DOCUMENTS PÉDOZOOLOGIQUES

Tome 1 - Fascicule 2 - Avril 1983

SOMMAIRE

M.B. BOUCHE, E. BRUNEL, J.P. CANCELA DA FONSECA, J.C. CAYROL et P. TREHEN - Système édaphique : analyse, synthèse et gestion..... 2

CONTENTS

M.B. BOUCHE, E. BRUNEL, J.P. CANCELA DA FONSECA, J.C. CAYROL et P. TREHEN - Soil system : analysis, synthesis and management..... 2

Ce travail a été subventionné par la DGRST (Délégation générale à la recherche scientifique et technique). Décisions d'aide : 76-7-0226 et 77-7-0202

ISSN : 0180-9555

SYSTÈME ÉDAPHIQUE : ANALYSE, SYNTHÈSE ET GESTION

par M.B. BOUCHE[1], E. BRUNEL[2], J.P. CANCELA DA FONSECA[3], J.C. CAYROL[4] et P. TREHEN[5]

Mots-clés proposés : techniques d'études, échantillonnages, température des sols, humidité des sols, comportement, statistiques descriptives, statistiques probabilistes, modèle matriciel, modèle à compartiments, écologie du sol

Index taxonomique : Nematoda, Annelida Oligochaeta, Megadrilii, Acari Oribatida, Insecta Collembola, Diptera, Sciaridae, Chironomidae, Psilidae

Résumé : La recherche coopérative présentée dans ce document de travail avait pour objet de promouvoir la méthodologie en biologie du sol. De nombreuses techniques et méthodes ont été mise en oeuvre : acquisition d'information (quantification des populations, mesures et moyennes de l'humidité, de la température, etc.), méthodes d'échantillonnage, en nappe, stratifié, orientées, traitements des données en statistiques descriptives, probabilistes, modèles matriciels et à compartiments.

La recherche conceptuelle (notamment des concepts de décomposeurs, diversité, résilience, complexité, stabilité) a accompagné une recherche d'optimisation des méthodes en écologie du sol. Pour l'essentiel, les travaux se réfèrent aux Nématodes, Lombriciens, Oribates et Diptères.

(1) Laboratoire de zooécologie du sol INRA
CEPE/CNRS Route de Mende, BP 5051, 34033 MONTPELLIER Cédex

(2) Laboratoire de recherches de la chaire de zoologie
ENSA, 65 rue de St Brieuc, 35402 RENNES Cédex

(3) Laboratoire de biologie végétale et d'écologie forestière, INRA
Route de la Tour Dennecourt, 77300 FONTAINEBLEAU

(4) Station de recherches sur les Nématodes
Centre de recherches agronomiques
123 boulevard du Cap, BP 78, 06602 ANTIBES

(5) Station biologique de Paimpont
Université de Rennes I
35380 PLELAN LE GRAND

SOIL SYSTEM : ANALYSIS, SYNTHESIS AND MANAGEMENT

by M.B. BOUCHE[1], E. BRUNEL[2], J.P. CANCELA DA FONSECA[3], J.C. CAYROL[4] and P. TREHEN[5]

Suggested key-words : general techniques, sampling, soil temperature, soil humidity, behavior, descriptive statistics, stochastic statistics, matrix model, compartment model, soil ecology

Taxonomic index : see page 2

Summary : This paper deals with a team methodological work in soil biology. Various technics and method were used : information gathering (population sensus, measure and importance of humidity and temperature), sampling techniques (continuous, stratified or selective samplings...) data management (by descriptive and stochastic statistics, matrix and compartment models.

Conceptual criticism (dealing mainly with decomposers, diversity, complexity, resilience, stability) were closely associated to an optimization of soil ecology methods. Basically, this work is related with Nematods, Earthworms, Oribates and Diptera.

(1), (2), (3), (4), (5) see page 2

I. INTRODUCTION

Sous l'impulsion de la DGRST, et en particulier du Comité "Equilibre et lutte biologique", la modélisation des systèmes écologiques est devenue opérationnelle au début de la dernière décennie.

Ainsi, dès 1972, BOUCHé et CANCELA DA FONSECA proposaient un programme de <<Recherches sur l'analyse des systèmes en écologie : Application au cas des processus de dégradation de la litière (matière organique morte)>>.

L'intérêt et la contribution de ce projet étaient doubles :

1) Tout d'abord la modélisation des systèmes écologiques étant à ses débuts, il contribuait au développement de cette discipline.

2) Deuxièmement, le fonctionnement des systèmes édaphiques étant imparfaitement connu, ce projet contribuait à une estimation concrète des difficultés se rapportant à la modélisation de ces systèmes.

Ainsi s'exprimait l'introduction du compte rendu de fin d'études de recherches financées la DGRST en 1974 et 1975 (Décision n° 74 7 0452 et 75 7 0752) (Bouché, Brunel, Cancela da Fonseca, Cayrol et Trehen, 1977). Ces auteurs devaient aboutir au cours de ces recherches en 1974 et 1975 <<à la réalisation de divers modèles applicables à la dynamique des populations édaphiques (modèles matriciels), à l'utilisation de séries chronologiques pour des modèles prédictifs, à une amorce de modèles de la dégradation de la litière incluant (contrairement à l'usage) les paramètres biologiques. Les premières approches théoriques (modèles généraux, chaînes trophiques, évolution des composants édaphiques) incitent à une démarche en profondeur, et ont abouti à un premier modèle, le modèle REAL. Trois faits sont à signaler : l'utilisation de la théorie des graphes dans l'étude des structures des systèmes édaphiques, les définitions de concepts, tels que le métabolon, et l'établissement de modèles réalistes, comme le modèle REAL. Ces perspectives débouchent sur une synthèse des différentes démarches en écologie édaphique>>.... <<Des problèmes de méthodologie de terrain ont été abordés, mais, malheureusement, de façon très restreinte. Les méthodes étudiées semblent avoir de grandes possibilités. De toute façon, malgré nos efforts, en cours, pour développer ces méthodes de terrain, leur étude devrait être encouragée et soutenue, voire, développée, puisque sans données représentatives il est difficile de rendre les meilleurs modèles opérationnels>>.

Ces études nous avaient donc permis de traiter des données, de modéliser celles-ci en mettant en oeuvre des outils de traitement nouveaux mais s'étaient heurtées, du fait même de leur développement, aux difficultés d'intégrer des informations acquises initialement de façon disparate et pour des objectifs divers. Cette première étape synthétique ayant été entreprise, il fallait reprendre étape par étape tout le processus pour tendre à une réelle unité et ce malgré la faiblesse des recherches et la dispersion des moyens.

La justification du programme proposé en 1976 débute en conséquence par : <<Dans ce programme, nous nous proposons d'orienter nos recherches vers des démarches synthétiques permettant la prise en compte, ce qui est indispensable, du système édaphique dans la gestion des ressources naturelles. C'est-à-dire de contribuer à mettre en oeuvre les connaissances acquises en biologie du sol au fur et à mesure de leur élaboration. En d'autres mots, de fournir, sous une forme aussi peu ésotérique que possible, des éléments propres à intervenir dans les choix des "décideurs".

Reconnaissons d'emblée que ce problème est insoluble par nos propres forces en raison de l'importance de la tâche, mais que cette tâche est indispensable pour réduire les actuelles disharmonies entre les actions humaines et la biosphère. Nous n'avons donc pas le choix. Nous devons aborder le problème et nous devons, par collaboration nationale et internationale, renforcer nos moyens pour atteindre cet objectif. Il est indispensable que la France ait un minimum de poids dans cette démarche économiquement et écologiquement essentielle pour être à même d'interpréter, de critiquer et d'utiliser les acquis étrangers d'une part, et d'autre part, d'apporter sa propre contribution qui, bien orientée, pourrait ne pas être négligeable.>>

... <<Cette approche considère en définitive trois aspects :

1) Une description quantitative et testable des processus biopédologiques (systèmes édaphique).

2) Une considération particulière des processus propres à accroître les ressources naturelles disponibles pour l'homme, en évitant un gaspillage de celles-ci.

3) Une considération des pratiques actuelles ou futures, de gestion des ressources par rapport à ce système édaphique, de façon à contribuer à une meilleure appréciation de ces pratiques.>>

Les résultats du présent programme ont été acquis dans un but simple : acquérir des informations et orienter nos recherches vers des démarches synthétiques permettant la prise en compte du système édaphique, ou, si l'on préfère, du sous-système sol des écosystèmes. En effet, très souvent les recherches sur les écosystèmes portent sur une petite moitié de la vie : la partie aérienne des plantes, une infime minorité des micro-organismes et les quelques 20 ou 30 % de la masse et du nombre d'animaux perceptibles. Dans le sol où nos études sont déjà freinées, par notre absence d'observation visuelle et par la difficulté de pénétration sans perturber l'objet d'étude, seulement des rares recherches sont consacrées aux êtres vivants (= les racines et la plus grande part des micro-organismes et des animaux !).

A côté des travaux purement descriptifs, par ailleurs nécessaires, nous avons cherché à améliorer la prise en compte du système édaphique dans la gestion des ressources naturelles.

Fournir au gestionnaire agricole ou de l'environnement des moyens de décision c'est être capable de synthétiser dans un ensemble l'essentiel -ou ce qui apparait comme tel.

Le programme "Système édaphique : analyse, synthèse et gestion" tend donc à fournir des données analytiques sérieuses correctement synthétisées. Cette approche considère <u>à la fois</u> l'analyse, la synthèse et la gestion -<u>sans primauté</u> de l'une sur l'autre. C'est-à-dire que

l'amorce de synthèse peut conduire à considérer la gestion de nos ressources naturelles sous un nouveau jour ou peut révéler des faiblesses dans nos connaissances obligeant au développement de nouvelles observations analytiques. Ces observations analytiques peuvent modifier la synthèse elle-même marquée par les préoccupations modernes de gestion de nos ressources.

Bien que nous ayons donc adopté un plan "classique" (de l'analyse vers la synthèse), notre rapport traduit que cette démarche multi-objectifs et les fréquentes rétroactions qui la marquent. Il sera cependant facile de voir que très souvent nos efforts analytiques ou synthétiques ont porté sur des objets différents, leur étude ayant correspondu aux disponibilités, à l'ordre des urgences ou aux aléas des moyens mis à la disposition des chercheurs.

Nous distinguerons l'acquisition des données élémentaires : il s'agit d'observer ou de mesurer les faits, ce qui est souvent très difficile et implique le développement de techniques (Chapitre II). L'économie des moyens nous oblige ensuite à accumuler de façon efficace une série de mesures ou d'observations (= des données) de la même variable : c'est l'organisation de l'échantillonnage, c'est-à-dire la constitution d'un échantillon, théoriquement représentatif du tout. Cette organisation oblige à saisir la variabilité de la variable par rapport aux temps (variations saisonnières, journalières, etc.) et à l'espace ce qui est loin d'être une démarche évidente (Chapitre III).

Les données n'ont de sens qu'intégrées dans leur contexte, qu'interprétées dans un nouveau langage où elles s'effacent, se relativisent dans une synthèse. Les progrès effectués dans l'interprétation des données seront présentés en dissociant les progrès conceptuels (Chapitre IV) des outils synthétiques mis en oeuvre (Chapitre V).

II. ACQUISITION DES DONNEES ELEMENTAIRES

L'acquisition de données ne peut et ne doit se faire qu'en fonction d'objectifs précis eux-mêmes appréciés dans le cadre synthétique des domaines où celles-ci sont le plus nécessaires à la compréhension du système édaphique. Le sol est assez bien connu sous ses aspects physico-chimiques, classiquement pris en charge par la pédologie, mais reste largement incompréhensible au plan de la matière organique morte (litières, humus, etc...) et vivante (racines, faune, micro-organismes). En tant que zoologues nous avons privilégié une approche centrée sur la faune, en considérant les autres éléments soit comme facteurs du milieu (c'est-à-dire de l'environnement de la faune considérée), soit comme objets de l'action de la faune sur le milieu. Ce sont donc les deux inter-relations milieu → faune et faune → milieu qui ont été prises en compte. En d'autres termes, nous nous sommes efforcés de mieux décrire la faune elle-même, les descripteurs du milieu susceptibles d'agir (facteurs) sur cette faune et le rôle de la faune dans son milieu. Dans les faits ces distinctions ont un caractère arbitraire car la faune reflète son milieu (et réciproquement) à la manière d'un moule et de son moulage, mais au niveau des techniques d'acquisition des données -nécessairement analytiques-, ces trois approches sont nécessaires.

2.1 Acquisition de données sur la faune

En raison de leur importance quantitative, et des spécialistes disponibles, quatre grandes catégories faunistiques ont été considérées :

- les Nématodes (ou Némathelmintes), animaux vermiformes, microphages ou phytophages ;
- les Annélides du sol (en fait seulement les lombriciens ou vers de terre);
- les Microarthropodes du sol, groupe très diversifié parmi lesquels les acariens Oribates ont fait l'objet d'une étude plus attentive ;
- les insectes, et plus particulièrement les Diptères dont le stade larvaire est endogé et le stade adulte généralement aérien.

Ces quatre groupes présentent des problèmes techniques variés en raison de leurs tailles très diverses (de quelques microns à 1 mètre) de leur pullulation parfois grande (variation temporelle) ou de leur dispersion (relativement homogène ou aggrégative ou/et en strates précises (variation spatiale)), enfin de leur évolution individuelle (variation ontogénétique) parfois brutale lorsqu'il y a métamorphose (cas des diptères).

Les quatre groupes animaux énumérés ci-dessus présentent peu ou prou ces différentes particularités et la comparaison des résultats entre ces groupes n'en est que plus intéressante.

Le Tableau I tente de schématiser cette complexité en classant, assez arbitrairement, les 5 groupes étudiés par compartiment de dispersion spatio-temporelle.

	Nématodes	Lombriciens	Acariens oribates	Diptères saprophages	Diptères phytophages
Toujours dans le même lieu ou migration de faible amplitude	+	+	+	-	-
Toujours dans le "sol"	+	+	+	-	-
Phase dans un végétal	±	-	-	-	+
Stades à comportements variés	-	-	-	+	+
Migration verticale complexe	?	+	+	+	+
Stades typés	-	-	+	+	+
Distribution spatiale très complexe	-	-	-	+	+
Distribution temporelle très fluctuante	-	-	-	+	+

Prenons pour illustrer ce tableau deux cas extrêmes, celui d'un animal exclusivement édaphique, le lombricien, et celui d'un diptère phytophage. Le lombricien est susceptible de migrations très réduites (Mazaud et Bouché, 1980) de l'ordre du mètre et n'occupe que les divers horizons du sol. Leur échantillonnage, leur lieu d'étude est à peu près le même (la totalité du sol y compris les horizons très profonds, à plus d'un mètre), quels que soient les stades (cocons, juvéniles et adultes). A l'opposé, un diptère phytophage, comme la mouche de la carotte a une ponte dans le sol, des larves dans le sol puis dans les racines, avant leur retour dans le sol pour la pupaison (métamorphose) ; les adultes deviennent aériens et migrent sur des espaces relativement grands. Chaque stade a un comportement complexe, souvent dans un ou deux milieux différents. Alors que dans le type "édaphique stable" (lombricien, en général Nématodes et micro-arthropodes) l'effort est centré sur les prélèvements du sol des animaux ou des paramètres de milieu, l'étude dans le végétal et le milieu aérien est nécessaire pour la mouche de la carotte, une édaphique temporaire. Ces changements de milieu constituent à la fois une difficulté et une facilitation car elle peut être mise à profit comme nous allons le voir.

