

Séance du 2 juin 2003

**Les vers de terre, de Darwin à nos jours.
Un révélateur heuristique.**

par Marcel B. BOUCHÉ
conférencier invité

Le titre de la communication couvre la période au cours de laquelle le peu de connaissances relatives à d'obscurs animaux, les vers de terre ou lombriciens, s'est constitué rationnellement.

Cette période est très postérieure à l'intérêt porté par les hommes à ces animaux qui représentent la première masse animale cohabitant avec l'humanité et qui en tant que telle a constitué et constitue encore un précieux aliment pour les peuples au stade socio-économique de la chasse-cueillette. Cet aliment reste un met raffiné lors de la confection des canapés accompagnant les bécasses cuisinées.

Autre usage, antique en Occident mais bien actuel en médecine traditionnelle chinoise, son utilisation dans la pharmacopée notamment comme anti-inflammatoire. Enfin leur utilisation comme appât est la plus populaire.

Mais la science n'a pris en compte ces animaux qu'au moment (1800) où ils furent distingués des autres organismes vermiformes qui, comme les larves d'insectes, colonisent nos sols.

Associés aux organismes saprophages, coprophages et nécrophages des sols ils ont été rejetés dans les pénombres où ils se terrent effectivement. On comprend leur apparente humilité exprimée poétiquement comme "*ver de terre amoureux d'une étoile*" ou leur image répulsive utilisée dans certaines polémiques ignares, comme notre président de la république vient d'en faire les frais.

Ignares en effet car le rôle tant écologique qu'heuristique des lombriciens est honorable comme nous allons le voir selon deux périodes. Celle des naturalistes dont les sources rationnelles sont au XVIII^e siècle mais dont l'apogée est au XIX^e et celle des spécialistes, amorcée au XIX^e siècle, mais n'atteignant graduellement l'hyper-spécialisation qu'au XX^e. Les deux dernières décennies de cette deuxième période nous ont aussi permis d'élaborer le remède aux effets pervers de cette spécialisation.

C'est cette chronique en deux périodes, naturaliste aux XIX^e, et spécialisée au XX^e que je vais retracer en considérant l'objet lombricien en lui-même mais aussi, plus superficiellement leurs contextes socio-économiques et écosystémiques ; ces deux contextes ne pouvant toutefois pas être développés ici.

L'apogée des naturalistes : XIX^e siècle

La science débute officiellement avec la définition du *Lumbricus terrestris* de Carolus Linneus (1758), un organisme méconnaissable et confondu par son inventeur avec d'autres vers telle la variété *intestinorum* (= *Ascaris* ?).

Il faut attendre Lamarck (1800), fondateur de la classification zoologique générale, pour que les Annélides soient distingués des autres vers et Savigny (1826) pour que la diversité des lombriciens soit reconnue à l'étonnement de Cuvier : "*mais l'une des découvertes les plus surprenantes qui ait été faite en zoologie, c'est celle de la multiplicité des vers de terre, observée par M. Savigny. Qui aurait pu croire que des animaux si connus, que l'on foule au pied tous les jours et dont on n'avait jamais soupçonné les différences en offraient cependant de telles qu'en se bornant à ceux des environs de Paris on pouvait en compter jusqu'à vingt deux espèces ?*".

Presque simultanément Darwin, à bord du HMS Beagle, quittait Devonport le 27 décembre 1831 pour un voyage scientifique circummondial qui s'achèvera le 2 octobre 1836. Dès son retour, et en dépit de la masse d'observations accumulées au cours de ce long voyage, Darwin se consacre à la présentation d'une communication, présentée en novembre 1837, décrivant la formation de la terre végétale sous l'action digestive des lombriciens. En ingérant, broyant et digérant des produits végétaux, pour l'essentiel morts, et en les mêlant intimement aux minéraux du sol, les lombriciens assurent un travail intestinal qui aboutit à la production de grumeaux organo-minéraux constituant, par leur accumulation, une strate du sol. Darwin note que cette strate qualifiée de terre végétale serait mieux nommée par terre animale.

Notons que cette description est caractéristique de la démarche intellectuelle de Darwin ; son intérêt est porté sur l'importance de l'accumulation de petites causes se répétant de façon continue et conduisant à de grands effets. Cela se retrouve notamment dans ses interprétations géologiques, dont l'explication qu'il donne de la formation des atolls par la croissance continue des coraux. Cela explique aussi pour partie sa contribution à l'évolution générale décrite par Lamarck et dont il énonce le mécanisme d'adaptation des organismes dans celle-ci. Si pour Lamarck l'ensemble des composants abiotiques et vivants évolue nécessairement en cohérence c'est que les organismes y apparaissent spontanément (= génération spontanée) et y prospèrent naturellement. En admettant l'autre mécanisme, la reproduction parentale et l'effet discret mais cumulatif de la sélection des individus les plus aptes à survivre dans leur milieu, donc seuls reproducteurs, Darwin précise la modalité adaptative générale des organismes.

Darwin reste un naturaliste apte à considérer simultanément l'ensemble systémique abiotique/vivant de façon balancée ce que ne feront plus ses successeurs "évolutionnistes" de plus en plus spécialisés. Ces derniers focaliseront sur seulement quelques traits de l'évolution biologique en oubliant de considérer que les organismes sont sélectionnés dans, par et pour leur milieu qui lui-même évolue. C'est l'ensemble des composants, vivants ou non, qui interagissent et ceci explique la cohérence de l'évolution générale de nos écosystèmes. Notons que c'est un autre de ces savants naturalistes, par ailleurs grand propagateur de la rigueur scientifique et de la pensée darwinienne, qui fera la seule contribution du XIX^e siècle à l'écologie *stricto sensu* : sa définition (Haeckel, 1866).

