (2021) ont récemment montré que l'effet positif de la présence de vers de terre sur la minéralisation de la matière organique disparaissait en présence de pesticides alors que l'effet des enchytréides était stable avec ou sans pesticides. Ainsi, les enchytréides pourraient assurer des fonctions (par exemple, la dégradation de la matière organique du sol) lorsque les vers de terre sont moins abondants ou absents en raison de conditions environnementales défavorables.

DES PISTES INTÉRESSANTES POUR L'ÉTUDE DE CES ORGANISMES

Identification au genre ou à l'espèce

Les communautés d'enchytréides sont sensibles aux changements d'utilisation et de gestion des terres, à la fois en termes d'abondance totale et de composition en espèces. Cependant, dans les études de terrain (ou en conditions semi-contrôlées), l'abondance totale est souvent le principal (ou l'unique) indicateur utilisé. Or, les indicateurs au niveau du genre ou de l'espèce (ou de la structure de la communauté en général) semblent plus sensibles que l'abondance totale (Beylich et Graefe, 2012; Nowak, 2004) qui ne reflète pas toujours les perturbations du milieu en raison des potentielles compensations entre espèces (Nowak, 2007). S'il existe des difficultés d'identification des enchytréides à l'espèce (cf section 1.2), il est possible de façon plus accessible de les identifier au genre. Par ailleurs, de nouvelles méthodes et bases de données en génétique sont en développement et pourront être utilisées pour nommer les espèces présentes dans un milieu donné, comme c'est actuellement le cas des nématodes et des bactéries du sol. L'intérêt d'étudier ces organismes au genre ou à l'espèce est d'acquérir des informations plus précises sur l'effet des actions anthropiques sur les différentes populations d'enchytréides, qui peuvent présenter des sensibilités différentes et influencer en conséquence le fonctionnement des systèmes étudiés.

L'écologie des enchytréides

Les premières publications trouvées dans le WOS sur les enchytréides datent des années 1950 et portent pour beaucoup

sur le système reproducteur d'une espèce capable, comme son nom l'indique, de se reproduire par fragmentation, *Enchytraeus fragmentosus*. Les articles concernent également les méthodes d'extraction et de culture au laboratoire (O'Connor, 1955; Dougherty et Solberg, 1960). Les premières publications sur l'écologie des enchytréides apparaissent dans les années 50-60 et décrivent la composition de communautés dans des systèmes terrestres, surtout forestiers (O'Connor, 1957; Moller, 1969). En 1980, Healy publie un article qui étudie statistiquement l'impact des facteurs du milieu (pH, teneur en eau du sol) sur 30 espèces d'enchytréides échantillonnées dans 178 sites terrestres d'Irlande. Au début des années 1990, des travaux des écologues Wim Didden et Jan Lagerlöf ont mis en évidence l'intérêt fonctionnel des enchytréides, notamment leur contribution à la respiration hétérotrophe totale du sol (Lagerlöf *et al.*, 1989), au transport des particules du sol (Didden, 1990) ou à la construction d'une structure spongieuse (Didden, 1991). En parallèle, leur « casquette » d'indicateurs écotoxicologiques (Didden et Römbke, 2001) a quelque peu orienté les recherches menées sur ce groupe taxonomique. En effet, environ 40 % des articles publiés à ce jour concernent leur utilisation en écotoxicologie. À ce jour, si leur rôle dans le fonctionnement du sol et notamment dans les processus de minéralisation de la matière organique n'est plus à démontrer (ex. Cole *et al.*, 2000, 2002), de belles parts d'ombre demeurent sur l'écologie de ces organismes, notamment leurs relations avec les autres organismes du sol, ou encore leur impact (quantifié) sur la porosité du sol et ses conséquences fonctionnelles, notamment les flux d'eau.

Etude de la bioturbation par méthodes innovantes d'analyse d'image

À travers leur comportement de fouissement et l'ingestion des particules minérales et organiques du sol, les enchytréides (comme les vers de terre) créent de l'hétérogénéité et modifient les mouvements particuliers (Didden, 1990). Or, nos connaissances sur la bioturbation due à ces organismes sont limitées. Le seul article disponible dans la littérature montrant le réseau de pores interconnectés créé par les enchytréides est celui de Porre *et al.* (2016). Ces auteurs ont réalisé des colonnes de sols de 6,7 cm de diamètre et 14 cm de hauteur dans lesquelles ils ont introduit des enchytréides *E. albidus*. Les échantillons passés au microtomographe aux rayons X ont révélé un réseau continu de pores dans ces microcosmes qui influençait les émissions de gaz à effet de serre (N₂O dans cette étude).