Cet abord compliqué oblige à une connaissance précise du comportement des animaux et de chacun des stades de développement, notamment lorsqu'il y a métamorphose non seulement morphologique mais environnementale et comportementale (sol/air ; stabilité/migration). L'échantillonnage simultanément des milieux sol, végétal et aérien serait une aberration si une connaissance précise du groupe est préalablement acquise. Les comportements permettent à l'inverse de réduire le travail au lieu et au moment où l'échantillon doit être constitué. Mieux, il est possible de saisir une phase sensible (émergence du sol des diptères) pour capturer aisément un échantillon représentatif d'une distribution (place des nasses d'émergence), d'une chronologie (périodes des émergences) (Figure 1), d'une abondance (nombre d'adultes capturés). La diversité de groupes taxonomiques, et à l'intérieur d'un même groupe (par exemple les Diptères) des comportements de chaque espèce relativement aux techniques d'extraction, oblige à un choix diversifié de techniques d'acquisition d'information et de méthodes d'interprétation. Jusqu'à présent, les acquisitions et méthodes ont été particulièrement négligées quoique certains groupes puissent être mieux cernés (Nématodes, Lombriciens) tandis que d'autres restent à mieux étudier (larves d'Insectes), ce qui entraîne une sous-estimation générale du rôle des agents biologiques du sol et, entre ceux-ci, la sous-estimation de certains (larves d'insectes endogés).

Les édaphiques stables à l'inverse se prêtent mal aux observations dans le sol opaque ; l'extraction quantitative des animaux n'étant jamais facile, les techniques perturbant en outre le milieu d'étude lui-même.

Pour toutes techniques analytiques de saisie d'information faunistique ou de données sur le milieu, le rôle ou le comportement des animaux, obligent donc à un choix précis établi sur un savoir critique de la validité de méthodes efficaces avec des moyens souvent limités. Seule un spécialiste dûment au fait des acquis, difficultés et possibilités de progrès et connaissant les techniques testées (ou adoptables) par sa discipline peut faire une étude efficace. Seule une intégration dans une équipe permet de cadrer cette étude dans un ensemble cohérent. La littérature est envahie de données inappropriées, mal acquises, imprécises, voire totalement erronées, d'autant plus nombreuses qu'elles ont été effectuées

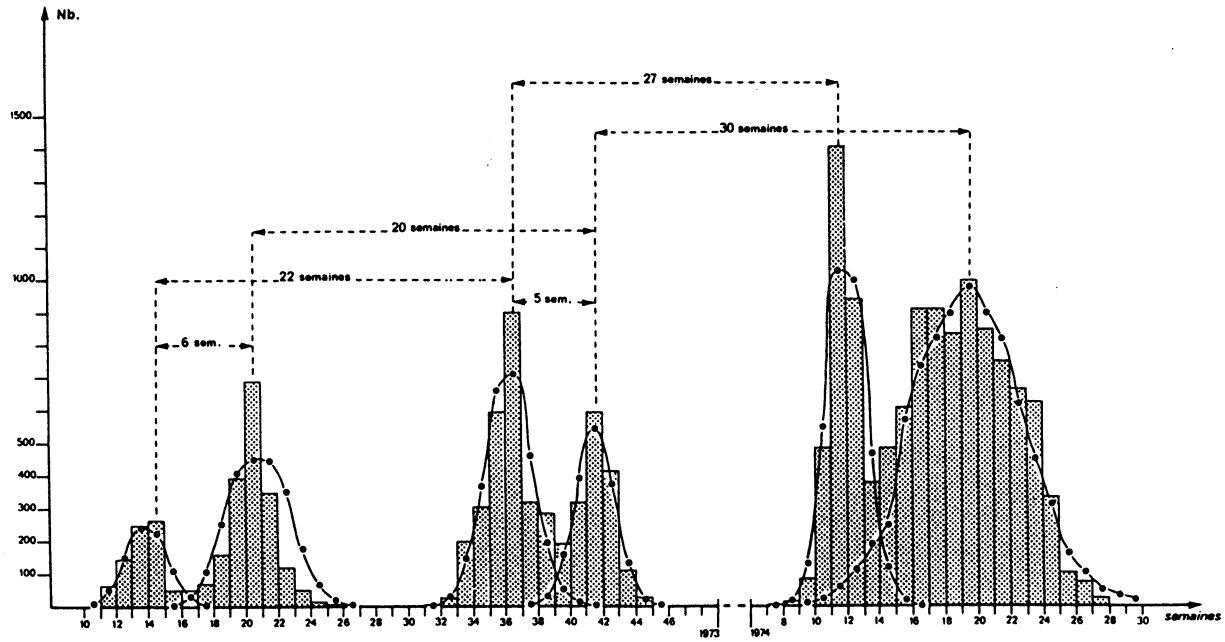

Figure 1 : Emergences hebdomadaires de *Leptosciara automnalis* var. jaune (Diptère, Sciaridae), dans la lande mésophile de Frehel en 1973 et 1974 (D'après S. BAILLIOT, 1975)

dans un contexte scientifiquement laxiste. Numériquement parlant, ce sont les plus nombreuses et ceci obère de très nombreuses "synthèses écologiques" qui ne sont en fait que des compilations peu critiques.

La reconnaissance de cette complexité permet une première constatation méthodologique : la mise en oeuvre de recherches sur une fraction de la faune du sol implique que celle-ci soit conduite par un spécialiste ayant une connaissance poussée du groupe considéré et réciproquement que ce spécialiste s'ouvre sur les disciplines connexes pour bénéficier des expériences et progrès qu'il ne peut conduire sur son propre matériel d'étude mais qui sont transposables à (ou utilisables visà-vis de) ce matériel d'étude.

Cette connaissance générale devra s'adapter aux situations particulières : adoption de méthodes d'études adaptées au stade d'avancement des recherches.

2.1.1. QUANTIFICATION DE LA FAUNE

Les trois approches utilisées impliquent la délimitation d'une portion élémentaire de l'espace : le prélevat, souvent un volume ou une surface de sol, duquel on capture ou extrait ensuite la faune pour en connaître la nature. Le prélevat fournit une donnée, et une seule, d'un type d'information précise, mais souvent plusieurs données, chacune d'un descripteur différent (Bouché, 1975). Le nombre et la disposition des prélevats seront abordés au Chapitre III : Organisation de l'échantillonnage.

L'information faunistique contenue dans un prélevat sera obtenue directement par observation, par extraction éthologique (basée sur le comportement des animaux), par extraction physique (séparation s'appuyant sur les propriétés physiques de la faune), et par capture, marquage, recapture.

a) Observation directe

Cette méthode a été mise en oeuvre pour les larves de diptères (Delettre, 1975) et les micro-arthropodes (Bellido, 1975). Il s'agit après congélation du bloc de sol (Figure 2) d'inclusion sous vide à la gélatine suivie de coupes de sol permettant le dénombrement et la localisation spatiale tri-dimensionnelle des animaux. Cette technique, lourde, apporte de précieuses informations sur le mode de dispersion des individus in situ. Cette méthode directe d'observation est actuellement la seule qui soit acceptable lors de l'étude des peuplements larvaires des Sciaridae (Deleporte, 1981), ces larves étant totalement réfractaires à l'extraction mécanique ou à l'extraction sélective habituellement pratiquée. De ce fait, cette famille et avec elle sans doute beaucoup d'autres est totalement occultée dans les quantifications pédo-entomologiques classiques.

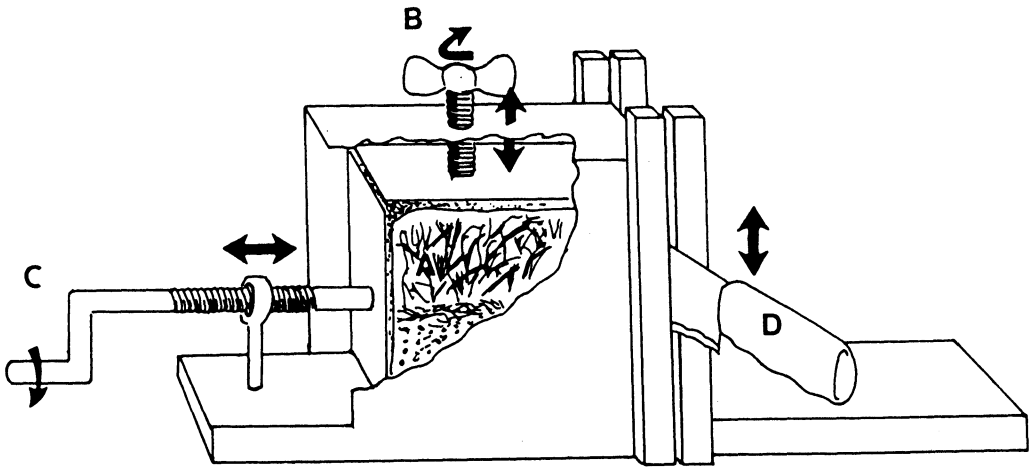

Figure 2 : Appareil pour la coupe des sols inclus à la gélatine sous vide. A : Bloc de sol. B : Dispositif de blocage. C : Dispositif d'avancement du bloc. D : Couteau. (D'après Bellido, 1975)

b) Méthodes éthologiques

Les captures des animaux se font grâce à un déplacement des animaux dans le sol. Ce déplacement peut être spontané et la capture se fait directement sur le terrain. C'est le cas des nasses d'émergence employées comme pièges pour les diptères qui quittent le sol après leur métamorphose. Cette situation écologiquement idéale est toutefois rare car elle implique un changement de milieu de la faune. Ce changement de milieu est obligatoire chez les animaux à métamorphose mais peut se produire exceptionnellement chez d'autres (migration en surface des lombriciens : capture en pot piège, Bouché, 1976). Mais dans ce cas les nasses reflétant simultanément une émergence et une activité, il y a lieu d'interpréter avec attention les rythmes d'émergence observés (Bailliot, 1975).

Il est également possible d'orienter les animaux vers des pièges (pièges colorés pour les captures des adultes de diptères) mais ici encore une connaissance précise de phases comportementales liées à la reproduction s'impose (Trehen et Bailliot, 1974).

Le changement de milieu peut enfin être provoqué par des méthodes éthologiques en provoquant l'expulsion des animaux sous l'effet d'un facteur en général répulsif. Ces méthodes sont également dites sélectives car elles ne sont efficaces que sur une fraction des stades sensibles et sur les animaux en conditions physiologiques adéquates (= aptes à se mouvoir).

Le déplacement est alors provoqué :

par la chaleur sur un sol normal, chaleur accompagnée d'un desséchement ou non : c'est l'extracteur de Berlese (modifié Tullgren, Macfadyen, etc...) applicable aux atmobiontes du sol (vivant dans l'atmosphère) ;

par la chaleur sur sol placé sur de l'eau froide : pour les hydrobiontes (animaux vivant surtout dans l'eau du sol, diptères aquatiques, Nématodes, Enchytraeides, etc.). C'est l'extracteur de Bermann (modifié également par divers auteurs) ;

par une action chimique, un répulsif chassant les animaux hors du sol, ceci n'a été pratiqué dans notre groupe que par répulsion au formol des lombriciens.

c) Méthodes physiques

Il s'agit d'extraire les animaux du sol en s'appuyant sur une caractéristique physique, généralement la taille et la densité.

Pour les lombriciens, la gravité facilite les tris manuels mais il faut manipuler de très gros volumes de sol qui sont alors lavés-tamisés pour éliminer les éléments plus fins (l'essentiel de la partie minérale et organique).

Pour les autres animaux, la séparation se fait dans un liquide de densité convenable, eau glycérinée pour les larves de diptères (Delettre, 1975) et les acariens Oribates (Bellido, 1975), eau sucrée (densité de 1,18) pour les Nématodes (Doucet, 1978), eau salée pour des larves de diptères phytophages (*Psila rosea*) (Brunel). Ceci se faisant dans un

champ gravitaire normal (G = 1) ou avec centrifugation (1 700 G) pour les Nématodes.

d) Méthode intermédiaire

Dans le cas des lombriciens il est possible de combiner le prélèvement éthologique au formol, puis le lavage-tamisage du sol superficiel où des animaux se sont réfugiés à partir des couches profondes sans cependant sortir hors du sol ; c'est la méthode éthophysique.

e) Capture. Marquage. Recapture

Cette technique revient à diluer dans une population inconnue un nombre connu d'animaux préalablement marqués, puis à corriger la technique de capture des animaux non marqués en calculant le taux de recapture des animaux marqués. Plusieurs techniques de marquage coloré physiologiquement "neutres" ont été mises au point par Mazaud (1979). Les moyens humains nécessaires pour assurer captures et recaptures de façon statistiquement satisfaisante n'étant pas réunis il n'a pas été possible de mettre en oeuvre celle-ci en vraie grandeur. Toutefois, l'étude préliminaire sur la migration des lombriciens conduite par cette méthode a permis de mettre en évidence l'effet de "surpopulation" induit par l'ajout de 9 % de lombriciens marqués au peuplement naturel (Bouché et Mazaud, 1980) (Figure 3).

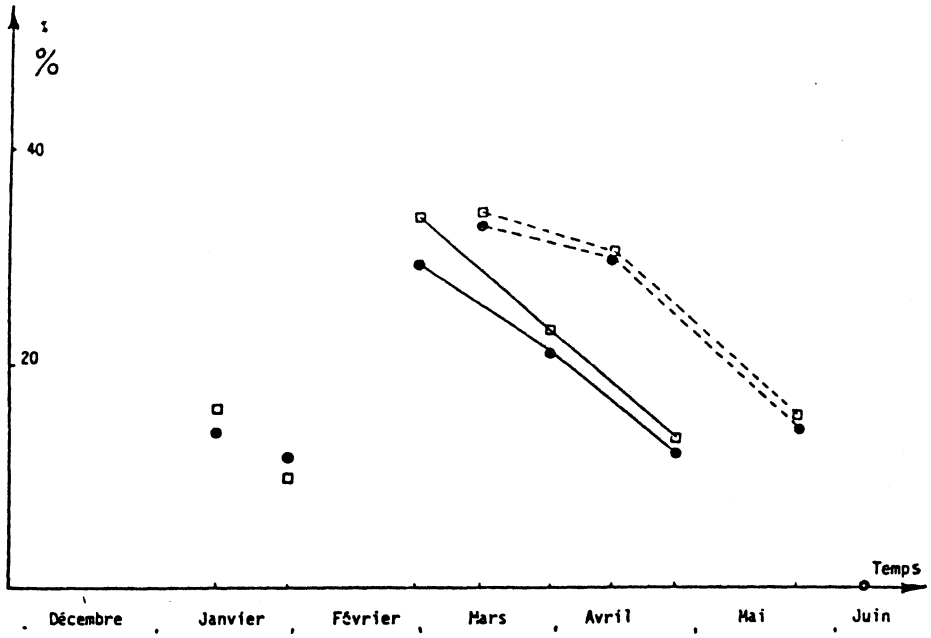

Figure 3 : Pourcentage des animaux recapturés en fonction de l'activité hiver-printemps et de la surcharge initiale. Traits pleins : surcharge de + 22 %. Tirets : surcharge de + 13 %.
Pourcentage pour le peuplement total (= toutes catégories) ronds noirs et pour les seuls anéciques carrés blancs.
(D'après Mazaud et Bouché, 1980)

2.1.2. INFORMATIONS COMPLEMENTAIRES

Dans le choix des acquisitions de données élémentaires sur les individus du peuplement, il y a aussi lieu de tenir compte des autres informations simultanément acquises par la pratique de ces méthodes. Les positions tempo-spatiales des individus, les périodes d'émergence des adultes chez les animaux à métamorphoses, l'activité in situ des animaux observable lorsque la méthode éthologique est pratiquée directement in situ, et les autres éléments extraits simultanément par les méthodes physiques (par exemple racines par le lavage du sol).