Cette reconnaissance de l'importance des petites causes conduisant à de grands effets explique que Darwin poursuivra sa vie durant, par ses observations personnelles et par la lecture de notes techniques et scientifiques, la synthèse des connaissances sur les rôles des lombriciens dans les écosystèmes en considérant simultanément leur comportement et certaines conséquences de leur activité :

l'ingestion et le recyclage des produits organiques, la formation des grumeaux constitutifs de la terre végétale, l'enfouissement sous l'accumulation de déjections lombriciennes déposées sur le sol d'objets dispersés tels les litières, les artefacts archéologiques, etc. Une approche savante, naturaliste et globale du rôle des lombriciens dans l'économie de la nature est ainsi présentée dans un ouvrage paru en Anglais en 1881.

Darwin ne verra pas la préface de l'édition française rédigée par Edmond Perrier (1882). Cette préface marque simultanément la limite de la démarche savante naturaliste et les effets pervers de la nécessaire spécialisation. Edmond Perrier complète, en quelque sorte corrige, l'ouvrage de Darwin par rapport à la zoologie en montrant que ce ne sont pas des lombriciens indifférenciés qui agissent mais une multitude d'espèces jouant des rôles différents. La taxonomie, ignorée de Darwin et développée depuis Savigny, y est réintroduite avec son corollaire : la biogéographie. En fait les zoologistes ont accumulé de premières connaissances relatives à l'Empire britannique (Beddard, 1891 ; Benham, 1892), à l'Europe centrale voire au Monde (Michaelson, 1900, voir plus bas).

En outre d'autres disciplines s'intéressent aux lombriciens tel le forestier Muller (1878, 1884) qui nomme les terres animales (= mull) par opposition aux sols sans activité lombricienne sensible (= mor).

En fait l'omniscience nécessaire à la compréhension de l'économie de la nature n'est déjà plus possible dès la fin du XIX^e siècle en raison de la spécialisation réduisant l'ouverture des scientifiques et la " science globale des relations des organismes ", l'écologie, telle que définie par Haeckel, n'ayant fait l'objet d'aucun développement, les études relatives aux lombriciens vont devenir à la fois de plus en plus ponctuellement approfondies et de plus en plus bornées et les interprétations plus partiales car plus partielles. Nous entrons dans l'ère des spécialisations et hyper-spécialisations qui tournera le dos à la nécessaire science globale.

L'apogée des spécialistes : XX^e siècle

La connaissance relative aux lombriciens, lézardée dès le XIX^e siècle, va éclater en spécialités aux domaines de plus en plus étroits et communiquant de moins en moins entre eux. La spécialisation est une inévitable nécessité pour optimiser l'acquisition de connaissances précises, mais elle réduit l'usage des savoirs acquis par l'impossibilité de les échanger et d'en tirer des conséquences non sectorielles. Nous constaterons que ceci reste vrai au début du XX^e siècle pour les connaissances relatives aux systèmes complexes, notamment pour les écosystèmes où vivent les lombriciens.

En conséquence la perception du **rôle écologique** des lombriciens va rester séparée des progrès de la zoologie et cette dernière va se développer selon deux domaines distincts, initialement cohérents puis de plus en plus dispersés : la **taxonomie-biogéographie** et la **biologie générale**.

Très exceptionnellement quelques chercheurs sortiront du carcan de leur spécialité et éclaireront à l'aide de connaissances exogènes les savoirs relatifs aux lombriciens. Ces ouvertures, totalement à contre courant, ont été sans lendemain du moins dans le cadre du XX^e siècle mais ont préfiguré l'inévitable correction des démarches scientifiques que nous avons déjà pu amorcer. En conséquence ces ouvertures seront soulignées ici.

C'est par la **biologie générale** qu'une véritable ouverture eut lieu. En effet les lombriciens, animaux très peu mobiles, ont développé un mode de reproduction extraordinaire : l'hermaphrodie avec copulation et fécondation externe dans un cocon, accompagnée très souvent de polypléidie et plus rarement de parthénogenèse. Leur développement est régulé par des léthargies leur permettant de se soustraire aux périodes difficiles (sécheresse, froid, famine, ...) par arrêt d'activité et refuge dans des logettes du sol. En outre des régénérations d'une grande partie de la zone céphalique et de la queue, voire des croissances postembryonnaires du nombre de segments, se produisent chez de nombreuses espèces. A l'exception de la reproduction par scissiparité, semblable aux boutures, et qui n'existe que chez les Annélides aquatiques on retrouve presque toutes les propriétés de reproduction et développement des végétaux, autres organismes relativement fixes. A la suite des travaux de Marcel Avel (1929) une véritable école de biologie générale s'est développée, notamment à Bordeaux (André, 1963, et ses élèves) mais aussi à Poitiers (Michon, 1954), Caen (Saussey, 1966), Marseille (Bartoli, 1963 et Galissian, 1963), en Belgique (Van Ganssen, 1963), en Italie (Omodeo, 1965), etc. Cette école a porté sur la biologie du développement depuis l'embryon dans le cocon, la régulation des léthargies (Michon, 1954, Galissian, 1963, Saussey, 1970), le développement sexuel (Lataud, 1987). L'étude des léthargies a montré essentiellement des quiescences, c'est-à-dire des repos induits par la sécheresse et levés par l'humidité, mais aussi des paradiapauses provoquées par des traumatismes (autotomies et amputations par les prédateurs : Saussey, 1966). Ces travaux ont été essentiellement conduits au laboratoire dans des conditions artificielles plus ou moins contrôlées mais ont été prolongés, par Saussey notamment, par des observations au terrain ce qui devait conduire à la démonstration des causes de la diapause vraie (Saussey et Debout, 1984) simultanément avec l'interprétation de leurs occurrences saisonnières (Bouché, 1984).

La diapause est en effet une léthargie induite par les variations de la durée du jour via une régulation neuroendocrinienne de la physiologie, notamment sexuelle et motrice. En fait ces cycles saisonniers sont inscrits dans une mémoire, incroyablement conservée chez certains lombriciens géants telle l'observation de celle-ci faite à Montpellier sur plus de 20 mois (Al Addan, 1992).