Ces techniques d'imagerie peuvent donc être utilisées pour tenter d'en savoir plus sur la proportion et la direction des mouvements de masse dans les sols sous l'action des enchytréides. Il est également possible, pour avancer sur ce sujet, d'utiliser des cadres 2D (milieux translucides avec de l'agar ou du sol) et des traceurs (Capowiez *et al.*, 2021) dans lesquels les enchytréides évoluent. Ces méthodes peuvent permettre d'évaluer (i)

les effets de facteurs biotiques (ex. interactions entre espèces) et abiotiques (propriétés physico-chimiques des sols, température, humidité du sol) qui influencent les populations et les communautés, et (ii) les conséquences fonctionnelles et rétroactions, en particulier sur les propriétés de transfert d'eau et de particules et de rétention de l'eau dans les sols.

L'approche « traits »

La diversité des caractéristiques des espèces qui peuvent constituer la diversité fonctionnelle d'une communauté fait référence à la notion de traits fonctionnels. Ceux-ci désignent les caractéristiques morphologiques, physiologiques et phénologiques d'un organisme ayant un effet sur sa performance individuelle et déterminant sa réponse aux facteurs de l'environnement et son action sur le milieu environnant (Pey *et al.*, 2014). À ce jour, aucune étude n'a été menée sur les traits fonctionnels des enchytréides alors que des informations sont disponibles, notamment dans l'ouvrage de Schmelz et Collado (2010) qui est une clé d'identification des enchytréides à l'espèce. Une étude approfondie de ce « Guide to European Terrestrial and Freshwater Species of Enchytraeidae (Oligochaeta) » nous a permis de déterminer que plus de 20 traits étaient renseignés dans cet ouvrage, mais certains sur une petite quantité d'espèces. En revanche, certains traits (morphologiques, anatomiques mais également physiologiques) sont renseignés pour une majorité des quelque 200 espèces décrites, comme la longueur et la largeur du corps, le nombre de segments, l'emplacement et le nombre de soies, l'épaisseur de la cuticule, le mode de reproduction ou encore la forme et la taille des organes reproducteurs. La constitution d'une base de données (ENCHYTRAITS) est à l'œuvre pour amorcer ces travaux sur les traits fonctionnels des enchytréides.

Pour conclure, l'omniprésence et le rôle fonctionnel des enchytréides dans les sols en font des organismes d'importance qu'il convient de mieux étudier. De plus, leur relative tolérance aux facteurs environnementaux en comparaison des vers de terre peut leur conférer un avantage compétitif sur leurs homologues taxonomiques dans certaines conditions (ex. sols acides, froids). Dans ce contexte, les approches basées sur les traits fonctionnels peuvent permettre de mieux comprendre les effets des facteurs de l'environnement et des activités anthropiques sur ces deux groupes d'organismes, les relations biotiques qui lient ces taxons et les conséquences fonctionnelles de leur présence/absence sur le fonctionnement des écosystèmes.