2.1.3. COMPARAISONS ET CONCLUSIONS

La comparaison des données globales acquises par diverses méthodes est donnée au Tableau 2.

GROUPE ZOOLOGIQUE	METHODE ETHOLOGIQUE	METHODE PHYSIQUE	METHODE COMBINEE	AUTEURS
Nématodes N	822	2 235	-	DOUCET, 1978
Oribates juvéniles N	183	37 500	-	BELLIDO, 1975
Diptères larves vivantes N	11 915	25 500	-	DELETTRE, 1975
Lombriciens N				BOUCHE et GARDNER, sous presse.
post-embryons	70,9/m^2	276,0/m^2	219,1/m^2	
cocons	0,0/m^2	160,1/m^2	140,5/m^2	
Lombriciens B				
post-embryons	50,0/m^2	158,6/m^2	131,6/m^2	
cocons	0,0/m^2	4,5/m^2	3,9/m^2	

Tableau 2 : Nombre N (ou Biomasse B) d'animaux capturés à partir d'échantillons comparables après déplacement de la faune par méthode éthologique ou extraction physique à partir du sol. Les données des échantillons lombriciens ont été reportées au m2.

Il ressort de ces résultats généraux une règle globale : les méthodes éthologiques donnent généralement des résultats médiocres comparés à ceux des méthodes physiques. Ceci prend un caractère absolu pour les formes immobiles (cocons de lombriciens, oeufs et pupes de diptères) et reste très marqué pour les animaux peu mobiles, fragiles répondant mal aux stimulus appliqués (Oribates juvéniles). Ceci est moins net pour les formes relativement mobiles (Nématodes, larves de diptères libérées, postembryons de lombriciens). Enfin, la conséquence va dépendre de l'objet de l'étude et des moyens disponibles. <<Una simple experiencia nos permitio poner en evidencia la superioridad de la técnica de flotacion-centrifugacion sobre el clasico método basado en la movilidad de los nematodos,... Al mismo tiempo, la rapidez de manipulacion de la primera permite procesar en un tiempo razonable une elevada cantidad de muestras.>> (Doucet, 1978). Par exemple, le dénombrement total des lombriciens par

la méthode éthologique n'est que le 16,3 % de la méthode physique mais l'expression pondérale des mêmes données est meilleure (30,76 %), ce qui témoigne que les grandes formes (adultes et grosses larves) sont mieux capturées que les petites.

Par contre, s'appuyant sur l'activité des animaux, ces méthodes éthologiques peuvent être mises à profit pour des informations complémentaires ; c'est le cas des nasses d'émergence des adultes de diptères qui "associées" à leur métamorphose, permettent de mesurer la dynamique du passage au stade adulte. De même, la comparaison in situ du rapport éthologique/physique nous renseigne sur les variations relatives de mobilité des lombriciens. Ceci étant en rapport avec leur possibilité d'activité. Cette connaissance permet d'ailleurs de choisir ensuite les périodes favorables à un prélèvement éthologique optimal (Mazaud, 1979) (cf. Mésologie). L'apport des méthodes éthologiques est peut-être plus important par les informations comportementales qu'elles nous apportent que par les quantifications qu'elles nous permettent, car nous avons peu accès à l'étude des comportements dans le sol.

Si d'une façon générale les méthodes physiques sont beaucoup plus fiables, elles ne sont pas parfaites : elles sont souvent beaucoup plus difficiles à mettre en oeuvre (sauf pour les Nématodes toutefois). Elles ne portent que sur des prélevats de sol aux dimensions limitées (notamment en profondeur), ce qui n'est pas le cas des techniques éthologiques pratiquées in situ ; elles donnent elles-mêmes des résultats insuffisants dans certains cas (larves du stade 1 de *Psila rosea*, microarthropodes, très gros lombriciens, etc.).

En définitive, le choix de la méthode optimale va dépendre d'une connaissance approfondie de la biologie des taxons considérés (en raison notamment des différences entre stades), de la valeur des méthodes et des objectifs de recherches nécessitant l'acquisition des données. Les données obtenues par les diverses techniques doivent enfin être utilisées avec une aptitude critique suffisante... ce qui est rare, et exige un vrai spécialiste.

Il est très regrettable que ces faits ne soient généralement pas pris en compte et que perpétuellement des moyens importants soient dilapidés pour des travaux ne s'appuyant pas sur des chercheurs (et des méthodes) ayant fait leurs preuves. Trop de données pédozoologiques utilisées comme base d'information dans la gestion des ressources naturelles sont inadéquates et ne possèdent pas la signification qu'on leur prête. Beaucoup de recherches sont entreprises, comme si aucune expérience préalable n'existait alors que nous disposons de méthodes et d'adaptations critiques de celles-ci aux objectifs des études. Les "décideurs" pourraient ici optimiser sensiblement l'efficacité de la recherche en tenant compte de ces conclusions.

2.2 Mésologie

L'étude de la faune dans le système édaphique est aussi l'étude des paramètres susceptibles d'être déterminants pour cette faune. Des méthodes ont été développées soit pour des paramètres biologiques, soit pour des paramètres physiques.

Pour les paramètres biologiques nous mentionnerons les travaux

de Rouelle (1977) et Loquet et al. (1977) dénombrant directement dans les pédozoostructures les germes de la microflore associée aux cycles de l'azote et du carbone grâce à un échantillonnage précis, notamment des galeries ou des turricules (rejets de surface) des lombriciens.

La localisation précise des rapports faune/microflore a été également étudiée par Kiffer (Nancy) en collaboration avec Cancela da Fonseca et Poinsot-Balaguer pour l'étude des relations cellulolytiques/oribates, grâce à des papiers filtre placés sur le sol (Figure 4). La croissance et la diffusion des hyphes de champignons, ainsi qu'une quantification par voie photographique de ces hyphes a pu être pratiquée par Cancela da Fonseca pour apprécier l'importance de cette source alimentaire pour les Oribates entre les couches de litière peu et très décomposées (horizons F et H).

Les paramètres physiques importants sont généralement pris globalement (enregistreurs de températures, humidité par rapport au sol sec). Ces données sont peu satisfaisantes car il faut connaître ces paramètres dans la localisation précise des animaux.

Pour l'humidité c'est la succion exprimée en pF (log de l'énergie à appliquer pour équilibrer les forces de rétention de l'eau dans le sol) qui a été utilisée en mettant en oeuvre différentes techniques, suivant l'état des sols. La presse à plaques poreuses jusqu'à pF = 3 ou la mise en équilibre hygroscopique avec des solutions hypersaturées de sels convenables pour des pF élevés (pF 4,2 = sulfate de potassium ; pF 5 = nitrate de sodium ; pF 6 = nitrate de potassium) (utilisée pour les Oribates et Diptères).

Bouché, en collaboration avec de Crécy, a enfin mis en oeuvre la mesure de pF sur motte naturelle (et non sur sol criblé) pour l'obtention de pF < 4,2 par une méthode d'osmose (mesure en tube de dialyse en présence de solutions étalonnées de polyéthylène glycol selon Waldron et Manbeian, 1970). Cette méthode qui se réfère à des conditions écologiques de sol présente l'avantage d'une relation linéaire entre % H2O et pF ce qui permet ensuite après étalonnage des sols un acquis rapide de l'information à partir du % H2O des sols (de Crécy, 1975).

Ce paramètre est important dans l'étude des réactions de larves de Diptères Chironomes quiescentes pendant la période estivale (pF = 6), la définition des périodes favorables d'activité des Oribates (pF = 2,5) ou les périodes d'activité motrice (sensibilité au formol) optimale des lombriciens (2,3 < pF optimum < 2,8) (Mazaud, 1979).

La mesure de la température effectivement "vécue" par les animaux dans un profil de sol est très délicate, particulièrement pour les lombriciens qui se déplacent verticalement sur 1 ou 2 m (parfois plus). La température est recherchée non pour elle-même (la dilatation du mercure n'offre pas d'intérêt) mais comme une référence des possibilités thermodynamiques de la vie. Nous avons substitué à cette température un indice cinétique qui croît comme beaucoup d'activités biologiques selon un Q_{10}. Pour cela, nous avons mesuré la vitesse d'hydrolyse du saccharose dépendant de la température (Q_{10} = 4) et du pH de la solution.

Cette méthode dite improprement "d'inversion du saccharose", a déjà été utilisée pour intégrer des températures. Nous l'avons miniaturisée pour mesurer la "température" dans le corps des vers de terre en abandonnant

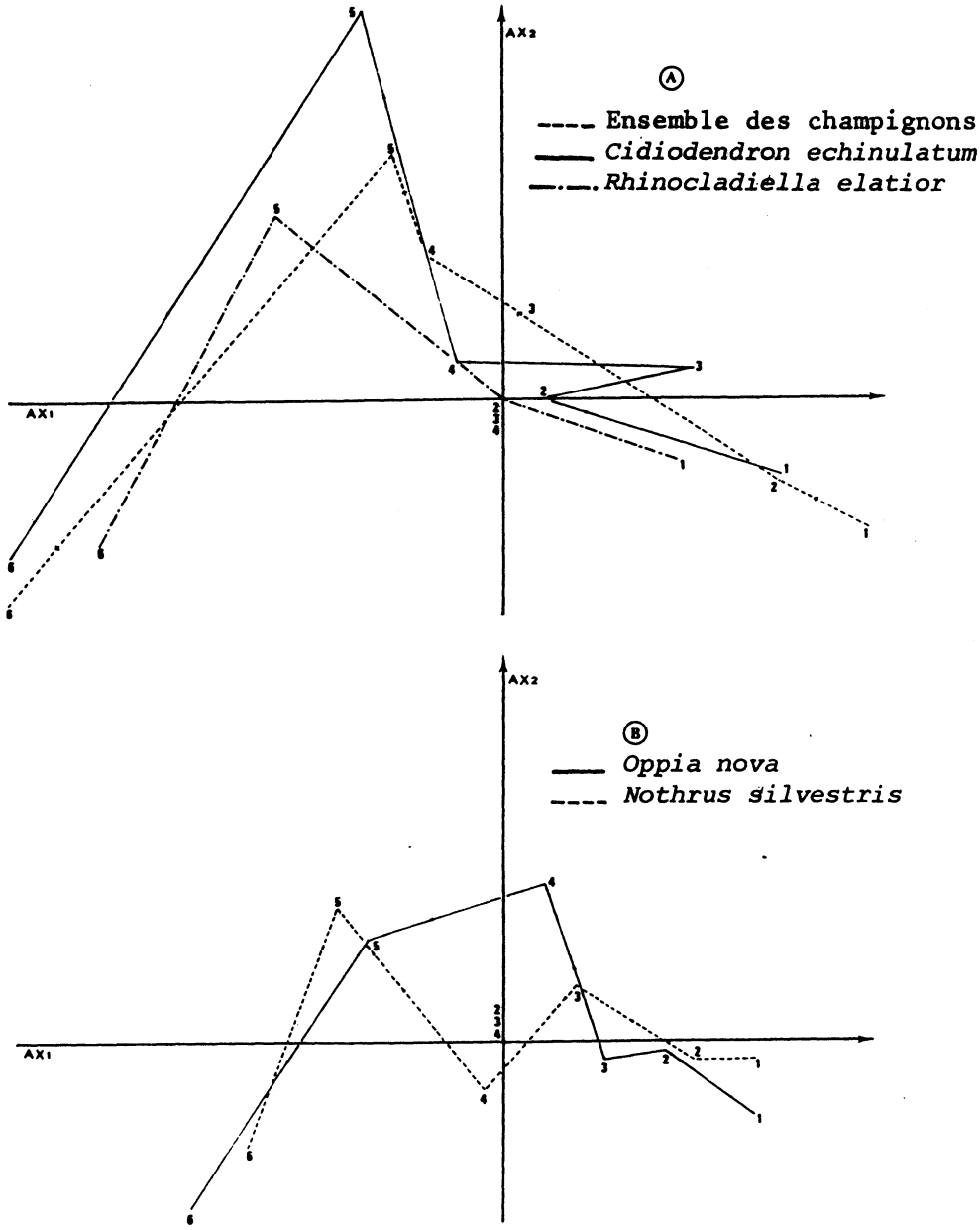

Figure 4 : Analyse des corrélations quantitatives basée sur l'analyse factorielle des correspondances (STEAK) illustrant la corrélation positive de l'accroissement des champignons (A) avec les Oribates *Oppia nova* (B) mais non avec *Nothrus silvestris* (B).
(D'après Cancela da Fonseca, 1979)

le dosage du saccharose par polarimétrie. En travaillant sur de très petits volumes il a été possible d'effectuer des mesures dans les lombriciens au laboratoire (Ranc, 1979) puis directement au terrain (Ranc, 1980 ; Bouché, sous presse a).

L'environnement gazeux des animaux doit être enfin étudié à l'échelle où vivent les animaux ; la microdistribution de cet environnement a été suivi selon les principes adoptés par Verdier (1975) en utilisant l'appareil de Schollander.

2.3 Acquisition des données sur le rôle des animaux et des champignons

Les données élémentaires sur le rôle des animaux doivent être acquises dans le contexte où ce rôle s'exerce. On peut théoriquement reconstituer ce contexte en laboratoire, mais pratiquement cela est impossible car nos connaissances de la mésologie (cf. 2.2) des animaux endogés restent beaucoup trop sommaires. Si ces connaissances existaient il faudrait re-créer en grande partie ce qui existe déjà (le milieu où se trouvent les animaux) et cela serait en toute hypothèse trop coûteux. Il est donc de très loin préférable d'effectuer les mesures dans le milieu où vivent ces animaux. Reconnaissons que cela est très difficile surtout si l'on veut quantifier ces rôles. Il est toutefois essentiel de ne pas considérer comme des résultats valides des calculs fondés sur des observations dont on ne peut pas montrer le lien avec les conditions normales de vie des animaux. Ces calculs para-écologiques (Bouché, 1977) peuvent avoir un intérêt didactique, mais ne sont que des mimes : une méthodologie écologique conséquente s'impose et reste largement à élaborer.

Des progrès ont été enregistrés par notre groupe de travail dans certains domaines. La localisation du lieu où s'exerce précisément les fonctions des animaux est un problème délicat qui peut être en partie résolu par l'usage de coupes de sol situant précisément les animaux dans le sol (cf. 2.1.1. a). Bellido, 1975 a pu ainsi préciser la distribution des différents stades (stases) d'une espèce d'Oribates (*Carabodes willmanni*) en fonction des différentes strates du sol (Figure 5). En comparant la position "thermique" moyenne de lombriciens dont on mesure la température interne en continu, il est possible de situer leur position dans le grandiant moyen de température du sol pour une période donnée (Bouché, sous presse a) (Figure 6). L'action trophique (prise de nourriture) peut enfin être observée soit par la prise de nourriture elle-même par exemple la consommation d'hyphes fongiques par les Oribates (Kiffer ou Cancela da Fonseca) soit par l'analyse du contenu intestinal (Delettre, 1975, pour les Diptères). Celle-ci peut être très précise notamment pour les lombriciens par la séparation de matière organique/ matière minérale des ingestats (Bouché et Stawiecki, 1979), par la reconnaissance des aliments (Ferrière, 1979) et leur quantification (Ferrière, 1980) (cf. postcript).