Cette biologie générale est devenue évanescence au cours des deux dernières décennies sous l'effet de l'hyperspécialisation en biochimie, cytologie, endocrinologie, etc. et de l'éclatement de la biologie ne pouvant plus être synthétisée comme avait encore pu le faire Avel en 1959.

Presque indépendamment la zoologie a développé un autre domaine : la **taxonomie-biogéographie**. Les taxonomistes se consacrent à la description, essentiellement morphologique, des nombreuses espèces qui peuplent la terre et classent celles-ci en taxons, c'est-à-dire en unités hiérarchisées tantôt supraspécifiques (genres, familles, classes, etc.), tantôt infraspécifiques (sous-espèces, variétés, etc.). Il y a donc deux préoccupations, l'une descriptive liée aux animaux collectés dans des lieux plus ou moins bien localisés et caractérisés, et une interprétation, grossière ou élaborée, de la place de ces animaux dans une classification.

D'une façon générale, l'inventaire des lombriciens a été, et est toujours, conduit avec des moyens dérisoires. Il n'y a jamais eu plus de trois ou quatre chercheurs opérationnels simultanément pour décrire la première zoomasse commensale de l'homme. Malgré l'explosion de la recherche scientifique il n'y a pas plus de taxonomistes à la fin du XX^e siècle qu'à la fin du XIX^e !

Ceci n'est pas un hasard et mesure le désintérêt profond pour l'écologie vraie. L'oubli du principal acteur animal de nos milieux illustre non seulement intrinsèquement cette carence mais, extrinsèquement, notre inaptitude à considérer les écosystèmes dans lesquels nous vivons. Nous y reviendrons en conclusion.

En attendant l'extrême indigence de la taxonomie lombricienne induit une fréquente médiocrité. Les taxonomistes font de l'abattage : études morphologiques réduites à quelques caractères ; classements taxonomiques suivant la facilité des clés dichotomiques (séparation en classes fondée sur un caractère) plutôt que la difficulté d'interprétations phylogénétiques (= de la généalogie supposée des taxons), références géographiques sommaires et mésologiques (= des milieux) inexistantes.

C'est incontestablement Michaelsen qui, par son œuvre monumentale (*Oligochaeta. Das Tierreich*, 1900) fonde une description exhaustive du groupe d'Annélides auquel appartiennent les vers de terre. Cette œuvre, essentiellement descriptive et jamais phylogénétique constitue toujours un siècle plus tard un outil d'identification essentiel. Ce travail sera prolongé par de nombreux auteurs dans de multiples publications (Baldasseroni, 1906 ; Cognetti de Martiis, 1904 ; Righi, 1971 ; Tétry, 1939 ; Zicsi, 1968 ; etc.) et des monographies de Graff, 1953, Lee, 1959, Bouché, 1972, Gates, 1972, Pop, 1948, Mrisc, 1991 et Qiu, 1998.

Les méthodes et pensées évoluent peu ; seuls quelques caractères sont rajoutés aux descriptions, telle l'étude des néphridies (Gates, 1969, Perel, 1973 et surtout Qiu, 1998). Les préoccupations phylogénétiques, sporadiques, restent peu développées (Pop, 1941). Des tentatives ont été entreprises en utilisant la taxinomie automatique (= classification de tous objets : Roux, 1985) en taxonomie (= classification des organismes). Des essais sont ainsi proposés par Sims (1980), et avec référence à la méthode cladiste par Jamieson (1980).

Malgré un essai de renouveau (colloque de Madrid, 2003 ; A. Moreno, sous presse) la biogéographie reste sommaire : les localités sont indiquées sans conséquence et les interprétations restent souvent fantaisistes telle l'origine paléontologique des lombriciens attribuée à l'Europe (Michaelsen, 1903) à l'image des savoirs de l'époque d'abord européens puis étendus au monde par un échantillonnage "colonial" ; telle la répartition d'*Heraclescolex icterica* (Savigny, 1826) réduite aux jardins botaniques où elle aurait été importée mais en fait où l'espèce n'avait été qu' échantillonnée (Tétry, 1939).

Tranchant avec cette biogéographie naïve, Michaelsen tire, en 1921, toutes les conséquences de la proposition du géographe Wegener (1917) en réévaluant la paléogéographie lombricienne " à la lumière de la théorie de la dérive des continents ". Ouverture sur l'information non zoologique sans suite, les géologues rejetant cette théorie. Un autre chercheur Cernovitov (1941) montrera l'impact plus récent des glaciations sur les répartitions lombriciennes actuelles.

En distinguant les taxons qui pouvaient être interprétés de façon phylogénétique de ceux qui ne pouvaient l'être (= double systématique) Bouché (1972) permet de soumettre la seule partie interprétée à la critique. Cet auteur a mis le poids sur la

proximité des taxons en pondérant tous les caractères d'après leurs fonctions (= interprétation morphofonctionnelle). Il gère en conséquence la biogéographie des taxons ayant des liens phylétiques étayés.

C'est alors qu'une découverte fortuite se produisit. Achevant une faune de France avec description de nombreux nouveaux taxons il réalise en un minimum de cartes les répartitions des espèces qu'il n'avait pas pu observer directement car les itinéraires de collectes sont linéaires tandis que les aires occupent des surfaces. Pour maîtriser cela il pratique la première cartographie automatique d'invertébrés en Europe et dispose ainsi de centaines de cartes : une par taxon. Trop pour être éditées ! Leur regroupement provoque une surprise : les taxons phylogénétiquement interprétés occupent des aires distinctes et, plus étonnant, adjacentes et ordonnées dans l'espace selon la proximité généalogique imaginée lors de l'interprétation phylogénétique. Une information indépendante – la répartition – corrobore l'interprétation du passé par la morphologie.

Mais alors qu'en est-il du passé de ces aires géographiques ? De fait les géologues consultés confirment l'impact des glaciations et la coïncidence des aires avec les phénomènes du Tertiaire (jusqu'à 70 Millions d'Années). Aux aires émergées les plus anciennes coïncident les taxons rapportés aux caractéristiques primitives. A une exception près toutefois : une espèce diversifiée lors de la surrection alpine (13 MA) avait différencié postérieurement une sous-espèce en Corse. ; un passage Corse-Continent exondé semblait impossible.