BIBLIOGRAPHIE

- Amorim M.J.B., Novais S., Römcke J., Soares A., 2008 - *Enchytraeus albidus* (Enchytraeidae): A test organism in a standardised avoidance test? Effects of different chemical substances. *Environ. Int.* 34, pp. 363-371
- Amossé J., Bart S., Péry A.R.R., Pelosi C., 2018 - Short-term effects of two fungicides on enchytraeid and earthworm communities under field conditions. *Ecotoxicology*, 27, 3, pp. 300-312
- ASTM (American Society for Testing and Materials), 2000. Standard Guide for Conducting Laboratory Soil Toxicity or Bioaccumulation Tests with the Lumbricid Earthworm *Eisenia fetida* and the Enchytraeid Potworm *E. albidus* ASTM Guideline E 1676-97 (Draft). ASTM, Philadelphia, USA
- Bart S., Laurent C., Péry A.R.R., Mougin C., Pelosi C., 2017 - Differences in sensitivity between earthworms and enchytraeids exposed to two commercial fungicides. *Ecotox. Environ. Safe.*, 140, pp. 177-184
- Beylich A., Graefe U., 2012 - Relationships between microannelid and earthworm activity. *Newsletter on Enchytraeidae* 12. Proceedings of the 9th International Symposium on Enchytraeidae 14-16 July 2010, Braunschweig, Germany
- Beylich A., Graefe U., 2009 - Investigations of annelids at soil monitoring sites in Northern Germany: reference ranges and time-series data. *Soil Organisms*, 81, pp. 175-196
- Bouché M.B., 1972 - Lombriciens de France: Ecologie et Systématique. France, INRA Ann. Zool. Ecol. Anim. Publication
- Capowiez Y., Lévêque T., Pelosi C., Capowiez L., Mazzia C., Schreck E., Dumat C., 2021 - Using the ecosystem engineer concept to test the functional effects of a decrease in earthworm abundance due to an historic metal pollution gradient. *Appl. Soil Ecol.*, 158, 103816
- Cochran V.L., Sparrow S.D., Sparrow E.B., 1994 - Residue effects on soil micro- and macroorganisms. In: Unger P. W., ed.) *Managing Agricultural Residues*. Lewis Publ., Berlin, Germany, pp. 163-184
- Cole L., Bardgett R.D., Ineson P., Hobbs P.J., 2002 - Enchytraeid worm (Oligochaeta) influences on microbial community structure, nutrient dynamics and plant growth in blanket peat subjected to warming. *Soil Biol. Biochem.*, 34, 1, pp. 83-92
- Cole L., Cole L., Bardgett R.D., Ineson P., 2000 - Enchytraeid worms (Oligochaeta) enhance mineralization of carbon in organic upland soils. *Eur. J. Soil Sci.*, 51, 2, pp. 185-192
- Dash M.C., Cragg J.B., 1972 - Ecology of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Canadian Rocky Mountain soils. *Pedobiol.*, 12, pp. 323-335
- Didden W.A.M., 1991 - Population ecology and functioning of Enchytraeidae in some arable farming systems. PhD Dissertation, Agricultural University Wageningen, The Netherlands
- Didden W.A.M., 1990 - Involvement of Enchytraeidae (Oligochaeta) in soil structure evolution in agricultural fields. *Biol. Fertil.*, 9, 2, pp. 152-158
- Didden W., Römcke J., 2001 - Enchytraeids as indicator organisms for chemical stress in terrestrial ecosystems. *Ecotox. Environ. Safe.*, 50, 1, pp. 25-43
- Dominguez A., Bedano J.C., 2016 - Earthworm and Enchytraeid Co-occurrence Pattern in Organic and Conventional Farming: Consequences for Ecosystem Engineering. *Soil Science*, 181, 3-4, pp. 148-156
- Dougherty E., Solberg B., 1961 - Axenic cultivation of an enchytraeid annelid. *Nature*, 192, 479, pp. 184
- Friberg H., Fayolle L., Edel-Hermann V., Gautheron N., Steinberg C.F.C., 2009 - Response of *Rhizoctonia solani* to soil faunal grazing and organic amendments - different from general microbial dynamics. *IOBC/WPRS Bulletin* 42, pp. 63-67
- Gajda Ł., Gorgoń S., Urbisz A.Z., 2017 - Food preferences of enchytraeids. *Pedobiologia* 63, pp. 19-36.
- Healy B., 1980 - Distribution of terrestrial Enchytraeidae in Ireland. *Pedobiologia* 20, pp. 159-175.
- ISO (International Organisation for Standardisation) 23611, 2019 - Qualité du sol - Prélèvement des invertébrés du sol - Partie 3: Prélèvement et extraction des enchytréides, Genève

