

36
HOMMAGE DE L'AUTEUR

FONCTIONS DES LOMBRICIENS
IV. CORRECTIONS ET UTILISATIONS
DES DISTORSIONS CAUSÉES
PAR LES MÉTHODES DE CAPTURE

EXEMPLAIRE RÉSERVÉ

BOUCHÉ, M.B.

Reprinted from Progress in Soil Zoology
Proceedings of the 5th International Colloquium on Soil
Zoology held in Prague September 17 - 22, 1973

ACADEMIA

Publishing House of the Czechoslovak Academy
of Sciences

Prague 1975

Fonctions des lombriciens

IV. Corrections et utilisations des distorsions causées par les méthodes de capture

M. B. BOUCHÉ

I. N. R. A. Faune du Sol,
Dijon

INTRODUCTION

Pour les lombriciens, le Programme Biologique International a permis l'accumulation d'informations nouvelles caractérisées par la confrontation de techniques, parfois originales, et par la mesure de peuplements dans des milieux variés. Or, les erreurs introduites par les techniques sont considérables: les données observées peuvent sous-estimer de 400 % la biomasse d'une espèce et de seulement 20 % celle d'une autre (Bouché, 1969). Comment dès lors comparer, ou simplement inscrire dans un tableau, des résultats obtenus entre deux stations ou espèces différentes sans uniformiser la qualité des données et sans indiquer les étapes de cette uniformisation? En géodrilologie, la comparaison directe de données brutes n'a pas de sens.

Le but de cet article est de montrer qu'il est possible de corriger les données pour une approximation plus correcte et même d'utiliser les imperfections des méthodes.

J'utiliserai partiellement une écriture codifiée par ailleurs dans le présent ouvrage (Bouché, F.L.-V).

MÉTHODES D'ESTIMATION QUANTITATIVE STATIONNELLE

Nous n'examinerons ici que les méthodes donnant des résultats utilisables pour estimer le niveau de population dans une station (méthode quantitative stationnelle: Bouché, sous presse). Ces méthodes appartiennent à deux familles: celle comportant un prélèvement de sol puis une extraction des animaux par tri (= procédés physiques) et celle faisant intervenir un agent physique ou chimique pour faire sortir les lombriciens à la surface du sol où ils sont collectés (procédés étholo-

giques). Par concision, je ne décrirai et critiquerai pas ces méthodes, ce qui est fait pour l'essentiel par Satchell (1969, 1971), Bouché (1969, 1972) et Bouché et Beugnot (1972). Je propose des abréviations en italique.

Les méthodes physiques débutent toutes par un prélèvement par labour à la bêche: *b*, labour-tri manuel: *bm*, labour-lavage-tamissage: *bl*, labour-élutriation (lévigation): *be* (Satchell, 1971; Bouché et Beugnot, 1972), labour-flottaison: *bf* (Raw, 1960; Gerard, 1967, qui conclut à une séparation lombriciens/sol parfaite avec une solution de SO_4Mg de densité maximale 1,2, ce qui n'est pas vérifié par mes observations: même avec le BrK, de densité maximale 1,28, la totalité des lombriciens ne flotte pas ce qui est dû à la variabilité de l'endètre, Bouché et Kretzschmar, F.L.-II). La profondeur, en centimètres, du prélèvement doit être indiquée en indice (exemple: *bm*₃₀).

Les méthodes éthologiques utilisent des solutions aqueuses au permanganate de potassium: *pp* ou au formol: *fo*; les autres méthodes (autres produits chimiques, électricité, vibrations) ne sont pas employées pour les études stationnelles. La concentration en ‰ du produit doit être éventuellement indiquée en indice (exemple: *fo*_{1,2}).

Les méthodes combinées doivent être abrégées en respectant l'ordre d'intervention des techniques (exemples: la méthode physico-éthologique de Bouché (1969) et *fo,bl*₂₀ tandis que Zajonc (1971) utilise *bm*_{30,fo}).