Je n'ai pas su tirer les conséquences de ce désaccord, soit ce fait invalidait mon interprétation phylogénétique soit les géologues se trompaient en paléogéographie. Il s'agissait pourtant d'une belle opportunité de validation scientifique. La réfutabilité des interprétations purement zoologiques de la phylogenèse, usuellement impossibles en raison des interprétations circulaires zoologico-zoologiques, devenait possible par trois sources d'informations indépendantes : zoologique, biogéographique, géologique. Mon ouvrage était paru lorsque je lus l'article de Hsu (1972) décrivant l'assèchement méditerranéen du Messinien (7,2 à 5,3 MA) ; en conséquence les ancêtres de la sous-espèce corse étaient passés depuis le continent "à pieds secs" dans un bassin méditerranéen dont les eaux avaient baissé de 2000 m !

La leçon fut retenue et lorsqu'en 1982 je fus invité à présenter une interprétation de la paléogéographie mondiale basée sur la répartition actuelle des lombriciens, je tins ferme face à l'éditeur et j'obtins de publier un nouveau désaccord. Il portait sur deux interprétations divergentes du passé de l'Asie du Sud Est, l'une fondée sur la phylogenèse des lombriciens et l'autre sur la tectonique des plaques lors de la Pangea (Bouché, 1983). Bien m'en a pris ; l'interprétation géologique a été refaite (Lin *et al*, 1985) et aujourd'hui coïncide avec la prévision phylogénétique et ceci sur 360 Millions d'Années !

Stupéfiante inertie des taxons lombriciens qui, à l'exception de certaines espèces transportées par l'homme ou les courants hydriques, sont effectivement bloquées. Cette inertie, ainsi validée, explique les caractéristiques inhabituelles pour des animaux que nous avons évoquées en biologie générale. Ce blocage résulte du mécanisme d'intercompétition sélective proposé par Bouché (1972). Il implique que les lombriciens ont en permanence occupé une place fonctionnelle écologique excluant les autres organismes et où chacune de leur population, à chaque instant, est la mieux adaptée à son milieu.

Cette place écologique dominante nous oblige à revenir à l'**écologie**, amorcée par Darwin au XIX^e siècle et définie par Haeckel en 1866. Ces apports seront vite oubliés car ils exigent une démarche à l'opposé des spécialisations croissantes et, de fait, les contributions se rapportant aux domaines écologique ou environnemental se feront rares.

Soulignons toutefois dans les apports novateurs le travail de Stöckli (1928) décrivant l'importance des variations climatiques saisonnières sur la production de turricules en relation avec l'activité microbienne, travail en quelque sorte prolongé par Dreidax (1931) reliant aussi cette activité aux variables climatiques et aux pratiques agricoles. L'œuvre de Dimo (1938) mesurant l'activité mécanique des lombriciens dans les sols, la série des travaux de Guild (1948) réintroduisant, après les privations dues à la deuxième guerre mondiale, l'étude des rôles lombriciens dans la fertilité des sols au Royaume Uni, tandis que Graff (1964) rétablit les recherches agro-écologiques en Allemagne. Comme pour Darwin et hormis Graff (1953) et Evans et Guid (1948) ces recherches se font généralement avec une identification déficiente des lombriciens ce qui gêne beaucoup l'usage de ces travaux.

On m'a confié en 1962 l'étude agronomique des lombriciens. Le hasard a voulu que cela ait coïncidé avec le début du programme du Programme Biologique International (1963 – 1973). Alors que la recherche agronomique n'y contribuait pas en tant que telle, j'ai pu dès l'origine participer aux travaux français du PBI. Ce programme n'est en fait pas biologique mais écologique car il focalisait sur l'étude des composants des écosystèmes. Une stimulante ambiance semblait alors lancer l'écologie où chaque chercheur trouvait sa place dans une vision où le rôle des lombriciens est pris en compte dans la perspective de futures évaluations environnementales et agronomiques.

Le chemin, est alors tout tracé : estimer l'importance quantitative des diverses populations lombriciennes et, en tant que proies, leur importance alimentaire dans les chaînes trophiques ; évaluer les facteurs régulant l'activité lombricienne ; mesurer le rôle physique de ces animaux sur les sols et, en coaction avec les microorganismes, leurs fonctions énergétique et dans les cycles biogéochimiques des éléments biogènes, tel l'azote ou le carbone.

Enthousiasmant, mais ô combien naïf ! Je constate très vite que je ne sais pas distinguer les individus faute d'une taxonomie fiable, que nous n'avons pas de technique tant pour l'estimation des niveaux de population que pour les activités et les fonctions. Seuls les turricules sont quantifiés depuis Darwin et les galeries depuis Dimo, 1938. Rien non plus pour mesurer en écosystèmes leurs contributions dans les cycles des éléments biogènes et leur production comme proies ingérées. Grâce aux travaux des devanciers, la vision de ce qu'il faut faire existe mais les techniques fiables de mesures dans les écosystèmes, et non en conditions arbitraires de laboratoire, n'existent pas. La représentation des écosystèmes nous sert aussi de cadre mais, imaginaire, qu'a-t-elle à voir avec la réalité ? Le PBI sera à la fois une utopie et une remarquable amorce d'un projet inachevé mais encore aujourd'hui indispensable !

Il fallut donc asseoir les connaissances par des développements méthodologiques portant sur l'étude des lombriciens eux-mêmes, sur leurs fonctions en écosystèmes, sur leurs usages, notamment en agronomie et environnement, et finalement sur l'intégration des connaissances en systèmes complexes.

