Résumé de thèse de doctorat d'état
présentée à l'Université Paris-Sud - Centre d'Orsay
pour obtenir le grade de docteur ès-sciences naturelles

ETUDE ECOLOGIQUE, MORPHOLOGIQUE ET GEONEMIQUE DES VERS DE TERRE DE FRANCE ; ASPECTS METHODOLOGIQUES ; CONSEQUENCES PHYLOGENIQUES ET CHOROLOGIQUES.

présentée par M.B. Bouché, licencié ès-sciences
Chargé de recherches à l'Institut National de la Recherche Agronomique

Thèse préparée à la station de recherches sur la faune du sol, I.N.R.A., DIJON,
sous la direction de Monsieur le Professeur Le Berre (Centre d'ORSAY)

Soutenue le

Jury : Président M. le Professeur J. Bergerard (Centre d'Orsay)
Rapporteur : M. le Professeur J.R. Le Berre (Centre d'Orsay)
Examinateur : M. E.Biliotti, Chef du département de zoologie (I.N.R.A.)
Membre invité : M. le Professeur M. Saussey (Université de Caen)

Archives originales C.N.R.S. n° AO 06533

Etude écologique, morphologique et géonémique des vers de terre de France ;
aspects méthodologiques ;
conséquences phylogéniques et chorologiques

Un échantillonnage méthodique des lombriciens, sur l'ensemble de la France métropolitaine, a fourni une abondante source d'informations originales qui est publiée dans un ouvrage de synthèse (Bouché, M.B., 1971. Lombriciens de France. Ecologie et systématique. Editions de l'I.N.R.A., Paris, environ 700 pages).

La thèse proprement dite, soutenue sur une partie de l'ouvrage, porte sur les aspects méthodologiques, les interprétations morphologique et écologique, la systématique et la biogéographie.

La partie méthodologique est consacrée notamment aux moyens d'acquisition d'informations en écologie (aspects descriptifs, fonctionnels, éthologiques, etc.), particulièrement aux procédés originaux utilisés par l'auteur. Les caractéristiques des milieux sont relevées d'une manière globale, c'est-à-dire indépendamment des coupures disciplinaires traditionnelles, et intégrée, autrement dit compatible avec le traitement par ordinateur et les échanges interdisciplinaires continus. Les méthodes mises en oeuvre obligent à une organisation cohérente et ordonnée des étapes du travail et permettent des interprétations élaborées. Elles ont été développées pour deux objectifs importants :

1° l'analyse approfondie d'un écosystème prairial (Cîteaux) dont certains résultats préliminaires sont sommairement dégagés (travail complété par des collaborations à des programmes coopératifs des R.C.P. et du P.B.I.

2° l'étude descriptive des composants de biocénoses variées (plus de 1400 stations réparties sur l'ensemble de la France).

Ces deux recherches écologiques, conçues dans une perspective interdisciplinaire, ont été "focalisées" sur les lombriciens. Les analyses quantitatives fonctionnelles de Cîteaux étant en cours de dépouillement, ce sont essentiellement les conclusions de l'étude des corrélations spatiales "facteurs du milieu-vers de terre" qui sont présentées sous divers aspects. Néanmoins, l'expérience acquise dans ce domaine méthodologique place l'étude des lombriciens actuellement conduite à l'I.N.R.A. dans une position favorable au développement des recherches théoriques, technologiques et appliquées d'écologie intégrée. En effet, l'utilisation des moyens de l'informatique favorise, outre la diminution des erreurs et la puissance de l'

analyse, la formalisation des connaissances et oblige à des choix concrets et rigoureux. Les techniques d'acquisition des caractéristiques accumulables en banque de données constituent un moyen essentiel bien adapté aux études d'écologie fonctionnelle d'une part, et aux analyses des corrélations spatiales de stations variées d'autre part, car elles permettent d'associer à des problèmes complexes de puissants moyens de dépouillements. Les applications de ces méthodes, qui font encore gravement défaut, favoriseront les interventions raisonnées et rationnelles sur les milieux naturellement équilibrés (aménagement du territoire, agronomies prairiale et forestière). Pour l'étude des corrélations spatiales "facteurs du milieu-vers de terre", il a été effectué, outre l'étude faunistique, des analyses de sols (carbone, azote, pH, carbonates, texture) et des notations ayant trait à la topographie et à la végétation. Les caractéristiques qui le permettaient ont fait l'objet de traitements mathématiques et cartographiques par ordinateur.

L'interprétation originale de la morphologie des vers de terre a porté sur :

a) la relation entre les caractères somatiques et le mode de vie des animaux conduisant à la définition de trois catégories écologiques principales,

b) les corrélations fonctionnelles entre les divers organes sexuels (notamment l'interprétation des "génitalias" épidermiques a été présentée pour la première fois de façon cohérente),

c) les incompatibilités spatiales des divers organes d'un ver.