FACTEURS AFFECTANT L'EFFICACITÉ DES MÉTHODES

Facteurs climatiques

Le cycle des saisons entraîne une migration verticale des animaux, une entrée en léthargie de certains et une modification des propriétés physiques du sol, de sorte que toutes les méthodes en sont affectées. Il y a donc lieu, dans les comparaisons entre stations, de considérer des résultats obtenus dans des conditions climatiques équivalentes. Une analyse en fonction du temps fait ressortir des variations liées aux saisons; notons, figure 1, la pluie de septembre 1968 à Borculo et l'influence de l'hiver en climat semi-continentale (Cîteaux) et océanique (Borculo) Les variations constatées reflètent surtout celles de l'efficacité des méthodes (tableau 3) et non celles des populations qui doivent être établies par l'analyse démographique (Lavelle, 1971).

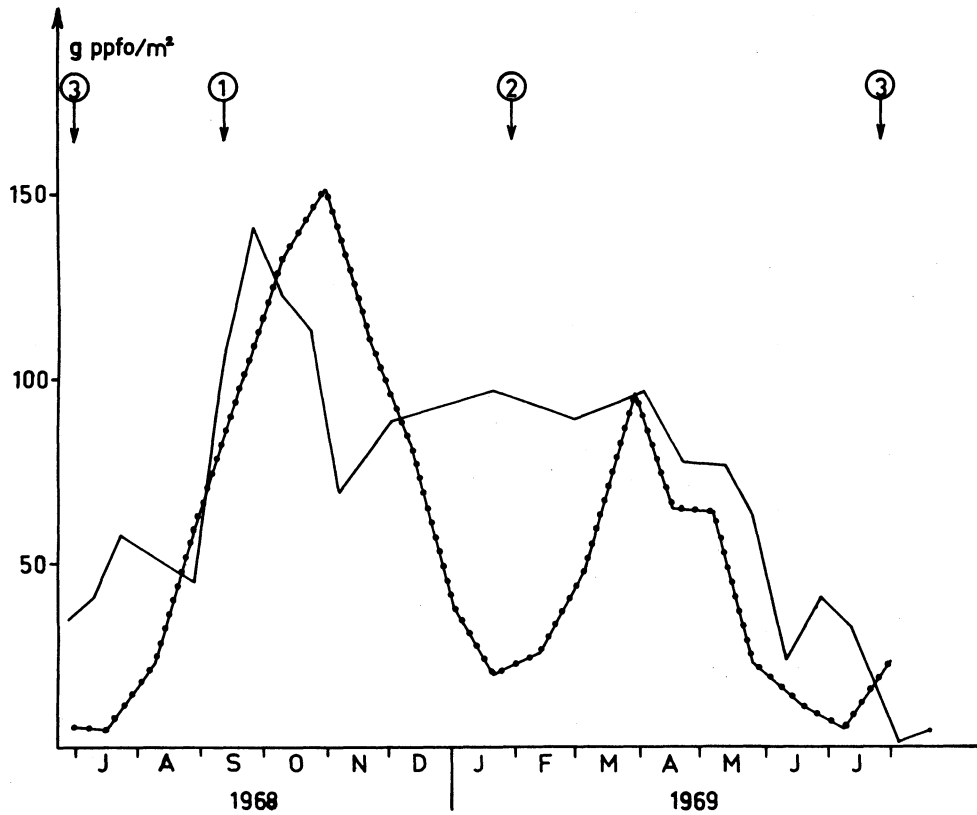


Fig. 1. Biomasses observées par la méthode au formol à Borculo (trait normal) et à Citeaux (trait ponctué) pendant la période interestivale 1968-1969. 1 : pluie estivale exceptionnelle (11 % du total annuel); 2 : influence de l'hiver; 3 : léthargie estivale.

Facteurs pédologiques et végétation

La pénétrabilité du sol est limitante pour les méthodes physiques; il est parfois impossible de prélever à cause des racines et des roches. Le tri manuel est affecté par la texture du sol et son enracinement; les lombriciens se reconnaissent mal dans les sols sableux et s'agglutinent dans l'argile dont ils se séparent mal; ces défauts se corrigent par les procédés de tri élaborés (usage de dispersants, fixateurs et de

lavage). La texture influe également sur l'écoulement des solutions chimiques des méthodes *pp* et *fo*. Enfin, la nature de la couverture végétale et de la litière affectent la collecte des vers à la surface du sol.