La quantification des lombriciens fut tentée avec de nombreuses techniques de capture, d'une part en cherchant à faire sortir les animaux sur le sol – mais cela dépend d'eux-mêmes et de leur activité – ou d'autre part en creusant ou triant des tonnes de terre, travail fastidieux, perturbateur et toujours trop restreint. Il fut toutefois possible en combinant certaines techniques d'estimer simultanément leur quantité et leur activité cette dernière dépendant de la température, de la durée du jour, de l'humidité et du comportement (Bouché et Gardner, 1984).

L'étude de la morphologie des lombriciens ne nous renseigne pas seulement sur leurs différences et leur généalogie, comme évoqué ci-dessus, mais en considérant les fonctions de leurs organes elle a permis de reconnaître les différentes adaptations actuelles. Ceci a permis de décrire trois pôles adaptatifs majeurs – les catégories écologiques (Bouché, 1971) – qui permettent de passer de la litanie des noms scientifiques au regroupement des animaux selon des fonctions écosystémiques quasi semblables. Ces trois catégories : les épigés vivant dans les matières organiques, les endogés vivant dans des galeries subhorizontales creusées dans les couches minérales des sols et les anéciques, lombriciens de grande taille, à activité très importante vivant en galeries subverticales et jouant un rôle majeur de brassage organominéral, d'aération, de drainage, etc.

Cette synthèse des rôles des lombriciens en écosystèmes, grâce à la morphologie fonctionnelle, était tout aussi imprévue que le développement de l'informatique qui a accompagné toutes ces recherches, de la cartographie automatique à la gestion des connaissances en général.

En permettant la formalisation des modèles conceptuels, l'informatique oblige à rationaliser ceux-ci à partir de ce qui est effectivement mesurable en écosystèmes (Bouché, 1977), donc à développer des techniques de mesures adéquates notamment par la mise au point d'animaux marqués par la coloration, pour les retrouver, et par des isotopes de l'azote et du carbone. Ceci nous a permis de quantifier directement au champ le rôle des lombriciens dans le cycle du carbone et de l'azote (Ferrière et Bouché, 1985 et Bouché et Ferrière, 1986).

Parallèlement l'estimation des quantités et qualités ingérées par les lombriciens sous forme de matière organique morte et de minéraux brassés a pu être faite permettant de mesurer les déjections déposées dans et sur le sol (Graff, 1971 ; Al Addan, 1992 ; Bouché *et al.*, 1983). Le réseau de galeries créé par ces animaux, son importance notamment dans l'hydraulique des sols et pour la vie microbienne et racinaire ont été décrits. Enfin des méthodes d'observation directes ont permis, malgré l'opacité des sols, de connaître le comportement souterrain très élaboré des lombriciens s'adaptant ainsi aux conditions climatiques et nutritionnelles prévalant dans la complexité des sols (Bouché, 1987). Ceci a notamment permis de comprendre pourquoi la grande majorité des mesures de laboratoire n'avait aucun sens en écosystèmes vrais.

Ainsi, les grandes fonctions écosystémiques des lombriciens ont pu être mesurées directement, à l'exception toutefois des quantités de lombriciens prélevées par leurs prédateurs, c'est-à-dire l'importance de la première masse de nourriture carnée disponible dans les chaînes alimentaires. Nous savons seulement qu'environ deux cents espèces d'oiseaux et mammifères s'en nourrissent certains (sangliers, bécasses, mouettes, blaireaux, renards, ...) de façon importante, voire exclusive (Granval et Aliaga, 1988).

Enfin, il a été possible de connaître la quantité des lombriciens répartis en catégories écologiques et la régulation des activités saisonnières de ces animaux de calculer leurs fonctions écosystémiques.

Pour une biomasse de 1200 kg à l'hectare (dont une tonne d'anéciques), valeur moyenne en France, la quantité de terre travaillée via l'intestin annuellement représente 250 à 300 tonnes à l'hectare. Elle contient de l'ordre de 28 tonnes de carbone et 2,4 tonnes d'azote. Cet azote est partiellement excrété puis absorbé par les plantes (environ 550 kg/ha/an) ou est rejeté dans les déjections grumeleuses (Bouché *et al.*, 1997). Ainsi 1/10^{ème} de la terre végétale fine est travaillée tous les ans et les lombriciens fournissent une quantité très importante des éléments nutritifs aux plantes. Notons que les turricules, ces déjections à la surface du sol, ne représentent qu'entre 10 et 30 % de la terre travaillée et que l'essentiel va se transformer en grumeaux stables dans le sol (Bouché et Al Addan, 1997).

Ce travail crée un réseau de 5000 km/ha de galeries dont certaines assurent une percolation très importante d'eau dans le sol (autour de Montpellier 160 mm d'eau peuvent s'y écouler à l'heure alors que la pluie annuelle est de 1000 mm). Ceci explique que le ruissellement n'existe pas en garrigue par opposition aux vignes et céréales où les lombriciens ont été souvent éradiqués par des agrotechniques inappropriées (pesticides, ...). Cette structuration majeure influe beaucoup sur la vie du sol et le fonctionnement des écosystèmes (Cortez et Bouché, 1999).

Toutes ces connaissances sont gérées dans le détail grâce à une méthode d'intégration – l'intégrologie (Bouché, 1996) – permettant l'usage des technologies de l'information dans les systèmes complexes, dont les écosystèmes.

Ayant les connaissances des modalités de vie et d'action des lombriciens et la possibilité d'estimer leurs rôles en écosystèmes, il est possible d'utiliser ces connaissances soit dans les écosystèmes à des fins agronomiques et environnementales, soit en systèmes contrôlés, telles les stations d'épuration d'eaux usées.

L'utilisation des lombriciens comme outils en systèmes contrôlés s'est faite essentiellement pour le traitement des déchets,

- soit des matières organiques solides simples par lombricompostage visant à les valoriser par exemple sous forme de terreau de fumier de qualité,
- soit des déchets solides complexes, comme les ordures ménagères, traitées par lombripolytechnique (Bouché, sous presse),
- soit des déchets liquides comme pour le traitement des eaux usées actuellement en phase industrielle à Combaillaux dans l'Hérault ou des effluents d'élevage (Bouché *et al.*, sous presse).