Certains taxons supraspécifiques ont été définis à partir de cette interprétation morphologique, en dégageant les liens phylogéniques des éléments qui les constituent. Ce nouveau système, où les taxons infragénériques s'ordonnent à partir de l'espèce-type du genre dans un ordre naturel, coexiste avec une taxonomie traditionnelle pour tous les groupes dans lesquels un classement naturel n'a pu être solidement établi.

La densité spatiale des prélèvements, jointe à l'unicité de l'interprétation des taxons élémentaires, a permis un traitement par cartographie automatique illustrant de nombreux phénomènes relatifs aux possibilités intrinsèques et extrinsèques de dispersion des taxons et à l'histoire des aires de répartition.

En effet, le contour des aires ne peut être que rarement expliqué d'une façon unifactorielle, par exemple en relevant quelques coïncidences cartographiques. Il

faut tenir compte simultanément de la mobilité propre à l'espèce (dépendant des caractères morphologiques, écologiques, etc.) et des contraintes ou possibilités présentées par le milieu, ces deux aspects étant considérés non seulement en l'état actuel mais en tenant compte de l'histoire des territoires et de l'évolution des taxons. Les vers de terre constituent, de ce point de vue, un matériel de choix.

Les groupes à faible pouvoir de dispersion (mauvais brassage génique) sont ceux qui présentent de nombreuses particularités locales (endémisme) ; par leur répartition, ils témoignent de leur phylogénèse et, souvent, de la paléogéographie. Ainsi, la corrélation géonémie-phylogénèse justifie les interprétations morphologiques qui ont présidé à la définition des taxons supraspécifiques. A l'opposé, les formes "mobiles" ont une systématique arbitraire, sans relation avec leur répartition. La géonémie nous renseigne ainsi sur les possibilités de brassage génique, dépendantes du mode de vie, et avalise la conception des catégories écologiques. Enfin, la paléogéographie a permis d'établir une relation entre l'ancienneté croissante des aires et l'élévation dans la hiérarchie taxonomique.

L'analyse mésologique a été abordée de façon analytique monofactorielle puis, de façon plus synthétique, multifactorielle.

L'interprétation monofactorielle a conduit au classement des différentes espèces, les unes par rapport aux autres, pour chacune des caractéristiques étudiées. En outre, les taxons ont été jugés en fonction de leur sténotopie relative, pour chaque facteur écologique abordé, à l'aide du coefficient d'eurytypie.

L'analyse multifactorielle a porté sur différents aspects :

- les affinités mésologiques, en se référant aux caractères des milieux étudiés, par l'analyse multivariable,
- les affinités spécifiques (formule de Jaccard) permettant d'apprécier le degré de coexistence des taxons et ce malgré certaines faiblesses techniques,
- le coefficient d'exoécie de chaque population qui permet d'apprécier l'éloignement de celle-ci par rapport à l'optimum écologique global de son taxon,
- le degré d'abiotisme de chaque station qui mesure le caractère plus ou moins favorable de celle-ci pour les vers de terre.

Les lombriciens, se nourrissant tous de matières organiques mortes, sont, de ce fait, plus ou moins intercompétiteurs. Les phénomènes de compétition se traduisent par diverses modalités (cohabitation, avec similitude des exoécies et ca-

tégories écologiques distinctes ; vicariance, avec affinités mésologiques et catégories écologiques similaires ; etc.) qui peuvent s'interpréter, le plus souvent, en ne considérant que les vers de terre, ce qui témoigne de leur nette domination fonctionnelle dans le groupe des saprophages. Les lombriciens peuvent être considérés comme étant les animaux fonctionnellement les plus importants dans la plupart des écosystèmes tempérés du Vieux Monde, non seulement en raison de leur biomasse (couramment 1 à 2 t/ha) et de leur activité métabolique, mais surtout à cause de leur fonction stimulatrice sur la vie microbienne des sols observables, par exemple, par l'évolution du rapport C/N.

En conclusion, les recherches entreprises ont permis de fondre, en un tout cohérent et essentiellement explicatif, les analyses morphologique, mésologique et géonémique qui touchent différentes disciplines (écologie, systématique, chorologie, paléontologie, pédologie, etc.). Grâce à la multiplicité des modes d'étude, les interprétations proposées ont évité certaines tautologies classiques, notamment celles relatives à la phylogénèse et à la compétition. L'ensemble des résultats précise la fonction écologique des lombriciens et autorise l'abord, sur une large base, des problèmes agronomiques relatifs à ces animaux. Les techniques développées, conduisant logiquement aux travaux interdisciplinaires intégrés, devraient favoriser la transposition dans la pratique des connaissances acquises sur les vers de terre.