Facteurs économiques

Les méthodes éthologiques diminuent le travail par rapport à la méthode *bm*; elles sont donc utilisées dans les pays à main d'oeuvre coûteuse mais leurs inconvénients considérables en limitent fortement l'intérêt sauf si des corrections sont apportées (chap. IV). Les méthodes physiques nécessitent une abondante main d'oeuvre; cet inconvénient s'estompe par la mécanisation et l'automatisation du lavage-tamissage.

Facteurs biométriques

Satchell (1971) signale que les spécimens prélevés par *bl* sont endommagés; cet inconvénient, commun aux méthodes physiques, résulte du prélèvement à la bêche. Les dénombrements et mesures de biomasses sont néanmoins possibles (Bouché et Beugnot, 1972).

Facteurs géodrilologiques

Les caractéristiques des lombriciens interviennent fortement dans l'efficacité des techniques. Leur taille, leur couleur et la vivacité influent sensiblement sur le tri manuel et les collectes éthologiques. Sur la base d'un large échantillonnage, Lavelle (com. pers.) obtient *Millsonia anomala* Omodeo, 1954, grosse espèce (300 à 3500 mg), avec *bl/bm* = 1 et *Chuniodrilus zielae* Omodeo, 1956 (3 à 150 mg) avec *bl/bm* = 3,33 (dénombrements d'individus).

L'homochromie et la mucosité agglutinant la terre autour des vers perturbent la collecte de certains lombriciens par les procédés *bm*, *pp* et *fo*.

La léthargie rend impossible les captures par les méthodes éthologiques et oblige à creuser profondément pour les méthodes physiques (fig. 1).

J'ai déjà illustré (Bouché, 1969) l'influence de la lucifugie pour f_0 (et probablement pp) en montrant que f_0, bl_{20} donne une biomasse supérieure (167,4 g/m²) mais un dénombrement plus faible (328,8 ind./m²) que bl_{60} (153,3 g/m² et 394,6 ind./m²): les grosses espèces initialement dessous - 60 cm remontent près de la surface mais ne sortent que partiellement.

Le type de galeries creusées varie; certaines espèces "courent" sous la litière, d'autres ont des terriers subverticaux, tandis que les autres vivent dans des galeries subhorizontales débouchant peu en surface; la pénétration des solutions pp et f_0 dépend du système souterrain.

Ces divers éléments, taille, couleur, vivacité, homochromie, muco-sité, léthargie et système souterrain, se reflètent dans les catégories écologiques des lombriciens.

POSSIBILITÉS D'EXTRAPOLATIONS ET DE SYNTHÈSE

Etapes de synthèse

Les étapes de synthèse relatives aux fonctions des lombriciens ont été décrites in Bouché (F.L.-III) et utilisent comme données initiales des observations morphologiques, quantitatives au(x) terrain(s), fonctionnelles de terrain et de laboratoire. Comme nous ne possédons jamais la totalité des informations nécessaires et qu'il n'est pas économiquement possible de les établir à chaque cas, il est indispensable de mettre au point une méthodologie critique d'extrapolation des informations entre stations et populations monospécifiques différentes.

Catégories écologiques

Les diverses caractéristiques fonctionnelles des lombriciens, influant notamment sur les méthodes de collecte, se reflètent dans les catégories écologiques (Bouché, 1971, 1972, 1972a, F.L.-III). Quelle que soit la taxonomie phylétique, il est possible de regrouper en catégories et sous-catégories les vers de terre présentant, dans une mesure appréciable, les mêmes aptitudes et propriétés en raison de leurs convergences fonctionnelles: les extrapolations interspécifiques et interstationnelles deviennent sur cette base logiquement possible (Bouché, F.L.-III).