On utilise aussi les lombriciens dans des dispositifs très contrôlés pour effectuer des études toxicologiques en laboratoire. C'est même le seul animal du sol qui se prête à ces manipulations dans un milieu totalement synthétique.

Mais en écosystème il est possible grâce aux lombriciens d'évaluer directement la fraction dangereuse des toxiques essentiellement retenus dans les sols. Les dosages de sol ne permettent pas cette évaluation car on ne peut y distinguer les molécules inactivées de celles qui rentrent dans les échanges biologiques où elles exercent leur toxicité. Les lombriciens en ingérant le sol, les microorganismes, les résidus végétaux et animaux échantillonnent et assimilent les différents contami-

nants : métaux lourds, dioxines, pesticides. Ils permettent même de mesurer les substances génotoxiques fixées comme adduits sur leur ADN ; ces substances, usuellement indécélables comme micropolluants, sont à l'origine de nombreux cancers.

Dans les lombriciens les toxiques sont faciles à doser et les résultats obtenus sont comparables entre eux ce qui n'est pas le cas des dosages de sols. Ces dosages devraient être à la base de la surveillance environnementale de nos milieux si celle-ci était souhaitée (Bouché, 1997).

Mais l'usage le plus important des lombriciens est celui de leurs fonctions spontanées dans les écosystèmes où ils n'ont pas été détruits par l'homme mais au contraire introduits là où ils faisaient défaut. Cela se pratique en Nouvelle-Zélande, pays n'ayant pas historiquement des espèces préadaptées à l'agriculture, comme en Europe. D'autres applications par introduction sont tentées çà et là, y compris sous les tropiques (Lavelle *et al.*, 1999).

Leur usage ou mise en valeur rationnelle permettrait d'éviter les érosions, des labours inutiles, l'inflammabilité de litières forestières, le colmatage des sols devenu source de ruissellement. Cet usage assure l'apport biologiquement régulé des éléments nutritifs aux plantes et induit la limitation de certains ennemis des cultures.

Mais ces usages en agroécosystèmes ne sont actuellement pas possibles car il n'est pas tenu compte des connaissances relatives à leurs rôles multiformes dans ces systèmes pour la simple raison qu'il n'y a pas d'écosystémique !

Faute d'une gestion des connaissances adaptée aux systèmes complexes, les technosciences ne peuvent évaluer l'impact des pratiques qu'elles développent. En raison de cette carence tant les descriptions écologiques que les évaluations environnementales ne sont rationnellement pas possibles.

Bien que l'intégration des connaissances en systèmes complexes soit devenue récemment possible, sa non mise en œuvre entraîne une déperdition énorme des savoirs des spécialistes et l'inconsistance des modalités de nos choix.

Ainsi les lombriciens par leur importance, la diversité de leurs fonctions, aujourd'hui quantifiées, et leur très ancienne adaptation en synergie avec les écosystèmes où nous vivons sont de spectaculaires révélateurs des dérives des technosciences alimentant le divorce Science/Société.

REFERENCES

- AL ADDAN, F., 1992 – Biophysique du sol : Etude quantitative des relations entre le travail lombricien et des propriétés de sol méditerranéen. Doc. Pédozool., **2**, 1, 1-253.
- ANDRE, F., 1963 – Contribution à l'analyse expérimentale de la reproduction des Lombriciens. Bull. biol. Fr. Belg., **81**, 1, 1 – 101.
- AVEL, M., 1929 – Recherches expérimentales sur les caractères sexuels somatiques des Lombriciens. Bull. biol. Fr. Belg., **63**, 149 – 318.
- AVEL, M., 1959 – Classe des Annélides Oligochètes. In P.P. Grassé, " Précis de zoologie ", éd. Masson et Cie, Paris, **5**, I, 224 – 470.
- BALDASSERONI, V., 1906 – Descrizione dell'*Helodrilus (Allolobophora) Targioni* nuova specie di lumbricide della Toscana. Monit. Zool. ital., **17**, 6, 169 – 172.
- BARTOLI, P., 1963 – Le genre *Eophila (Lumbricidae)* en Provence. Vie et milieu, **14**, 3, 619 – 628.
- BEDDARD, F.E., 1891 – The classification and distribution of earthworms. Proc. roy. phys. soc. Edinb., **10**, 2, 235.
- BENHAM, W.B., 1892 – A new English genus of aquatic *Oligochaeta (Sparganophilus)* belonging to the family *Rhinodrilidae*. Quart. j. micr. sci. (n.s.), **34**, 155 – 179.
- BOUCHE, M.B., 1971 – Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. In Persson " la vie dans les sols ", Ed. Gauthier-Villars, 187 – 209.
- BOUCHE, M.B., 1972 – Lombriciens de France. Ecologie et Systématique. Ed. INRA, Ann. zool.-écol. anim., PU sp., 72-2, 1 – 671.
- BOUCHE, M.B., 1977 – Ecologie et paraécologie : peut-on estimer la contribution de la faune aux cycles des éléments biogènes ? In U. Lohm et T. Persson " Soil organisms as components of ecosystems ". Proc. Vith int. coll. soil zool., Ecol. bull. (Stockholm), **25**, 157 - 163.
- BOUCHE, M.B., 1983 – The establishment of earthworm communities. In J. E. Satchell (ed.) " Earthworm ecology from Darwin to vermiculture ". Chapman and Hall, London, 431 – 448.
- BOUCHE, M.B., Z. RAFIDISON & F. TOUTAIN, 1983 – Etude de 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., 1984 – Les vers de terre. La Recherche, 156, juin 1984, 796 – 804.
- BOUCHE, M.B. & R.H. GARDNER, 1984 – Earthworm functions (Fonctions des lombriciens). VII. Population estimation techniques. Rev. écol. biol. sol, **21**, 1, 37 – 63.