La faune du sol est elle-même source de nourriture ; elle peut être également identifiée par l'analyse des contenus de tubes digestifs ou des féces des prédateurs (lombriciens consommés par oiseaux, mammifères, etc. Bouché et al., sous presse b) et ses qualités nutritionnelles

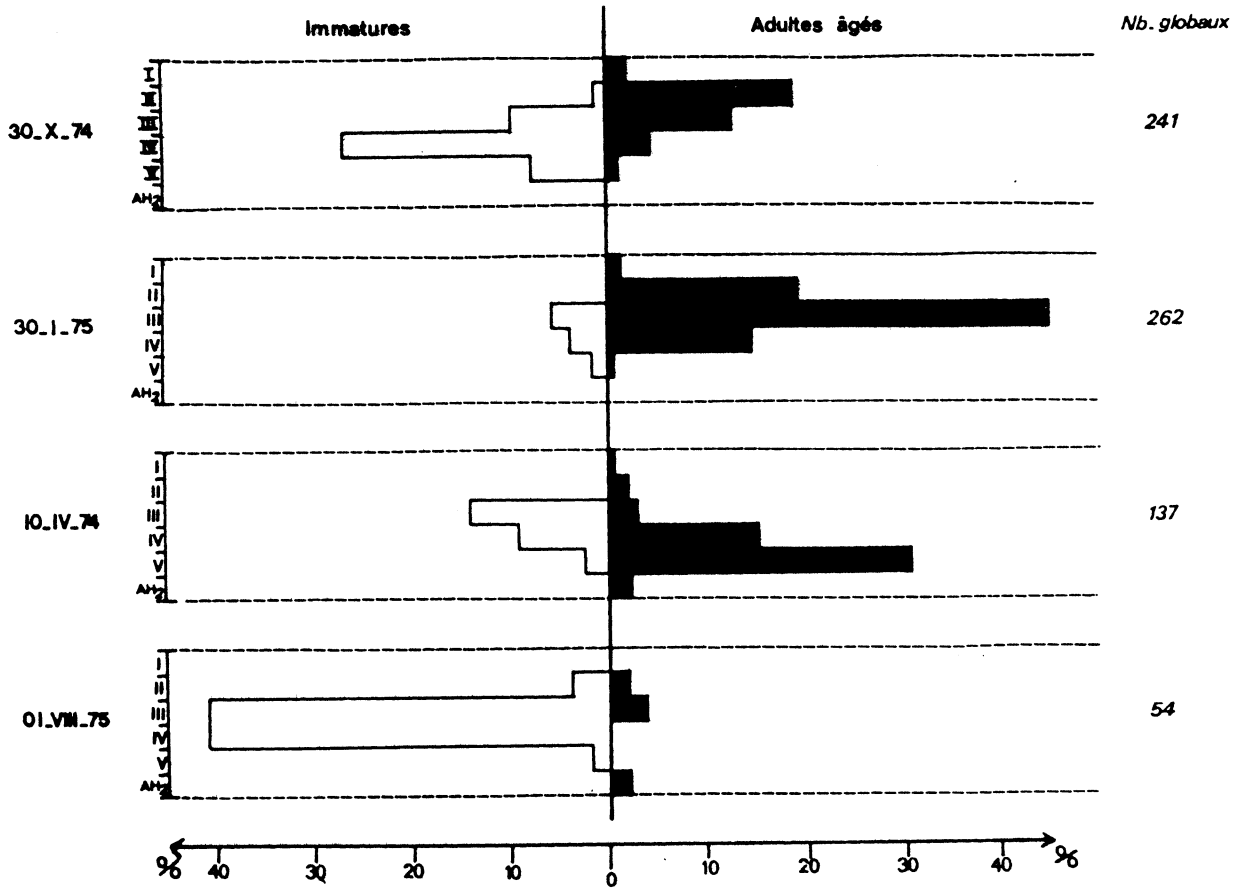

Figure 5 : Variations de micro-distribution verticale (en %) des adultes et immatures de *Carbodes willmanni* au cours de 4 périodes. AH_2 correspond à l'horizon humifère du sol et I à la couche du Lichen *Cledonia impexa*, II, III, IV et V indiquant les niveaux de transition de la décomposition de ce lichen (épaisseurs variables de l'ordre de 10 à 30 mm).
D'après Bellido, 1975

DATES	8/5			20/5			28/5			2/6			9/6
DUREE en jours	0			12,25			20,25			25,04			32,21
PERIODES	Départ		P1			P2			P3			P4	Fin
	°C	dj		°C	dj		°C	dj		°C	dj		°C
SURFACE	14,0	178	(14,5°C)	15,0	304	(15,8°C)	17,0	379	(14,5°C)	15,3	502	(18,0°C)	18,5
		160	(13,1°S)					346	(13,8°S)				
- 10 cm	12,8	159	(13,0°C)	13,5	273	(14,3°C)	14,8	335	(13,0°C)	13,5	450	(16,0°C)	16,8
					252	(12,5°S)							
- 20 cm	11,3	141	(11,5°C)	12,0	241	(12,5°C)	13,3	301	(12,5°C)	12,3	404	(14,5°C)	15,0
											401	(12,5°S)	
- 30 cm													
													L
- 40 cm													
- 50 cm	10,0	129	(10,5°C)	10,0	219	(11,3°C)	11,5	271	(11,0°C)	11,0	362	(12,8°C)	13,5
nombre d'information °S			3			2			2			3	
écart à la moyenne °S			(1,05°S)			(0,7°S)			(0,4°S)			(1,4°S)	

Figure 6 : "Température" (indice saccharosique °S) des lombriciens lâchés puis recapturés à Cîteaux après des périodes P1, P2, P3, P4, de durée croissante de présence dans le sol. La température des horizons aux dates de lâché et recapture est indiquée ainsi que le nombre de degrés-jour (°C) accumulés durant chaque période. Le degré saccharosique (°S) permet de repérer dans le gradiant thermique la position de résidence moyenne des lombriciens qui a oscillée (courbe) jusqu'au refuge final en léthargie (L).
D'après Bouché, sous presse

décrites (Chaudonneret, 1977) ; la quantification des ingestats a pu être effectuée pour des oiseaux (Cuendet, 1979).

Si les échanges trophiques peuvent être caractérisés dans un certain nombre de situations favorables, les flux métaboliques, de l'assimilation à la respiration+excrétion, se produisant dans le milieu, sont assez délicats à établir. Il a été possible de développer une série de techniques (Bouché, sous presse a) pour les lombriciens qui permettent une telle mesure :

- le marquage uniforme de C et N en ^{14}C et ^{15}N, (Ferrière),

- le co-marquage coloré des lombriciens permettant de reconnaître les lombriciens manipulés (^{14}C, ^{15}N, etc.) dans leur milieu (Mazaud, 1979),

- la mesure in situ de la "température physiologique" des lombriciens (Ranc, 1979).

La combinaison de ces techniques permet de mesurer les flux métaboliques des lombriciens in situ, et leur température écologique.

La connaissance des flux essentiels (C, N) et de la température devrait permettre de développer au laboratoire des élevages reproduisant ces conditions naturelles et de mettre en oeuvre des techniques d'analyses plus fines, impossibles in situ, notamment pour caractériser la nature et la proportion des excrétats. Il s'agirait d'une physiologie en conditions écologiquement contrôlées, c'est-à-dire d'une véritable écophysiologie.

Signalons quelques aspects du rôle de la faune abordés par notre groupe de façon qualitative ou semi-quantitative :

- la faune comme source d'aliments pour leurs ennemis, particulièrement des champignons nématophages (Doucet, 1978),

- la faune comme destructrice de végétaux supérieurs, estimation des seuils de nuisance de *Psila rosea* sur la carotte (Brunel,

- la faune exerçant une action trophique sur les micro-organismes et particulièrement les champignons, méthode élaborée par Kiffer et Cancela da Fonseca (1971),

- la faune modifiant globalement les peuplements microbiens : microflore associée aux galeries de vers de terre (Locquet et al., 1977),

- la faune modifiant globalement l'activité enzymatique des sols (Locquet, 1978).

2.4 Migration des animaux

L'aptitude au déplacement caractérise les animaux par rapport aux autres éléments des écosystèmes. Nous avons déjà été amenés à l'évoquer car elle est une propriété étroitement liée aux autres aspects

de nos études (échantillonnages, rôle, etc.). De ce point de vue, la comparaison des divers taxons dans un même milieu est très démonstratrice des autres caractères de ces taxons, caractères liés aux stratégies d'utilisation des milieux (Tableau 3). S'il est possible d'observer les départs et les arrivées des animaux en un lieu donné par étude des fluctuations des données quantitatives (cf. § 2.1.1.), il est indispensable de se servir d'un marquage pour obtenir une description de la migration entre deux lieux. Ce qui a été pratiqué par Mazaud (1979) avec la coloration des lombriciens (Figure 7). Rappelons l'indication indirecte des migrations verticales que donne la temp rature moyenne des lombriciens au niveau thermique moyen des horizons de sol (Figure 6). Une modélisation de l'aptitude à coloniser des espèces est abordée au paragraphe 5.4.

	Carabodes willmanni Bernini. (BELLIDO, 1976, 1978).	*Parasmittia carinata* (DELETTRE, 1976, 1978) (DUCROTOY, 1976)	*Leptosciara autumnalis* *Corynoptera tetrachaeta* (BAILLIOT, 1975)
Nombre de générations annuelles dans les formations pionnières.	2	1	2 à 3
Mode d'exploitation de l'écosystème.	exploite toutes les strates — podétions de *Cladonia* : adultes — couche gélifiée : stases immatures — horizons édaphiques en été	— larves actives dans la couche gélifiée - hiver — larves quiescentes en été — horizons holorganiques	larves actives couche gélifiée - litière
Permanence de l'écosystème.	espèce permanente	— permanente partielle (renouvellement partiel de la population) — activité larvaire : novembre à février	— semi-permanente (renouvellement de la population entière)
Mobilité horizontale.	faible	importante-recolonisation à partir des mares et flaques temporaires (adultes)	importante - à partir des humus bruts ; litières de landes plus évoluées.
Phases de dissémination horizontale.	?	comportements sexuels essaims de femelles	adultes dispersés par le vent

Tableau 3 : Comparaison de trois stratégies d'utilisation des formations pionnières des Landes par l'acarien Oribate *Carabodes willmanni*, le Diptère chironomide *Parasmittia carinata* et deux espèces de Diptères Sciaridae (D'après Trehen et al., 1978)

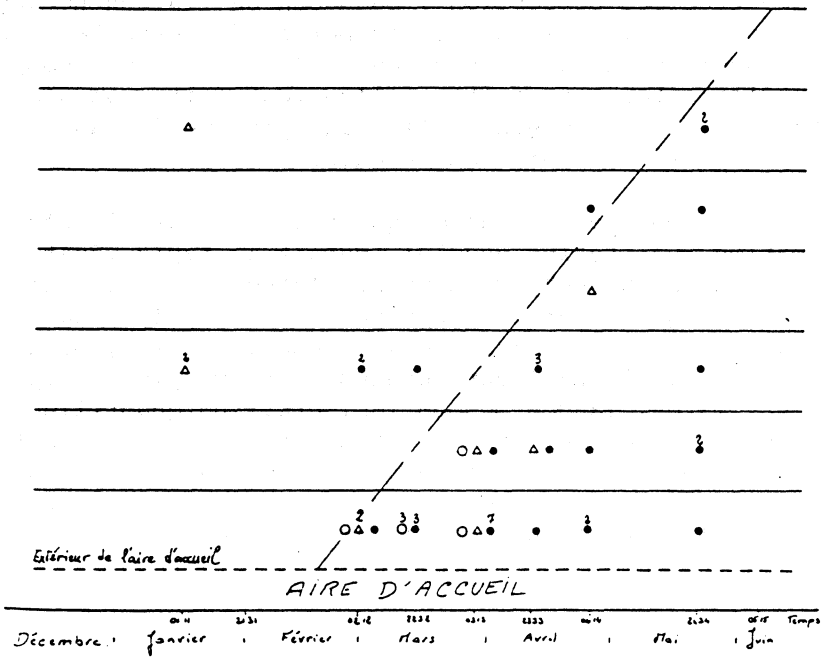

Figure 7 : Les lombriciens marqués quittent leurs aires d'accueil (de relâché) en hiver et printemps 1978. Recapture de *Lumbricus castaneus* (A) et *Nicodrilus* anéciques (O). Noter la rapidité de l'épigé (A) par rapport à l'anécique (O) et l'absence d'endogés (D'après Mazaud, 1979)

III. ORGANISATION DE L'ECHANTILLONNAGE

Nous avons décrit (Chapitre II) les progrès méthodologiques permettant d'obtenir des observations et mesures de diverses données. L'estimation de la valeur de ces données ne peut se faire que par la constitution d'un échantillon, par définition représentatif du tout. Il y a généralement répétition des observations du même descripteur pour en connaître la variabilité et interpréter celle-ci. Connaître avec assez de précision les faits, c'est-à-dire avoir un échantillon suffisamment représentatif du tout est très difficile, voire impossible en fonction des lourdeurs des techniques d'acquisition de données (Chapitre II) et de la faiblesse des moyens. Organiser l'échantillonnage c'est essayer de voir si, dans la limite des méthodes/moyens disponibles, il est possible d'acquérir un échantillon d'une donnée et si oui, de définir la procédure optimale.

D'une façon générale, cela revient à réduire l'effort de travail aux objets d'études les plus importants vis-à-vis des objectifs. En l'absence totale de connaissances, l'échantillonnage au hasard permet une première perception : beaucoup de travaux ne dépassent pas ce stade. Il est souhaitable de ne pas partir de cette "absence de connaissances" mais de consulter ou faire intervenir, les chercheurs compétents (ce qui est loin d'être toujours fait) si l'on veut éviter un gâchis de moyens, en mettant en oeuvre un échantillonnage plus performant s'appuyant sur les connaissances concrètes antérieures.

La première indication que peut utiliser le pédozoologue est l'information qualitative que lui fournit le tapis végétal, recherche d'une station "homogène", d'un point d'étude caractéristique, d'une zone de plantes attaquées par les phytophages du sol (Nématodes, Diptères). Ceci implique déjà une certaine expérience. Ensuite, pour les études stationnelles les lieux étant retenus (par exemple, groupements pionniers des landes, mares, landes mésophiles, etc.) un quadrillage est effectué avec prélèvement au hasard ou non. Ce stade préliminaire permet ensuite de focaliser les études en fonction des espèces animales étudiées par exemple, dans des faciès à *Cladonia, Sedum, Agrostis* pour des Diptères de la Lande. Ici aussi une connaissance de la faune est nécessaire pour ces choixV

3.1 Organisation dans le temps

La constitution de l'échantillon peut se faire pour suivre sur des sous-échantillons les successions chronologiques de situations. A part quelques mesures mésologiques (températures) les données sont prises de façon discontinue. La fréquence de la constitution des sous-échantillons (ou lots) est un problème très délicat, il dépend là encore des moyens et objectifs. Chaque sous-échantillon devant être représentatif de la situation de la période de temps considérée, devra aussi être organisé dans l'espace, c'est-à-dire comporter souvent plusieurs prélevats : les travaux sont alors très lourds.

Pour la connaissance de la dynamique (variations diachroniques), il faudra un lot mensuel pour les Diptères et Nématodes (Tréhen, Doucet) ou toutes les semaines ou quinzaines pour les Oribates (Cancela da Fonseca) ou les lombriciens (Bouché). Cette dynamique générale étant établie, il est possible pour des études plus précises d'accroître la fréquence des lots aux périodes critiques. Il est ainsi possible pour les larves de Diptères Chironomides, de limiter à 4 lots dans l'année la capture de larves aux périodes convenables, hors quiescences (Delettre, 1975). On peut de même, si l'objectif est de comparer des peuplements des stations, réduire les lots aux périodes novembre/décembre ; février/mars ; mai/juin et juillet/août) pour les Oribates (Cancela da Fonseca). Il est enfin possible de choisir les périodes optimales de capture par la méthode étho-physique (relativement légère) en s'appuyant sur les conditions de milieu favorables (Bouché et Gardner, sous presse), d'humidité (pF) et température pouvant être calendairement situées pour chaque isoclimat. (Figure 8).