- ISO (International Organisation for Standardisation), 2000 - Soil Quality – Effects of Pollutants on Enchytraeidae (Enchytraeus sp.). Determination of effects on reproduction. ISO WD16387. ISO, Geneva, Switzerland.
- ISO (International Organisation for Standardization), 2014 - Soil quality - Effects of contaminants on Enchytraeidae (Enchytraeus sp.) - Determination of effects on reproduction. No. 16387. Geneva
- Ivask M., Annely K., Mart M., Jaak T., Marika T., Valmar V., 2008 - Invertebrate communities (Annelida and epigeic fauna) in three types of Estonian cultivated soils. *Eur. J. Soil Biol.*, 44, 5–6, pp. 532-540
- Lagerlöf J., Andrén O., Paustian K., 1989 - Dynamics and contribution to carbon flows of Enchytraeidae (Oligochaeta) under four cropping systems. *J. Appl. Ecol.*, 26, pp. 183-199.
- Linden D.R., Hendrix P.F., Coleman D.C., van Vliet P.C.J., 1994 - Faunal indicators of soil quality. In *Defining soil quality for a sustainable environment* (Doran J.W., Coleman D.C., Bezdicsek D.F. & Stewart B.A., eds.), Vol. 35, pp. 91-106. SSSA Special Publication
- Moller F., 1969 - Ecological studies of terrestrial enchytraeid worm populations. *Pedobiol.*, 9, 1-2, pp. 114
- Nowak E., 2007 - Enchytraeids (Enchytraeidae, Oligochaeta) in midfield shelterbelts of different age and in adjoining croplands. *Pol. J. Ecol.*, 55, pp. 681-690
- Nowak E., 2004 - Enchytraeids (Oligochaeta) in the agricultural landscape. *Pol. J. Ecol.*, 52, 2, pp. 115-122
- O'Connor F.B., 1957 - An ecological study of the enchytraeid worm population of a coniferous forest soil. *Oikos*, 8, pp. 162-198
- O'Connor F.B., 1955 - Extraction of enchytraeid worms from a coniferous forest soil, *Nature* 175, pp. 815-816
- OECD (Organisation for Economic development) (2000 - OECD-guideline for testing of chemicals proposal for a new guideline no. 220. Enchytraeidae reproduction Test, Paris, France
- OECD (Organisation for Economic development) (2010 - Guidelines for the testing of chemicals: Bioaccumulation in Terrestrial Oligochaetes. No 317. Paris, France
- Oldenburg E., Kramer S., Schrader S., Weinert J., 2008 - Impact of the earthworm *Lumbricus terrestris* on the degradation of Fusarium-infected and deoxynivalenol-contaminated wheat straw. *Soil Biol. Biochem.* 40, pp. 3049-3053.
- Orgiazzi A., Bardgett R.D., Barrios E., Behan-Pelletier V., Briones M.J.I., Chotte J-L., De Deyn G.B., Eggleton P., Fierer N., Fraser T., Hedlund K., Jeffery S., Johnson N.C., Jones A., Kandeler E., Kaneko N., Lavelle P., Lemanceau P., Miko L., Montanarella L., Moreira F.M.S., Ramirez K.S., Scheu S., Singh B.K., Six J., van der Putten W.H., Wall D.H., Eds., 2016 - *Global Soil Biodiversity Atlas*. European Commission, Publications Office of the European Union, Luxembourg. 176 pp
- Owojori O.J., Reinecke A.J., Voua-Otomo P., Reinecke S.A., 2009 - Comparative study of the effects of salinity on life-cycle parameters of four soil-dwelling species (*Folsomia candida*, *Enchytraeus doerjesi*, *Eisenia fetida* and *Aporrectodea caliginosa*). *Pedobiol.*, 52, 6, pp. 351-360
- Pelosi C., Römbke J., 2018 - Enchytraeids as bioindicators of land use and management. *Applied Soil Ecology*, 123, pp. 775-779
- Pelosi C., Römbke J., 2016 - Are *Enchytraeidae* (Oligochaeta, Annelida) good indicators of agricultural management practices? *Soil Biol. Biochem.*, 100, pp. 255-263
- Pelosi C., Thiel P., Bart S., Amossé J., Jean-Jacques J., Thoisy J.C., Crouzet O., 2021 - The contributions of enchytraeids and earthworms to the soil mineralization process in soils with fungicide. *Ecotoxicology*, 80
- Pey B., Nahmani J., Auclerc A., Capowiez Y., Cluzeau D., Cortet J., Decaëns T., Deharveng L., Dubs F., Joimel S., Briard C., Grumiaux F., Laporte M.-A., Pasquet A., Pelosi C., Pernin C., Ponge J.-F., Salmon S., Santorufó, L., Hedde, M., 2014 - Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic and Applied Ecology*, 15, 194–206. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.03.007>
- Porre R.J., van Groenigen J.W., De Deyn G.B., de Goede R.G.M., Lubbers I.M., 2016 - Exploring the relationship between soil mesofauna, soil structure and N2O emissions. *Soil Biol. Biochem.*, 96, Supplement C, pp. 55-64
- Roithmeier O., Pieper S., 2009 - Influence of Enchytraeidae (*Enchytraeus albidus*) and compaction on nutrient mobilization in an urban soil. *Pedobiol.* 53, 29-40
- Römbke J., Moser T., 2002 - Validating the enchytraeid reproduction test: organisation and results of an international ringtest. *Chemosphere* 46, 7, pp. 1117-1140
- Römbke J., Schmelz R., Pelosi C., 2017 - Effects of organic pesticides on enchytraeids (*Oligochaeta*) in agroecosystems: laboratory and higher-tier tests. *Front. environ. Sci.*, 5, pp. 20
- Schmelz R.M., Collado R., 2010 - A guide to European terrestrial and freshwater species of Enchytraeidae (Oligochaeta). *Soil Organisms*, 82, 1, pp. 1-176
- Topoliantz S., Ponge J.F., Viaux P., 2000. Earthworm and enchytraeid activity under different arable farming systems, as exemplified by biogenic structures. *Plant Soil* 225, 39-51
- Van Vliet P.C.J., West L.T., Hendrix P.F., Coleman D.C., 1993 - The influence of Enchytraeidae (Oligochaeta) on the soil porosity of small microcosms. *Geoderma*, 56, pp. 287-299
- van Vliet P.C.J., et al., 1995 - Population dynamics and functional roles of Enchytraeidae (Oligochaeta) in hardwood forest and agricultural ecosystems. *Plant Soil*, 170, 1, pp. 199-207
- Wardle D.A., 1995 - Impacts of Disturbance on Detritus Food Webs in Agro-Ecosystems of Contrasting Tillage and Weed Management Practices. *Advances in Ecological Research*. Begon M. and A.H. Fitter, Academic Press. 26, pp. 105-185