- BOUCHE, M.B. & G. FERRIERE, 1986 – Cinétique de l'assimilation de l'azote d'origine lombricienne par une végétation prairiale non perturbée. C.R. acad. sci. Paris, 302, III, 2, 75 – 80.
- BOUCHE, M.B., 1987 – The subterranean behaviour of the earthworms. *In* A.M. Bonvicini Pagliari et P. Omodeo (eds) “ On Earthworms ”, Selected Symposia and Monographs, UZI, 2 Mucchi Modena, 159 – 169.
- BOUCHE, M.B., 1996 – Intégrologie, l'adressage des connaissances ou le doigt sur la plaie. Auto Édition, 92, rue Pauline Ramart, 34070 Montpellier, 1 --206.
- BOUCHE, M.B., 1997 – L'évaluation écotoxicologique : logique, concepts, méthode et dysfonctionnement. Rapport Ademe, commande n° 9693016, mai 1997, 1 – 60.
- BOUCHE, M.B. & F. AL ADDAN, 1997 – Earthworms, water infiltration and soil stability : some new assessments. *Soil biology and biochemistry*, **29**, 3 - 4, 441 –452.
- BOUCHE, M.B., F. AL ADDAN, J. CORTEZ, J.-C. HEIDET, G. FERRIERE, D. MAZAUD & M. SAMIH, 1997 – Role of earthworms in the N cycle : a falsifiable assessment. *Soil biol. biochem.*, **29**, 3 – 4, 375 – 380.
- BOUCHE, M.B., 1998 – L'évolution spatiotemporelle des lombriciens. *Doc. pédozool. intégrol.*, **3**, 1, 1 – 28.
- BOUCHE, M.B., sous presse – The Design of Comprehensive Urban Recycling Systems Involving Vermicomposting. *In* C.A. Edwards & D. Dindal. “ Manual in vermicomposting ”.
- BRUN, J.J., D. CLUZEAU, P. TREHEN et M.B. BOUCHE , 1987 – Biostimulation : perspectives et limites de l'amélioration biologique des sols par stimulation ou introduction d'espèces lombriciennes. *Rev. écol. biol. sol*, **24**, 4, 685 – 701.
- CERNOSVITOV, L; 1941 – Oligochaeta from various parts of the world. *Proc. zool. soc. London*, **111 – B**, 197 – 236.
- CORTEZ, J., & M.B. BOUCHE, 1999 – Decomposition of mediterranean leaf litters in field and earthworm behaviour. *Soil. biol. biochem.*, **31**, 3, 296 – 306.
- DARWIN, C.R., 1837 – On the formation of the mould. *Proc. geol ; soc. London*, **5**, 505 – 509.
- DARWIN, C.R., 1882 – (Traduction française de Darwin, 1881). Rôle des vers de terre dans la formation de la terre végétale. Ed. Reinwald, Paris, 1 – 257.
- DIMO, N.A., 1938 – [Les lombriciens dans les sols d'Asie Centrale]. *Pochvovedenye*, **4**, 494 – 526.
- DREIDAX, L., 1931 – Untersuchungen über die Bedeutung der Regenwürm für den Pflanzenbau. *Arch. Pflbau.*, **7**, 413 – 467.
- EVANS, A.C., 1948 – Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. II. Some effects of earthworms on soil structure. *Ann. appl. biol.*, **35**, 1, 1 – 13.

- FERRIERE, G. & M.B. BOUCHE, 1985 – Première mesure écophysiological d'un débit d'élément dans un animal endogé : le débit d'azote de *Nicodrilus longus longus* (Ude) (Lumbricidae, Oligochaeta) dans la prairie de Cîteaux. C.R. acad. sci. Paris, **301**, 111, 17, 789 – 794.
- FERRIERE, G. 1986 – Mouvements naturels des éléments dans une prairie : quantification des échanges d'azote entre lombriciens, sol et plantes. Thèse doct. d'état ès-sciences, Univ. Lyon I, 23/06/86, 1 – 148 + Ann.
- GATES, G.E., 1969 – On two American genera of the earthworm family Lumbricidae. J. nat. hist., **9**, 305 – 307.
- GATES, G.E., 1972 – Burmese earthworms. Trans. amer. philos. soc., **62**, 7, 1 – 326.
- GALISSIAN, A., 1963 – Actions des ganglions cérébroïdes sur la diapause et la régénération d'*Eophila dollfusi* Tétry (Lumbricidae). C. R. acad. sci., Paris **256**, 1, 1148.
- GANSEN, P. van, 1963 – Structures et fonctions du tube digestif du Lombricien *Eisenia foetida* Sav. Ann. soc. zool. Belg., **93** (1962 – 1963) 1 – 120.
- GRAFF, O., 1953 – Die Regenwürmer Deutschlands. Ed. Schaper, Hannover, 1 – 81.
- GRAFF, O., 1971 – Stikstoff, Phosphor und Kalium in der Regenwurmlosung. In IV Colloquium Pedobiologiae, Dijon, 14/19-IX-1970, 503 - 511.
- GRANVAL, Ph & R. ALIAGA, 1988 – Analyse critique des connaissances sur les prédateurs de lombriciens. Gibier et faune sauvage, **5**, 71 – 94.
- GUILD, W.J., McL., 1948 – Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. III. The effect of soil type on the structure of earthworm populations. Ann. appl. biol. **35**, 181 – 192.
- HAECKEL, E., 1866 – Generelle Morphologie der Organismen. Ed. G. Reiner, Berlin, **1**, 1 – 463, **2**, 1 – 574.
- HSU, K.J., 1972 – When the mediterranean sea dried up. Scientific amer., **227**, 6, 26 – 36.
- JAMIESON, B.G.M., 1980 – Preliminary discussion of an Hennigian analysis of the phylogeny and systematics of opisthoporou Oligochaeta. Rev. écol. biol. sol, **17**, 2, 261 – 275.
- LAMARCK, J.-B. de, 1800 – Discours d'ouverture de l'an VIII, réédité dans bull. sci. Fr. Belg. (1906), **40**, 459 – 482.
- LATAUD, C., 1987 – Endocrine control of gametogenesis in the oligochaete annelid *Eisenia foetida foetida*, Sav. Evidence for synthesis of testicular androgen. In " On earthworms, Bovicini Pagliari & Omodeo red., Mucchi ed., Modena, 33 – 52.
- LAVELLE, P., L. BRUSSARD & P. HENDRIX, 1999 – Earthworm management in tropical agroecosystems. Edition CAB publishing, Wellingford, R.U., 1 – 300.
- LEE, K.E., 1959 – The earthworm fauna of New Zealand. N.Z. dept. sci. ind. res. bull., **130**, 1 – 486.