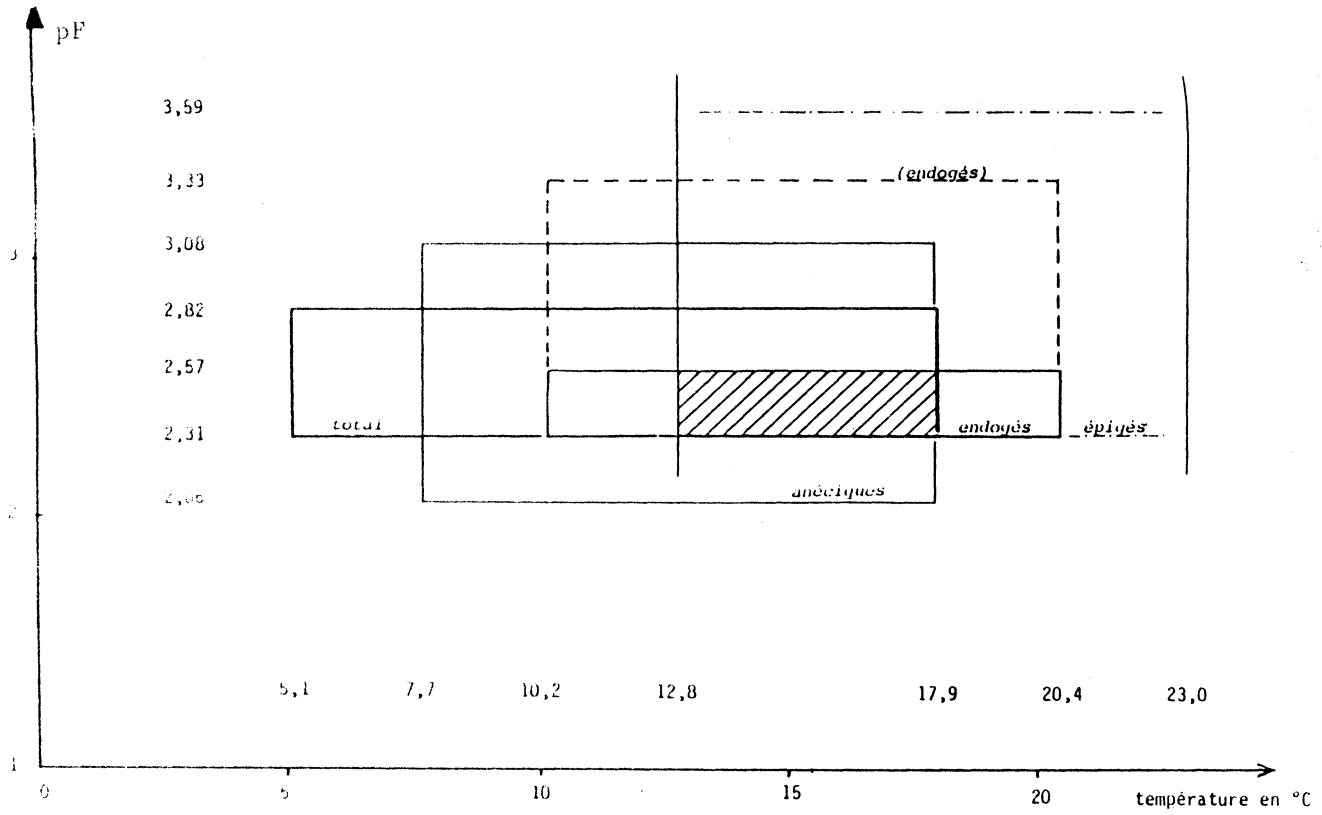

Figure 8 : Analyse non paramétrique mettant en évidence les zones favorables à l'activité, ou la capture par méthodes éthologiques des diverses catégories de lombriciens et du peuplement total en fonction de la température (°C) et de l'humidité (pF) du sol
(D'après Mazaud, 1979)

3.2 Organisation dans l'espace

La constitution d'un lot de prélevats à un moment donné pose des problèmes importants. L'étude préliminaire au hasard peut être encore nécessaire dans certains domaines (exemple : pour la recherche des gîtes de larves de Diptères en amas), mais celle-ci étant effectuée il y aura organisation des prélevats de façon orientée.

La collecte en nappe continue a été pratiquée pour les espèces aggrégatives (Diptères Sciaridés) qui sont collectées dans des quadrats de 4 m x 4 m (ou 1 x 1) permettant de localiser les amas et d'en effectuer le décompte. Cancela da Fonseca pour décrire l'aggrégation des Oribates collecte les micro-arthropodes dans 100 carrés contigus de 5 x 5 (et 2,5 cm de profondeur), ce qui permet une vision horizontale des distributions, complémentaire des études de coupes du sol au plan vertical.

Ces études en nappe ou au hasard font très souvent ressortir des distributions aggrégatives très marquées qui doivent ensuite être prises en compte (Oribates, Diptères) ou conduisent à des échantillons

seulement interprétables pour les moins hétérogènes.

L'étude de la distribution verticale abordée pour des coupes de sol (Bellido, Oribates) peut être également assurée pour certains groupes par des prélevats distribués verticalement. Ainsi on peut dénombrer les nématodes mycophages qui sont plus concentrés dans les horizons superficiels que les nématodes phytophages... ce qui confirme la distribution de leur support alimentaire (Doucet, 1978). Cette distribution doit parfois être étudiée à grande profondeur (jusqu'à 1 mètre au moins) pour les lombriciens anéciques (Bouché et Gardner, sous presse).

3.3 Organisation en fonction d'objectifs écologiques

Il est clair que le choix d'un dispositif au hasard ou total (en nappe) correspond à une approche globale. Il est possible d'adapter, en l'allégeant, et le rendant plus performant l'échantillonnage en l'orientant sur les objectifs plus précis. Ceci dépend de la connaissance que l'on a des particularités du matériel biologique vis-à-vis du milieu étudié. Par exemple, le nombre de prélèvements peut être ajusté sur le nombre d'espèces capturées si l'objectif est une comparaison biocénotique (Doucet, 1978). Le choix peut refléter les exigences biologiques des espèces :

- telles les populations de Diptères Chironomides de la formation pionnière de la lande présentes en sol sub-inondé en hiver -printemps et en substrat exondé sain en été-automne,

- tel le piègeage des diptères adultes suivant les axes de vents dominants,

- telle la distribution des espèces en fonction des paramètres écologiques et historiques à l'échelle de la France (Lombriciens, Bouché, 1972),

- telles les comparaisons de stations différentes par leur végétation (Lombriciens, RCP 40 : Bouché, 1978, Rigo, 1979, Cachan et al., 1981), tel à l'intérieur de stations à disposition en mosaïque (Oribates : Cancela da Fonseca, 1978, Lombriciens : Bouché, 1978). Ces variations spatiales étant d'ailleurs souvent temporo-spatiales suivant l'échelle d'observation et le groupe animal étudié (Cancela da Fonseca, 1978). Le lien spatial avec les paramètres de l'environnement est évidemment encore plus net et plus étroit avec les espèces phytophages et devient un objectif d'étude précis dans le cas de ravageurs de culture (Brunel).

3.4 Choix des stations

Quel que soit le participant au groupe méthodologique "Système édaphique : analyse, synthèse et gestion" une conclusion unanime s'impose Trop souvent, en face d'objectifs parfois assez flous, les pédozoologues doivent intervenir dans des travaux coopératifs dont des stations d'études sont mal choisies, inadéquates. Nous ne pouvons que recommander vivement

d'éviter l'instabilité (reflétant celle des contrats) dans le choix des sites d'études. Ce choix initial devant être pertinent vis-à-vis d'objectifs clairs et tenir compte des caractéristiques édaphiques favorables à la réussite des études envisagées.

A cet égard, il y a lieu de disposer d'une position d'expertise pour le choix soit de la station en fonction de l'objet d'étude soit de l'adaptation de l'étude à la station. Il est ridicule d'étudier des animaux phytophages en dehors de la plante hôte mais il est beaucoup plus difficile de faire comprendre que, pour une fonction donnée, et selon la situation édaphique, tel ou tel groupe zoologique devient dominant. Ainsi, les formations pionnières des landes sont favorables à l'étude des Diptères Chironomides et des Acariens et les substrats humides et plus riches en matière organique sont favorables aux Diptères Sciaridés. Ainsi, partout où pour des raisons édaphiques et historiques, les lombriciens anéciques s'installent il y a formation de mull, élimination des accumulations organiques permanentes et beaucoup de macro-détritivores (dont les Diptères sus indiqués) ne peuvent plus occuper qu'une position marginale dans les accumulations temporaires. Le choix des stations devra donc être effectué par des chercheurs compétents pouvant tenir compte simultanément de l'étho-écologie des animaux, des facteurs mésologiques (plantes, tapis végétal, pH, humidité, stratification et valeur de la matière organique morte), et des contraintes matérielles de l'aquisition des données et de l'échantillonnage sur le site.

IV. PROGRES CONCEPTUELS POUR UNE METHODOLOGIE INTERDISCIPLINAIRE

4.1 Importance des progrès conceptuels

Le rôle de la biologie du sol en général, et de la faune du sol en particulier, n'a de sens que rapporté à l'ensemble des propriétés de l'écosystème - propriétés structurales (structure, stabilité, humus des sols par exemple) et fonctionnelles (aération, vie racinaire, disponibilité des nutriments, etc.), c'est-à-dire de la fertilité, de la richesse de l'écosystème lui-même. Chaque discipline a malheureusement "morcelé" cet ensemble structural et fonctionnel en ne considérant qu'une fraction, souvent minime du système et a eu tendance à interpréter le tout à partir de ses critères et dans son langage. Ces approches réductionnistes ont eu leur intérêt mais ont généralement atteint leur limite et il est méthodologiquement indispensable de forger des outils conceptuels trans et inter-disciplinaires si l'on veut développer une biologie du sol à la fois fondée et utilisable.

4.2 Concept de décomposeur et rôle tropho-énergétique réel

Le concept de décomposeur a été généralisé dans les premières synthèses écologiques (Odum, 1956) où il servait de boite noire. Sont "décomposeurs" pratiquement tous les êtres vivants du sol qui "vus de loin" apparaissent comme des nécrophages. Comme les hétérotrophes non

décomposeurs (herbivores, carnivores, ...) ont été l'objet de l'essentiel des travaux mais qu'ils n'ont qu'une importance trophoénergétique secondaire la boite"décomposeurs" a été fort commode pour ignorer l'essentiel du catabolisme des écosystèmes. Notre effort a porté de longue date sur une approche objective de la position effective du rôle des animaux dans les chaînes trophiques du sol... à commencer par le rejet du concept de décomposeur, strictement inutile et intellectuellement nuisible (Bouché, 1978).

Les régimes alimentaires peuvent parfois être "prédits" d'après la morphologie fonctionnelle, les organes traduisant leur fonction. L'attribution des Nématodes en groupes trophiques phytophages, mycophages, etc. ou des lombriciens en types écologiques (épigés, endogés, anéciques) ... ne se fait pas autrement.

Les rapports trophiques ont toutefois été précisés. Ainsi Cancela da Fonseca considère les Acariens Oribates comme essentiellement micro-herbivores, et a mis en évidence avec Kiffer (Nancy) et Poinsot-Balaguer (Marseille) les relations trophiques entre certains Acariens Oribates et Collemboles avec les champignons cellulolytiques (par exemple : *Opiella nova* se nourrissant de *Oidiodendron roseum* : Figure 4). Une micro-flore précise est liée à un certain degré de décomposition : il est important de préciser à quel stade de décomposition se trouve associée une faune, ce qui peut guider la mise en évidence des véritables relations trophiques !

4.3 Organisation de la communauté animale édaphique

La faune du sol se présente sous une forme extraordinairement complexe, 80 % des espèces et 80 % des masses animales y étant usuellement concentrés. Certains groupes tels les Nématodes, les Acariens, les Collemboles, ont un grand nombre d'espèces utilisant des niches souvent mal connues mais qui apparaissent comme très spécialisées dès que leur étude est suffisante. Il est donc d'un grand intérêt de s'efforcer de dégager les règles régulant la composition de ces communautés.

4.3.1. DIVERSITE ET COMPLEXITE

Cancela da Fonseca, 1980a, en partant du principe qu'un écosystème est d'autant plus complexe que toutes les espèces occupent tous les niveaux cénotiques avec la même potentialité, a étudié cette complexité à partir de l'indice de diversité de Shannon. On intègre ainsi la diversité spécifique (nombre d'individus par espèce) et la diversité cénotique (nombre d'individus de chaque espèce par niveau cénotique, considérant comme niveau cénotique les niveaux trophiques, les niches écologiques, les strates, les différentes couches ou horizons, etc.).

La complexité définie ci-dessus diminue au fur et à mesure qu'un niveau devient numériquement dominant, pour le même nombre d'espèces, c'est-à-dire avec la diversité cénotique. Pour un même nombre de niveaux, la complexité diminue au fur et à mesure que le système tend vers une organisation stricte avec une seule espèce par niveau. Cependant, pour le même nombre d'espèces et les mêmes effectifs, la complexité augmente avec le nombre de niveaux, soit avec la diversité cénotique.

On voit, ainsi, que diversité spécifique et complexité ne sont pas forcément synonymes et que l'on ne peut pas décider de la complexité

d'un écosystème seulement à partir de la diversité spécifique. Donc, la complexité augmente au fur et à mesure que la diversité spécifique et la diversité cénotique augmentent.

En écologie du sol, et d'ailleurs en écologie en général, peu de travaux ont été faits dans le sens des considérations exposées ci-dessus, considérations qui sont le résultat d'une simulation basée sur des cas types (Figure 9). Normalement, on considère la diversité des habitats (pas la diversité cénotique) d'un côté et la diversité spécifique de l'autre, et on arrive à la conclusion qu'une plus grande diversité des habitats correspond à une plus grande diversité spécifique. Ceci a été démontré, entre autres, par Anderson (1978) pour les Acariens Oribates et les micro-habitats de différents types de sol.

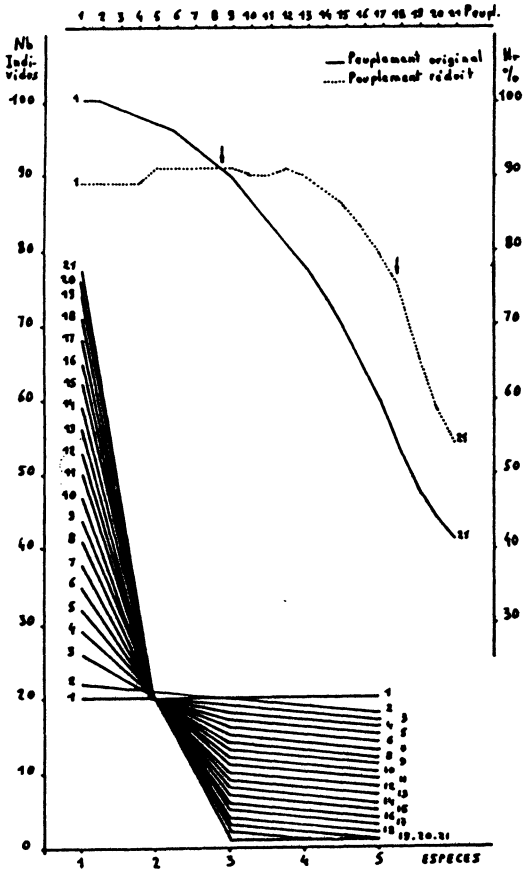

Figure 9 : En trait plein : évolution de la diversité (Hr) pour une famille de peuplements classés dans un ordre croissant d'organisation (1 à 21) d'après le nombre d'individus pour chacune des 5 espèces constitutives du peuplement. En pointillé : valeur de Hr pour chacun des peuplements de l'effectif de l'espèce la plus abondante de 95 %

4.3.2. RESILIENCE ET STABILITE

La résilience est la capacité de l'écosystème d'absorber l'effet des perturbations importantes, à la fois des variables et des paramètres, tout en maintenant sa structure : il conserve la possibilité de revenir à son état initial lorsque la cause de ces perturbations cesse d'exister. C'est donc une forme de stabilité globale. Cette propriété a fait l'objet d'une étude détaillée par Cancela da Fonseca (1977).

Du point de vue de la théorie des systèmes, l'écosystème correspond à un système complexe capable d'absorber les chocs dûs à des perturbations importantes par l'intermédiaire de systèmes de transition :

1) ou bien l'écosystème est composé par un certain nombre de sous-systèmes robustes : les chocs sont absorbés par le changement temporaire de la dominance relative des différents composants ;

2) ou bien l'écosystème a une grande hétérogénéité spatio-temporelle qui permet le développement de systèmes évolutifs de remplacement après disparition temporaire, locale, du système, comme dans les Landes étudiées par ailleurs et dont la "restauration" pose problème (voir postcript).

Du point de vue de la théorie des catastrophes, l'écosystème en équilibre appartient à une succession écologique déterminée (évolution "longitudinale").

L'écosystème passe brusquement d'un type de système à un autre en fonction de l'intensité des contraintes auxquelles l'écosystème est soumis (évolution "transversale"). Le retour au système de départ est alors plus ou moins rapide, suivant l'intensité des contraintes.

Le concept de résilience peut aussi être appliqué à des systèmes écologiques plus simples que l'écosystème. Ainsi, en écologie du sol, on peut citer deux exemples extrêmes, un où la résilience est dûe à l'hétérogénéité spatio-temporelle et l'autre où elle est dûe à un changement de dominance relative.

L'épandage de produits pesticides dans un sol cultivé va rompre l'équilibre entre les Collemboles Isotomides (proies) et les Gamasides Rhodocarides (prédateurs). Les Gamasides, plus sensibles, sont détruits et avec eux le système. Les effectifs des Collemboles augmentent en conséquence.

Toutefois, le traitement par les pesticides ne se fait pas, en général, simultanément dans toute la région cultivée. En outre, certains endroits ont peu ou pas reçu de produits pesticides. La survie du système Isotomides-Rhodacarides est ainsi assurée dans ces endroits. Et par recolonisation le système de départ est reconstitué.

Il en est tout autrement avec les vers de terre, dont on a montré que le pouvoir migrateur des formes importantes pour la vie "interne" du sol (types écologiques anéciques et endogés) est très faible (§ 2.4. Figure 7) (Mazaud et Bouché, 1980) d'où les dégradations continues des sols fragiles de grandes cultures céréalières actuellement soumis à des traitements intensifs.

Une situation "hybride" est observable lorsque la perturbation a détruit un système et ouvrant la voie à la recolonisation crée une situation nouvelle.

Les traitements nématicides fumigeants, tels le bromure de méthyle, bouleversent complètement la faune nématologique des sols et favorisent le développement des espèces phytoparasites inféodées à une culture-hôte. Exemple : les traitements "nématicides" des tomates dans le département du Vaucluse. Le traitement au CH_3Br agit éventuellement dans les 30 cm superficiels du sol. Il détruit l'essentiel de la faune composée notamment de nématodes bactériophages, mycophages et prédatrices. Dans les couches plus profondes où l'on trouve des formes phytoparasites inféodées aux tomates (*Meloidogyne* en particulier) le CH_3Br n'agit pas. Très vite les *Meloidogyne* ayant échappé au traitement, recolonisent vers la surface et en l'absence d'antagonistes et de compétiteurs, se mettent à proliférer. L'attaque devient plus importante après un traitement que sans traitement (Cayrol).

Ici l'ensemble superficiel est "détruit" comme dans le cas des lombriciens mais une composante (au moins) survivant dans un horizon profond non perturbé recolonise et contribue à reconstituer un autre système (au pas de temps considéré relativement "bref").

Un autre exemple est donné par une perturbation relativement modeste celle des champignons édaphiques capables de décomposer la cellulose sous l'effet d'apports P ou N. Malgré le grand nombre d'espèces de ces champignons existant dans un sol donné, seulement une ou deux espèces sont dominantes dans un substrat cellulosique déterminé. Les espèces dominantes changent si des modifications sont introduites dans le système édaphique. Ainsi, dans un sol où coéxistent trois formes cellulolytiques : *Rhizophlyctis, Streptomyces* et *Penicillium* la forme dominante est différente si on considère le sol naturel, tel qu'il est (*Rhizophlyctis*), si on additionne du phosphate (*Streptomyces*) ou si on y incorpore de l'azote (*Penicillium*). Le retour à l'état initial se fait lorsque l'excédent de phosphate ou d'azote disparait.

Niche écologique et organisation du système

La diversité définie par l'indice de Shannon, en tant que mesure de l'organisation d'un système écologique, peut être un bon indicateur des différences entre les niches écologiques des espèces appartenant au même peuplement et au degré de sensibilité de ce peuplement aux perturbations (Cancela da Fonseca, 1980b). Cette sensibilité est plus grande dans les systèmes plus complexes et augmente avec le degré d'organisation (densité plus basse).

Malgré le chevauchement des niches écologiques indiqué par l'étude de la diversité d'espèces utilisant une même ressource, l'étude spatio-temporelle de cette diversité reflète l'incidence d'autres facteurs sur la délimitation des vraies niches écologiques de ces espèces.

Ainsi, dans la hêtraie de la Tillaie (forêt de Fontainebleau) les Acariens Oribates, *Nothrus silvestris* Nic. et *Nanhermania elegantula* Brl. sensu Willm. 1931, occupent principalement la couche F et la couche H d'un sol lessivé à mull-moder, et s'y nourrissent d'hyphes de champignons. En outre, ils ne sont pas trop éloignés du point de vue systématique. On constate, cependant, qu'il y a de nettes différences entre non seulement la contribution de chaque espèce mais aussi de chaque stase à la diversité totale. On peut conclure de cette manière que les niches écologiques de ces

deux espèces ont une composante temporelle importante.

Les espèces de lombriciens occupent également des niches (espaces et fonctions différentes) spécialisées même à l'intérieur d'un même type écologique regroupant des animaux faisant la même fonction globale. Plus finement, on constate chez les lombriciens anéciques que les stades juvéniles et adultes ont une alimentation différente et ne se concurrencent pas directement (Ferrière, 1980) (Figure 10).

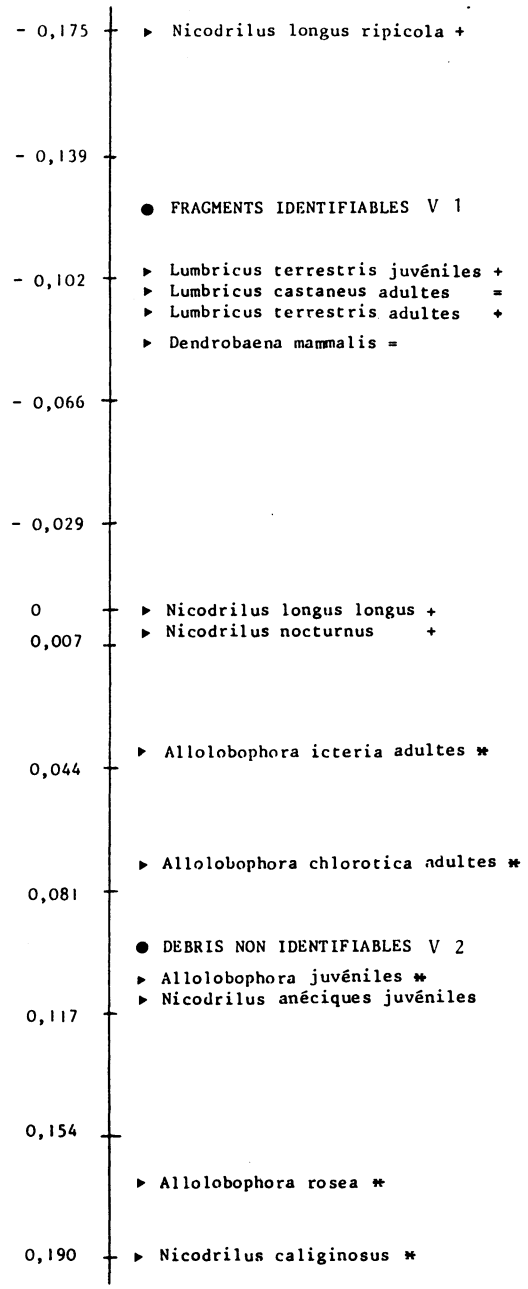

Figure 10 :
Analyse factorielle des correspondances de la matière organique libérée dans les endentères de divers lombriciens.
V 1 = fragments végétaux constitués et identifiables
V 2 = débris fins non identifiables
Regroupement des divers changements de repère entre les *Nicodrilus* juvéniles et les 3 espèces adultes (* endogés, + anéciques, = épigés, + épi-anéciques)
D'après Ferrière, 1980

V. INTERPRETATION DES RESULTATS

L'interprétation des résultats acquis en zoologie du sol a fait l'objet d'un développement particulièrement important lors d'un contrat DGRST précédent (voir § I) (Bouché et al., 1977 ; Cancela da Fonseca, 1980a). Ces recherches se sont poursuivies et développées en utilisant les trois types d'outils statistiques concurramment (statistiques descriptives, statistiques probabilistes ou stockastiques et analyse matricielle).

5.1 Statistiques descriptives

Les données zoologiques récoltées au terrain sont normalement des données de recensement. C'est à partir de ces données que les principaux paramètres de la population sont estimés : taux de natalité, taux de mortalité, taux de migration.

5.1.1. ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

Une première image de l'évolution temporelle de la population, de l'importance relative des différents stades de développement et de l'influence des facteurs du milieu sur cette évolution, peut être donnée par des modèles descriptifs du type analyse multivariable, dont l'analyse factorielle des correspondances (ANAFAC).

Cette analyse fait ressortir les points de chevauchement et d'isolement d'un stade par rapport aux autres stades de la même espèce ou à ceux d'autres espèces cohabitant les mêmes milieux et utilisant les mêmes ressources. L'ANAFAC contribue ainsi, à travers la mise en évidence d'une composante temporelle, à la définition des niches écologiques des espèces.

Par exemple, en ce qui concerne les trois espèces d'Acariens Oribates, *N. silvestris, N. elegantula* et *Schispteria coleoptrata* (Lin.) qui cohabitent le même milieu et ont la même nourriture, cités auparavant, l'importance relative des différentes stases s'observe rarement au même moment pour les trois.

En faisant ressortir l'importance relative des stades et des mois, l'ANAFAC met aussi en évidence, d'une manière indirecte, l'influence des facteurs du milieu sur la dynamique des populations.

5.1.2. STEAK

Cet algorithme permet d'établir une corrélation qualitative entre l'évolution temporelle des effectifs de la population et celle des valeurs des facteurs du milieu.

Elle a été utilisée par nous :

1) pour montrer une relation trophique entre l'Acarien Oribate *Opiella nova* (Oudms) et l'ensemble principal des champignons cellulolytiques d'un sol forestier (forêt de Sénart), dont

Oidiodentron echinulatum Barron (Cancela da Fonseca et al., 1979a) (Figure 4) ;

2) pour déceler les possibles rapports entre l'Acarien Gamaside, *Rhodocarus gr. roseus* (Oudms) prédateur, et le Collembole Botomide *Folsania penicula* Bagnall, proie, existant dans le même sol que (1) (Cancela da Fonseca et al., 1979a) (Figure 11) ;

3) pour étudier les rapports entre les conditions mésologiques et les émergences des populations de Diptères Chironomides d'une mare temporaire (Paimpont) (Ducrotoy, 1976) et les émergences des adultes du Diptère Chironomide *Mimnophyces pusillus* Eaton aux îles Kerguelen (Delettre et Cancela da Fonseca, 1979).

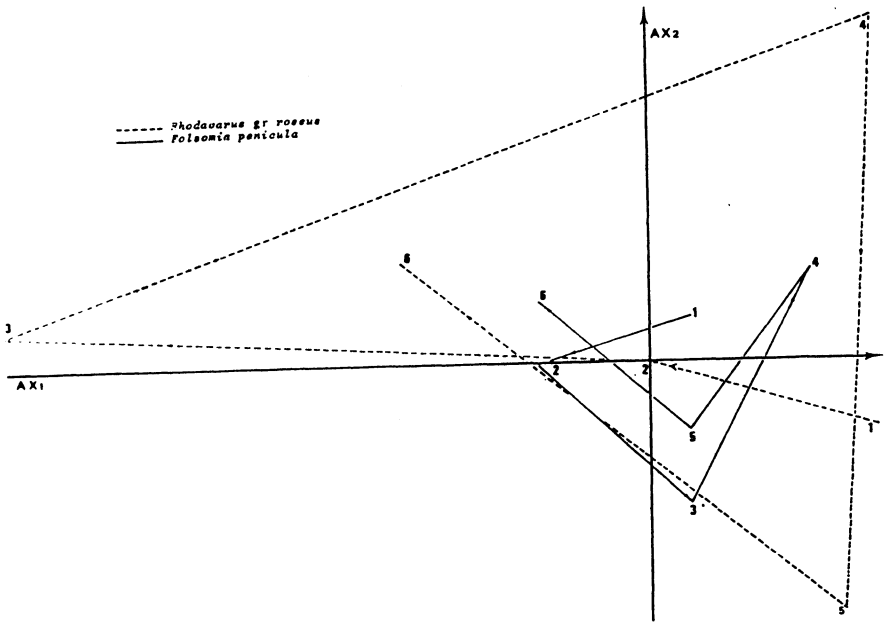

Figure 11 : Analyse factorielle STEAK mettant en évidence une corrélation positive qualitative entre le prédateur acarien gamaside *Rhodacarus* groupe *roseus* et l'insecte collembole *Folsomia penniculata* D'après Cancela da Fonseca et al., 1979

5.2 Statistiques probabilistes

Des techniques telles que la régression et la corrélation facilitent l'estimation de la durée des stades ou des générations (corrélogrammes, etc.), des taux d'accroissement (r) ou des taux de natalité et de mortalité (survie), des facteurs-clés, etc. Elles sont à la base de beaucoup de modèles prédictifs (autorégression ou autres) et elles donnent des indications sur l'impact des facteurs du milieu sur l'évolution des effectifs de la population.

Le coefficient de corrélation séquentiel (corrélogrammes) permet l'estimation de la durée des stades (Bellido, 1975), des générations (Brunel et al., 1977, Bailliot, in Bouché et al., 1977), la durée de développement (de la larve à l'adulte environ 34 mois pour *A. coleoptrata*), ou le comportement cyclique des populations au long des années (cycle de 7 ans) de la mouche de la carotte, le Diptère Psilidae, *Psila rosea* Fabr., Brunel et Cancela da Fonseca, 1977 (Figure 12). Basé sur les valeurs obtenues par le corrélogramme on construit des modèles du comportement des populations, modèles auto-régressifs ou modèles cycliques (Brunel et Cancela da Fonseca, 1977 et Bouché et al., 1977).