- LEE, K.E., 1985 – Earthworms : their ecology and relationships with soils and land use. Ed. Academic press, 1 – 141.
- LIN, Jin-Lu, M. FULLER & Wen-You ZHANG, 1985 – Preliminary phanerozoic polar wander paths for the North and South China blocks. *Nature*, **313**, 444 – 449.
- MAZAUD, D. & 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 col. int. zool. sol, Syracuse (NY) Ed. EPA Washington, EPA-560/13-80-038, 687 – 701.
- MICHAELSEN, W., 1900 – Oligochaeta. In “ Das Tierreich ”, **10**, éd. Friedländer, Berlin, 1 – 575.
- MICHAELSEN, W. 1903 – Die geographische Verbreitung der Oligochaeten, Berlin.
- MICHAELSEN, W., 1921 – Die Verbreitung der Oligochäten im Lichte der Wegener’schen. Theorie der Kontinentverschiebung und andere Fragen zur Stammesgeschichte und Verbreitung dieser Tiergruppe. *Verh. ver. Hamburg*, ser. 3, **29**, 1 – 37.
- MICHON, J., 1954 – Contribution expérimentale à l’étude de la biologie des lumbricidae. Les variations pondérales au cours des différentes modalités du développement postembryonnaire. Thèse, univ. Poitiers, fac. sci., 1 – 192.
- MRSIC, N., 1991 – Monograph on Earthworms (Lumbricidae) of the Balkans. Ljubljana, 1 – 757.
- MULLER, P.E., 1878 – Studier over Skovjord. I. Om Bøgemuld od Bøgemor paa Sand og Ler. *Tidsskrift for Skovbrug*, **3**.
- MULLER, P.E., 1884 – Studier over Skovjord. II Om Muld og Mor i Egeskove og paa Heder. *Tidsskrift for Skovbrug*, **7**.
- OMODEO, P., 1955 – Cariologia dei Lumbricidae. II. Contributo. *Caryologia*, **8**, 1, 135 – 178.
- OMODEO, P., 1956 – Contributo alla revisione dei Lumbricidae. *Arch. zol. ital.*, **41**, 129 – 213.
- PEREL, T.S. 1973 – The shape of the nephridial bladders as a taxonomic character in the systematics of Lumbricidae. *Zool. Anz., Leipzig* **191**, 5/6, 310 – 317.
- PERRIER, E., 1882 – Préface de Darwin, 1882 *op. cit.*
- POP, V., 1941 – Zur Phylogenie und Systematik de Lumbriciden. *Zool. Jahrb.*, **74**, 5/6, 487 – 522.
- POP, V., 1948 – Lumbricidele dîn România. *Anal. acad. rep. pop. române, sect. stint. geol. geogr. biol.*, ser A, **1**, 9, 1 – 124.
- QIU, J.-P., 1998 – Série de travaux in *Doc. pédozool. et intégrol.* vol. 3 et vol. 4.
- QIU, J.-P., M.B. BOUCHE & P. SOTO, 1998 – L’acquisition, la rationalisation et la gestion des connaissances. *Doc. pédozool. intégrol.*, **3**, 4, 57 – 118.

- RHIGI, G., 1971 – Sôbre a familia Glossoscolecidae (Oligochaeta) no Brasil. Arq. zool. S. Paulo, **20**, 1, 1 – 95.
- ROSA, D., 1893 – Revisione dei Lumbricidi. Mem. R. acc. sc. Torino, **43**, 2, 399 – 476.
- ROUX, M., 1985 – Algorithmes de classification. Ed. Masson, Paris, 1 – 150.
- SAUSSEY, M., 1966 – Contribution à l'étude des phénomènes de diapause et de régénération caudale chez *A. icterica*, Savigny. Mem. soc. linéenne Normandie, **1**, (n.s.), 1 – 156.
- SAUSSEY, M., 1970 – Quelques aspects de la sexualité chez les lombriciens. Bull. soc. zool. Fr., **95**, 3, 479 – 489.
- SAUSSEY, M. & G. DEBOUT, 1984 – Nouvelles données sur le déterminisme de la diapause de *Nicodrilus giardi* (Ribaucourt) (Oligochète, Lombricien). C.R. acad. sci. Paris, **299**, 3, 2, 35 – 38.
- SAVIGNY, J.-Cl., 1826 – In Cuvier, “ Analyse des trav. acad. roy. sci. pendant l'année 1821, partie physique ”. Mem. acad. roy. sci. inst. Fr., **5**, 176 – 184.
- SIMS, R.W., 1980 – A classification and the distribution of earthworms, suborder Lumbricina (Haplotaxida : Oligochaeta). Bull. british mus. nat. hist. (zool. ser.), **39**, 2, 103 – 124.
- STOECKLI, A., 1928 – Studien über den Einfluss des Regenwurmes auf Beschaffenheit des Bodens. Landwirtschaftl. Jahrb. Schweiz, **42**, 1 – 121.
- TETRY, A., 1939 – Les lombriciens actuellement connus en France et leur distribution. Bull. soc. zool. Fr., **64**, 32 – 41.
- ZICSI, A., 1968 – Ein zusammenfassendes Verbreitungsbild der Regenwürmer auf Grund der Boden- und Vegetationsverhältnisse Ungarns. Opusc. Zool. Budapest, **8**, 1, 99 – 164.