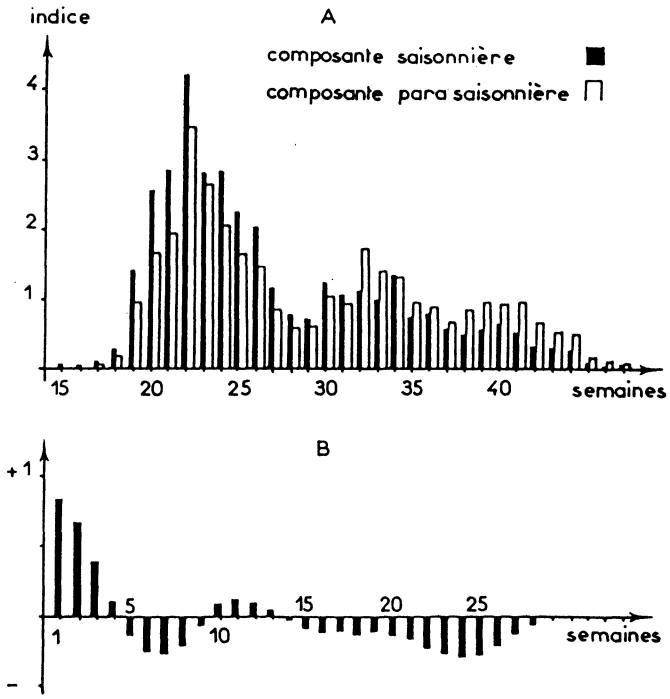

Figure 12 :
A) Effet de la composante saisonnière et para-saisonnière (effet génération antérieur) dans une population du Diptère phytophage *Psila rosea* Fabr. en fonction des semaines de l'année (données de 1963 à 1975).
B) Corrélogramme issu de A), éliminant l'effet saison et l'évolution globale de la population, et mettant en évidence le phénomène cyclique lié aux périodes de vols (11 semaines) et les effets de la variabilité des conditions de développement larvaire et pupale de l'espèce (semaine 15 à 30).
D'après Cancela da Fonseca, 1977)

Nous avons montré par la même technique que les conditions mésologiques qui ont régné environ 6 semaines avant les émergences de *L. pusillus* sont déterminantes, tandis que les conditions au moment des émergences ne le sont pas (Delettre et Cancela da Fonseca, 1979).

D'autres techniques peuvent être employées pour étudier la corrélation entre les conditions mésologiques et l'évolution des populations, comme le programme de régression empirique POUBEL, programme qui a été appliqué aux Diptères Chironomides de la mare temporaire (Ducrotoy, 1976 et Bouché et al., 1977) et à *L. pusillus* (Delettre et Cancela da Fonseca, 1979).

Associé à STEAK, POUBEL aide à définir qualitativement les conditions mésologiques favorables ou défavorables au développement des espèces (Bouché et al., 1977 ; Delettre et Cancela da Fonseca, 1979).

A partir des effectifs totaux estimés par les données de recensement on peut estimer le taux global d'accroissement ou de décroissement d'une population par la technique de la régression linéaire en ajustant une droite aux données transformées par les logarithmes néperiens (ceci a été testé sur l'Acarien Oribate *O. nova* et les champignons cellulolytiques qui lui servent de nourriture).

Encore par régression linéaire, et utilisant la méthode des facteurs-clés on peut mesurer le degré de dépendance de la densité ("density dependente"), de l'évolution des effectifs d'une population ou de la mortalité. Ainsi, l'évolution des effectifs recensés ainsi que la mortalité globale de *N. silvestris* sont dépendantes de la densité.

5.3 Modèles de dynamique des populations, modèles matriciels

Outre les modèles auto-régressifs ou cycliques cités auparavant, d'autres modèles peuvent être utilisés dans l'étude de la dynamique des populations.

Les modèles continus classiques (logistique ou exponentiel, systèmes Lotka Volterra, etc.) ou à compartiments sont à utiliser selon les circonstances et les objectifs (Exemple : la circulation de *O. nova* entre deux compartiments ; la litière attaquée par les champignons et le sol sous-jacent).

Toutefois, les modèles continus s'adaptent mal à une réalité composée d'éléments discrets, dont les individus constituent une population. Des modèles discrets ont donc été développés, dont celui de Leslie, maintes fois modifié (Cancela da Fonseca et Hadjibiros, 1977) pour le modèle de Lefkovitch (voir Bouché et al., 1977).

Une des modifications plus récente est celle de Hadjibiros (1975, 1976, 1978, 1980) qui tient compte, dans une population divisée par stades, de la probabilité du passage, ou non, des individus d'un stade au stade suivant dans l'intervalle de temps considéré.

Ces modèles matriciels sont aussi applicables à l'étude de l'influence des conditions mésologiques sur l'évolution des effectifs de la population, et à des systèmes du type prédateur-proie (Hadjibiros, 1978, 1980). Cependant une application directe des modèles matriciels à ces derniers problèmes est souvent difficile, et une simulation en ordinateur est alors nécessaire.

A partir de données concernant un Acarien Oribate (proie) et un Acarien Gamaside (prédateur), Hadjibiros (1978, 1980) a montré que le système prédateur-proie ainsi défini est assez stable au moins pour de faibles perturbations et ceci malgré le modèle matriciel "exponentiel" utilisé. Cette stabilité, ainsi que les oscillations observées, indépendantes de l'introduction d'une valeur de délai dans le modèle, suggèrent que la stabilité du système est, probablement, surtout dépendante de la structure du système et de l'influence combinée des facteurs extérieurs. L'introduction simulée d'un pesticide dans le système montre qu'une action du pesticide

sur le prédateur, très forte mais peu durable, est aussi efficace qu'une action moins intense d'une durée plus longue, et que le retour à la normale est semblable dans les deux cas ; ce retour est un peu plus long si la proie est aussi touchée par le pesticide.

En ce qui concerne la faune du sol, on se rend malheureusement compte très vite qu'un grand nombre de données sont manquantes (voir liste ci-dessous), ce qui souligne et oriente les recherches en acquisition de données (cf. Chapitres II et III).

MODELE MATRICIEL PREDATEUR-PROIE

(Hadjibiros, 1977/78)

Paramètres nécessaires et manquants

1) Fécondité des différents stades mesuré à une température connue
2) Mortalités naturelles des différents stades
3) Mortalités des différents stades dues à la prédation
4) Durées moyennes des différents stades mesurées à une température connue
5) Vulnérabilités des différents stades face à l'action défavorable des conditions climatiques
6) Effet de la température sur la fécondité et la vitesse de développement de chaque stade (valeur de Q_{10} s'il y a lieu)
7) Effet de l'humidité ou teneur en eau sur la mortalité
8) Effet de la sécheresse sur la mortalité (dessication)
9) Effet de la nourriture (litière) sur la fécondité de la proie
10) Effet du prédateur sur la mortalité de la proie (pour chaque stade)
11) Effet de la proie sur la fécondité du prédateur
12) Effet de la proie sur la mortalité du prédateur (pour chaque stade)
13) Effet des autres prédateurs sur les populations de la proie
14) Effet des autres proies sur la population du prédateur
15) Variation annuelle de la température
16) Variation annuelle de l'humidité
17) Densités des stades des deux populations (données de recensement)

5.4 Modèle de colonisation des habitats temporaires

Normalement, les modèles de colonisation ne tiennent pas compte de l'influence de l'état des ressources ou des "îles écologiques" sur la colonisation ; soit sur l'immigration ; soit sur l'extinction ; soit sur les deux. Cette influence est très importante quand on étudie la colonisation d'habitats temporaires, où l'espèce colonisatrice est obligée de "disparaitre" ("extinction") quand l'habitat "disparait".

L'approche systémique semble être la meilleure façon de traiter le sujet (Cancela da Fonseca, 1979 b). Une étude préliminaire a été faite en utilisant des modèles à compartiments et le langage de simulation CSMP, le principal objectif étant de traduire en termes analytiques des problèmes écologiques que l'on rencontre souvent en Ecologie du sol.

5.4.1. HABITATS PERMANENTS AVEC CROISSANCE SAISONNIERE

L'objectif est d'étudier la colonisation d'une ressource temporaire résultant de la croissance saisonnière d'une partie d'un habitat permanent (par exemple hyphes, radicelles).

Le modèle est à compartiment, où le compartiment "espèce-colonisatrice" échange des éléments avec un compartiment indéfini, "la source", sous l'influence de la ressource.

Le modèle a été testé sur les rapports entre les champignons cellulolytiques et l'Acarien Oribate *Nothrus silvestris*. Les résultats de la simulation ont montré que le rapport entre la ressource et l'espèce colonisatrice était plutôt linéaire que logistique, bien que du point de vue statistique les deux relations soient significatives.

5.4.2. HABITATS A TEMPORALITE SAISONNIERE

L'objectif est l'étude de la colonisation d'un habitat temporaire formé de zones disponibles dans des conditions particulières du milieu (par exemple : landes armoricaines détrempées,mares temporaires).

Le modèle est un assemblage d'un modèle à trois compartiments et d'un modèle à deux ou un compartiment. Les conditions du milieu (seuil de disponibilité et période d'action) contrôlent le comportement des deux modèles. Les deux ensembles sont liés à travers le nombre d'individus qui émergent des zones occupées par l'espèce, considérées comme la "source".

Le seuil de disponibilité et la période d'action peuvent être déterminés, comme dans l'exemple étudié, à partir d'un modèle cyclique (cf. 5.3.).

Comme exemple, j'ai utilisé les données de Delettre (1975) sur la dynamique des populations du Diptère Chironomide *Parasmittia* des landes armoricaines. Les conditions du milieu contrôlant les émergences sont la température du sol (- 5 cm) et le pF. Une des difficultés rencontrées dans la simulation a été celle de l'estimation des zones disponibles de l'habitat. Leur nombre a été estimé à partir de la table de survie de l'espèce.

5.4.3. HABITAT REELLEMENT TEMPORAIRE

L'objectif est d'étudier la colonisation d'habitats temporaires qui changent qualitativement et quantitativement avec le temps (par exemple : fientes, cadavres).

Ce modèle est un ensemble constitué par un modèle de décomposition à un compartiment et un modèle de succession. Deux types de modèles d'ensemble ont été étudiés :

1) Un modèle simple, où la colonisation par l'espèce est dépendante seulement des conditions de l'habitat ; l'immigration commence quand un certain degré de décomposition de l'habitat est atteint, c'est-à-dire l'influence de l'habitat sur l'espèce colonisatrice se fait exclusivement à travers l'âge de l'habitat.

2) Un modèle plus complexe, où la succession des espèces colonisatrices est considérée comme un processus de compétition sous l'influence de l'habitat.

L'exemple choisi est basé sur les données de recensement des deux espèces d'Acariens Oribates (une grande et peu abondante et une petite et très nombreuse) colonisant la litière de hêtre (une année de décomposition).

La simulation du Modèle 1) se réduit généralement à un simple ajustement de courbes aux données de recensement.

Un résultat intéressant obtenu par la simulation par le Modèle 2) est le suivant : Pour atteindre les mêmes valeurs maximales, au même moment, que celles obtenues par le Modèle 1), et pour avoir le même type ("pattern") d'évolution temporelle, la capacité de soutien de l'habitat (K) doit être environ 20 % (grosses espèces d'Oribates)et 25 % (petites espèces) supérieure dans le Modèle 2) que dans le Modèle 1).

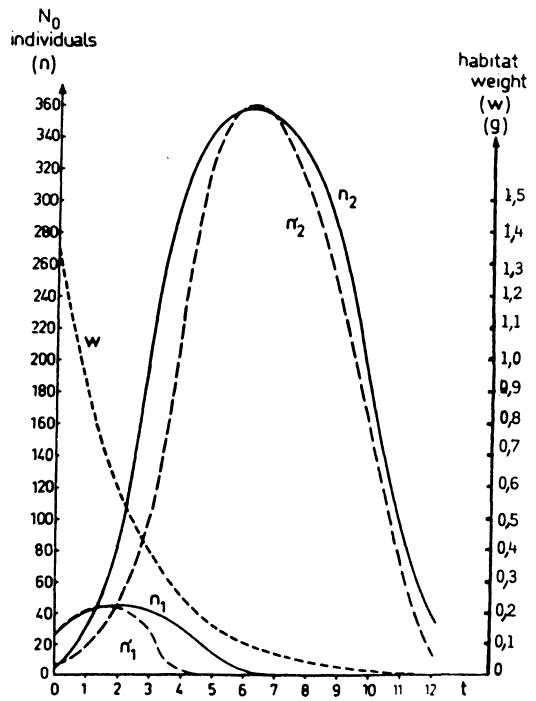

Figure 13 :
Simulations de la décomposition de la litière de hêtre (w) d'un habitat colonisé par une grosse espèce (n1) et une petite espèce (n2) d'Oribates, selon le modèle simple 1 (trait plein) et le modèle 2 (tirets) plus complexe où la compétition est prise en compte
D'après Cancela da Fonseca, 1979b

5.5 Modèles fonctionnels

Rappelons pour mémoire que notre effort avait porté préalablement sur une approche synthétique du modèle réaliste du rôle de la faune tel le modèle REAL (Bouché, 1980). Modèle à compartiment conçu pour exprimer le rôle faunique en terme de modifications physico-chimiques des habitats sous l'effet du travail physique et du métabolisme des animaux. Ce type de modèle, se prêtant à un bilan intégré du rôle de la faune à un moment de son développement, est utilisable d'une part, comme complémentaire des modèles décrivant l'état de cette faune (§ 5.2., 5.3.) et ses relations avec le milieu (§ 5.1., 5.4.) et d'autre part, comme sous-modèle d'écosystème ou d'agrosystème.

VI. CONCLUSIONS

L'extraordinaire diversité du monde vivant souterrain regroupant une part essentielle voir, en ce qui concerne les micro-organismes et les animaux, prépondérante de la vie, s'oppose à la faiblesse des recherches (i.e. des chercheurs et des équipes) qui y consacrent leurs travaux. En facilitant la concertation, les échanges et la coopération, les contrats DGRST "Système édaphique : analyse, synthèse et gestion" n'ont pas fait disparaitre cette faiblesse congénitale mais ont permis d'optimiser les moyens disponibles. Des chercheurs travaillant sur des animaux et micro-organismes divers, dans des milieux variés et ayant une pratique différente ont pu confronter leurs résultats, mettre en commun une part de ceux-ci et fortement avancer une approche synthétique allant de l'acquisition des données à l'interprétation intégrée des résultats et conduisant à une nouvelle demande de données plus précises et mieux choisies. Cette confrontation montre que :

- nous disposons d'outils d'analyses, conceptuels et de traitement synthétique des données ;

- ces outils souvent très spécifiques demandent généralement une "expertise" : l'improvisation ou la naïveté, souvent maîtresse en "biologie du sol" ne peut aujourd'hui tenir lieu de méthode ;

- en raison de l'existence de ces outils, de la rareté des moyens, de l'importance de la biologie du sol dans notre environnement (même si cette place n'est pas usuellement reconnue), ces travaux devraient constituer une base importante pour l'élaboration des recherches coopératives fondamentales ou appliquées (manipulation de notre environnement aux fins les plus variées : agricoles, forestiers, aménagements, restauration des sols, ...).

POSTCRIPT

Les difficultés propres au Laboratoire de zooécologie du sol animé par le rapporteur (M.B. Bouché) ont fait dépendre la rédaction de ce texte de la réinstallation de ce laboratoire à Montpellier, ce qui a retardé de plusieurs années cette synthèse.

Ce retard est évidemment très regrettable, des progrès ayant été réalisés depuis les travaux assurés dans la période couverte par les contrats DGRST seuls considérés dans ce mémoire.

Cet inconvénient est peut-être compensé par un certain recul permettant de mieux situer les recherches décrites précédemment dans l'évolution des disciplines.

D'une façon générale, les tendances et les efforts entrepris se sont poursuivis et notamment l'équipe informelle constituée au cours de ces recherches a continué sa collaboration. Les outils synthétiques que nous avons pris coutume d'utiliser conjointement sont aujourd'hui mis en oeuvre dans divers programmes concrets. Les conceptions développées ci-dessus ont bien sûr permis de mieux connaître, grâce à la concertation, les dangers d'utilisation d'une seule méthode de prélèvement et d'échantillonnage pour les diverses composantes animales d'un peuplement édaphique. Dans ce domaine, il est maintenant évident que chaque technique mise en oeuvre est strictement limitée dans ses applications. Une autre conséquence de ces études méthodologiques tient à ce que désormais l'approche expérimentale de terrain est réalisée par les mêmes participants dans plusieurs actions pluridisciplinaires en cours (Exemple : Programme PIREN, Observatoire de Paimpont). Parmi ces programmes, expérimentaux, citons les expériences d'enrichissements organiques, d'humectation permanente, de biostimulation par introduction d'espèces édaphiques, enfin de destruction de la couverture végétale et des apports de litière. Tous ces programmes ont en commun la substitution de la notion de diversités de fonction à celle de la diversité des peuplements, et c'est probablement là une voie de développement des recherches en Biologie du sol, susceptible de favoriser les concertations entre zoologistes et microbiologistes.

Les techniques mises en oeuvre ont permis un approfondissement des données notamment :

- la connaissance précise des analyses de contenu intestinal a pu être reprise avec des techniques analytiques plus sophistiquées (Toutain, Nancy) qui aujourd'hui lui permettent et pour la première fois au monde un bilan par "lecture directe" (et non extrapolation incontrolable) du brassage du sol par les lombriciens (Bouché et al., 1983),

- un bilan du flux d'azote in situ des lombriciens est en cours de mesure (Ferrière).

Les méthodes ont également évolué ou atteint un certain "achèvement" :

- les données sont, grâce aux moyens de calcul modernes, de plus en plus disponibles, de mieux en mieux gérées et ouvrent aujourd'hui sur la perspective d'une approche biogéocénotique globale (recherche au Laboratoire de zooécologie du sol, Montpellier) ;

- les données acquises permettent aujourd'hui la simulation de certaines parties du modèle REAL... Peut-être du tout... et parfois de façon beaucoup plus précise que ce qui pouvait être envisagé lors des recherches concrètes indiquées dans le rapport.

La complexité même de maîtrise des méthodes a conduit à la mise en place, tous les jours plus complet, d'un réseau informel d'échanges de moyens :

- matériel de prélèvements (machine à laver des mètres cubes de sol),
- animaux, sols, plantes collectés,
- données mesurées (sur support informatique en général),
- mise en base de données,
- encadrement de stagiaires et étudiants,
- programme de traitements de données et interprétation "interdisciplinaire".

Mais peut-être le point le plus important est un début d'application de ces travaux à des objectifs économiques. Certains d'entre nous se sont ainsi retrouvés associés dans des programmes communs :

- le bilan biologique de l'effet des résineux sur les sols (Programme PIREN),
- la restauration de sols dégradés (Landes bretonnes : Observatoire "le pays de Paimpont") ou la reconstitution complète du sol pour les carrières abandonnées.

L'importance de ces recherches ne pourra, d'un point de vue appliqué qu'être confirmée, notamment en raison de la dégradation croissante de nombreux sols agricoles résultant du fait que les aspects biologiques (non physico-chimiques) de ces sols ont été totalement négligés dans la mise en oeuvre de nombreuses techniques agronomiques ou environnementales. Non seulement la prise en compte des composantes biologiques est indispensable pour limiter ces dégradations mais elle est encore plus importante pour tenter de restaurer ces sols néo-dégradés. Le travail ainsi entrepris en 1974-1975 et poursuivi en 1976-1977 constituait donc l'amorce d'un outil aujourd'hui indispensable pour une conduite à nouveau raisonnée des sols. Même s'il reste largement disponible cet outil existe et les études appliquées ne peuvent plus faire l'économie de son emploi sous le prétexte fallacieux qu'il n'existe pas de méthode disponible. Une telle attitude qui avalise un certain laisser-aller a des conséquences économiques graves si l'on songe aux dégradations accélérées des sols cultivables en France mais aussi au niveau mondial (6 millions d'hectares de terre cultivable perdus par an : source UNESCO).

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSON, J.M., 1978 - A method to quantify soil-micro-habitat complexity and its application to a study of soil animal species diversity. Biochem., 10, 77-78.

BAILLIOT, S., 1975 - Etude des mécanismes éco-éthologiques de l'émergence chez quelques Diptères Chironomide et Sciaride des landes armoricaines. Thèse doct. 3ème cycle, Rennes, 1-97.

BELLIDO, A., 1975 - Etude morphologique et écologique de Carabodes willmanni Bernini (Acari, Oribatei) dans une formation pionnière de la lande armoricaine. Thèse doct. de spéc., Univ. Rennes, 1-79.

BOUCHE, M.B., 1972 - Lombriciens de France. Ecologie et systématique. Ed. INRA, Ann. zool., écol. anim., n° spéc., 72-2, 1-671.

BOUCHE, M.B., 1975 - Discussion d'écologie. I. Introduction. II. Obtention de données écologiques et uniformisation spatiale. Bull. écol., 6, 1, 23-32.

BOUCHE, M.B., 1976 - Etude de l'activité des invertébrés épigés prairiaux. I. Résultats généraux et géodrilologiques (Lumbricidae : Oligochaeta). Rev. écol. biol. sol, 13, 2, 261-282.

BOUCHE, M.B., 1977 - Ecologie et para-écologie : Peut-on apprécier le rôle de la faune dans les cycles biogéochimiques ? In U. Lohm et T. Persson "Soil organisms as components of ecosystems". Proc. 6th int. coll. soil zool. Ecol. bull. (Stockholm), 25, 157-163.

BOUCHE, M.B. et al., 1977 - Modélisation des systèmes litière-sol. C.R. fin étude DGRST, nov. 1977, aides recherche 74-7-0452 et 75-7-0759, 1-62 + bibl.

BOUCHE, M.B., 1978 - Discussion d'écologie. III. Transferts d'énergie entre maillons trophiques. Bull. écol., 9, 4, 289-299.

BOUCHE, M.B. et J. STAWIECKI, 1979 - La séparation de la matière organique libre du sol : description d'un dispositif évitant les pertes d'éléments. Doc. pédozool., 1, 1, 66-73.

BOUCHE, M.B., 1980 - Objectifs, compartimentation et faisabilité du modèle REAL (Rôle Ecologique et Agronomique des Lombriciens). C.R. Symp. int. Oligochètes, Padova, sept. 1977. Pedobiologia, 20, 3, 197-211.

BOUCHE, M.B., Z. RAFIDISON et F. TOUTAIN, 1983 - Etude l'alimentation et du brassage pédo-intestinal du lombricien Nicodrilus velox (Annelida, Lumbricidae) par l'analyse élémentaire. Rev. écol. biol. sol, 20, 1, 49-75.

BOUCHE, M.B., sous presse a - Ecophysiologie des lombriciens : acquis récents et perspectives. C.R. 8ème Coll. int. zool. sol, Louvain-la-Neuve (Belgique), 30 août-2 sept. 1982.

BOUCHE, M.B., L. FAYOLLE et Ph. RICHARD, sous presse b - Mesure de l'importance des lombriciens dans le régime alimentaire de leurs prédateurs. Bulletin de l'O.N.C.

BOUCHE, M.B. et J. GARDNER, sous presse c - Earthworm functions. VII. Population estimation techniques. Rev. écol. biol. sol.

BRUNEL, E. et J. CANCELA DA FONSECA, 1977 - L'utilisation des séries chronologiques dans l'étude des cycles d'émergence de Psilla rosea (Mouche de la carotte). Ann. zool. écol. anim., 9, 515-535.

BRUNEL, E., 1979 - Etude de l'ovogénèse de Psilla rosea Fab. (Diptère Psilidé) : rôle de la température, de l'alimentation et de la plante hôte. Ann. zool. écol. anim., 11, 2, 227-246.

CACHAN, P. et al., 1981 - La caractérisation biotique des types prairiaux du plateau lorrain. In J.M. GEHU et J.M. PELT (Réd.). "L'évaluation biologique du territoire par la méthode des indices biocénotiques". Ed. inst. europ. écol., Metz, 161-163.

CANCELA DA FONSECA, J.P., 1977 - Quelques remarques à propos de la résilience et de la stabilité dans les écosystèmes. Rev. quest. sci., 148, 423-444.

CANCELA DA FONSECA, J.P. et K. HADJIBIROS, 1977 - Le modèle matriciel déterministe de Leslie et ses applications en écologie des populations. Acta biotheoretica, 26, 237-259.

CANCELA DA FONSECA, J.P., E. KIFFER et N. POINSOT-BALLAGUER, 1979a - Sur les rapports entre microarthropodes et micromycètes d'un sol forestier. II. Quelques observations sur les Acariens Camasides (non Uropodes) et les Collemboles. Rev. écol. biol. sol, 16, 181-194.

CANCELA DA FONSECA, J.P., 1979b - Species colonization models of temporary ecosystems habitats. In G.S. INNIS and R.V. O'NEIL (eds). Systems analysis of ecosystems, Stat. ecol. series, 9, 1-195.

CANCELA DA FONSECA, J.P., 1980a - Quelques approches analytiques en dynamique des populations édaphiques (Acariens, Oribates). Rev. écol. biol. sol, 17, 4, 445-477.

CANCELA DA FONSECA, J.P., 1980b - Le concept de diversité, le chevauchement des niches écologiques et l'organisation des systèmes écologiques. Acta oecologica, Oecol. gen., 1, 3, 293-305.

CHAUDONNERET, M.B., 1977 - Quelques données sur la composition biochimique des vers de terre, aliment éventuel du bétail et de l'homme. Rapport de stage de fin d'études INSA, Lyon, juin 1977, 1-37 (doc. mult.).

CRECY, J. de, 1975 - Dessèchement et réhumectation des pâtes argileuses : unification des résultats. Ann. agron., 26, 6, 651-669.

CUENDET, G., 1979 - Etude du comportement alimentaire de la mouette rieuse (Larus ribibundus L.) et de son influence sur les peuplements lombriciens. Thèse doct. fac. sci. Univ. Lausanne, 1-111.

DELEPORTE, S., 1981 - Peuplements en Diptères Sciaridée d'une litière de chêne. Rev. écol. biol. sol, 18, 2, 231-242.

DELETTRE, Y., 1975 - Eléments de la dynamique d'une population de Parasmittia sp. carimata STRENZKE affinis (Diptera, Chironomidae) dans une formation pionnière de la lande armoricaine. Thèse doct. 3ème cycle, biol. anim., Univ. Rennes, 1-74.

DELETTRE, Y. et J.P. CANCELA DA FONSECA, 1979 - Biologie et écologie de Limnophies pusillus aux îles Kerguelen : 2. Etude des populations marginales et discussion. Rev. écol. biol. sol, 16, 3, 355-372.

DOUCET, M.E., 1978 - Estudio faunistico y ecologico de la Nematodos del suelo en tres ecosistemas de pradera. Tesis doct. cien. biol. Univ. nac. Cordoba (Argentina), 1-233.

DUCROTOY, J.P., 1976 - Stratégies démographiques des populations de Chironomides (Diptera) d'une mare permanente du Massif forestier de Paimpont. Thèse doct. 3ème cycle, Univ. Rennes et Tours.

FERRIERE, G., 1979 - Etude micromorphologique des épidermes végétaux de la prairie de Cîteaux. Doc. pédozool., 1, 1, 74-89.

FERRIERE, G., 1980 - Fonctions des lombriciens. VII. Une méthode d'analyse de la matière organique végétale ingérée. Pedobiologia, 20, 4, 263-273.

HADJIBIROS, K., 1975 - Le modèle matriciel de Leslie. Applications à la dynamique des populations édaphiques par des techniques de la régression et de la simulation. Diplôme DEA, Univ. Tours, 1-76.

HADJIBIROS, K., 1976 - Technique de simulation de la dynamique d'une population naturelle basée sur le modèle matriciel de Leslie. Note, 7, DGRST, Groupe de travail, Méth. écol. Paris, 1-18.

HADJIBIROS, K., 1978 - Simulation d'un système prédateur-proie à partir d'un modèle matriciel. Thèse doct. Univ. Paris VIII, 1-146.

HADJIBIROS, K., 1980 - Investigation de la dynamique d'un système prédateur-proie par simulation en ordinateur. In Actes 8ème coll. inform. et biosph., Paris, 327-332.

KIFFER, E., et J.P. CANCELA DA FONSECA, 1971 - Sur les rapports entre Microarthropodes et Micromycètes d'un sol forestier. Zentralb. Bakteriol., Parasitenk. infekt. krankheit. Hygiene, 126, 510-520.

LOQUET, M., M.B. BOUCHE, T. BHATNAGAR et J. ROUELLE, 1977 - Essai d'estimation de l'influence écologique des lombriciens sur les micro-organismes. Pedobiologia, 17, 6, 400-417.

LOQUET, M., 1978 - Study of respiratory and enzymatic activities of earthworm-made pedological structures in a grassland soil at Cîteaux, France. Proc. symp. grassland fauna, Dublin. Sci. Proc. Roy. Dublin, Ser. A, 6, 11, 207-214.

MAZAUD, D., 1979 - Evaluation des méthodes de marquage permettant le repérage des lombriciens au terrain ; premières applications. Thèse doct. ing. sciences agron., INA Grignon, 1-178 + ann.

MAZAUD, D. et M.B. BOUCHE, 1980 - Introduction en surpopulation et migrations de lombriciens marqués (Overpopulated introductions and migrations of labelled earthworms). In D.L. Dindal "Soil biology as related to land use practices". C.R. VIIème Coll. int. zool. sol, Syracuse (N.Y.) Ed. EPA Washington, EPA 560/13-80-038, 687-701.

ODUM, H.T., 1956 - Primary production in flowing waters. Limnolo. and oceanogr., 1 102-117.

RANC, D., 1979 - Mesure écologique de la température des lombriciens : une nouvelle technique miniaturisée basée sur la vitesse d'hydrolyse du saccharose. Mémoire-thèse ENITA, 1-47.

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

RIGO, J.L., 1979 - Contribution à l'étude de l'écologie des lombriciens des prairies du plateau lorrain. Thèse doct. ing., INPL Nancy, man. 1-113 + ann.

ROUELLE, J., 1977 - Ecologie du cycle de l'azote : dénombrement des peuplements microbiens des structures du sol (turricules et galeries) résultant de l'activité des vers de terre d'une prairie permanente. Thèse 3ème cycle, Univ. Lyon, oct. 1977, 1-53 + tabl.

TREHEN, P. et S. BAILLIOT, 1974 - Variations de l'atractivité des pièges colorés de Moericke en fonction de la localisation spatio-temporelle de l'émergence, des comportements sexuels et des phases de dispersion de quelques espèces de diptères. Ann. zool. écol. anim., 6, 4, 575-584.

TREHEN, P., S. BAILLIOT, A. BELLIDO, J.P. CANCELA DA FONSECA, Y. DELETTRE et J.P. DUCROTOY, 1978 - Processus de colonisation des formations pionnières de la lande par quelques arthropodes édaphiques. Bull. soc. zool. France, 103, 3, 379-384.

VERDIER, B., 1975 - Etude de l'atmosphère du sol. Eléments de comparaison et signification écologique de l'atmosphère d'un sol brun calcaire et d'un sol lessivé podzolique. Rev. écol. biol. sol, 12, 3, 591-626.