576
Bouché, M.B.

T a b l e a u 1. Calcul par groupe de lots (23 indique les lots 22 23 24) de l'évolution en fonction du temps des coefficients de correction entre les 3 méthodes utilisées à Cfteaux

Lots regroupés	% fo/fo _{max}	% fo/fo _{max} >40	fo fo,bl ₂₀	fo fo,bl ₆₀	fo,bl ₂₀ bl ₆₀	dates médianes
23	4,21	-	14,98	16,73	1,12	25/06/68
26	3,91	-	15,44	29,09	1,88	16/07/68
29	15,87	-	5,06	7,93	1,58	6/08/68
32	40,92	+	2,42	3,27	1,35	27/08/68
35	66,98	+	1,76	2,02	1,15	17/09/68
38	88,54	+	1,56	1,71	1,10	8/10/68
41	100,00	+	1,63	1,53	0,94	29/10/68
44	74,22	+	1,92	2,19	1,14	19/11/68
47	54,77	+	2,53	2,64	1,04	10/12/68
50	25,99	-	3,63	4,72	1,30	30/12/68
53	13,48	-	6,87	9,61	1,40	21/01/69
56	17,49	-	3,88	6,31	1,63	11/02/69
59	33,12	-	3,25	4,26	1,31	4/03/69
62	64,35	+	2,25	2,21	0,98	25/03/69
65	40,94	+	2,65	3,74	1,41	15/04/69
68	43,30	+	2,58	3,56	1,38	6/05/69
71	15,68	-	4,55	7,21	1,59	27/05/69
74	8,05	-	7,01	12,70	1,81	17/06/69
77	3,76	-	18,25	22,89	1,25	8/07/69
80	0,01	-	2832,48	3994,87	1,41	29/07/69
23 à 80 \bar{x}	35,77	+et-	146,73	206,95	1,34	
23 à 80 σ	5,0	+et-	16,2	19,4	0,3	
32 à 47 \bar{x}	63,78	+	2,14	2,54	1,16	
et 62 à 68 σ	4,4	+	0,6	0,8	0,4	

La limite fo/fo_{max} % = 40 permet d'obtenir des coefficients (biomasse, peuplement) relativement réduits et homogènes. Moyenne = \bar{x} , écart-type = σ .

Indices d'activités

Les méthodes éthologiques exigent un déplacement actif des animaux dépendant de la température et de l'humidité (Lakhani et Satchell, 1970), des rythmes physiologiques et saisonniers et d'autres facteurs plus ou moins connus. Il est présentement impossible d'analyser l'incidence de chacun de ces facteurs et leur interaction, donc d'effectuer une correction des biais techniques qui en résultent au niveau de peuplements plurispécifiques. On peut, par contre, utiliser une récolte "éthologique", par rapport à un niveau de peuplement de référence, pour établir un indice d'activité. Ainsi, pour le peuplement de Citeaux (tableau 1) le pourcentage des collectes f_0 par rapport à la collecte maximale f_0 ($\% f_0/f_{0_{max}}$) reflète son activité, indépendamment de son niveau réel.

Pour un peuplement de niveau "connu", on peut établir un indice d'activité relative (rapport de la biomasse collectée par un procédé éthologique à la biomasse totale calculée; exemple: $\frac{pvso, f_0}{pvsc}$ soit pour étudier les variations saisonnières (cf. f_0 bl_{60} du tableau 1), soit pour comparer des stations. Par exemple, pendant la période interstivale 1968-1969 (figure 1), les moyennes calculées à partir des intégrales des graphes f_0 (et non à partir des valeurs observées, pour tenir compte de la variabilité temporelle des prélèvements) nous donnent: Citeaux = 59,7 g ppfo/m² et Borculo = 77,5 g ppfo/m² pour des niveaux de peuplement respectivement de 13,7 g ppfo/m² et 162 g ppfc/m² (Bouché, F.L.-III), d'où des indices d'activité relative de $59,7/137 = 0,44$ et $77,5/162 = 0,48$ très voisins, qui semblent indiquer que les deux peuplements ont une activité annuelle moyenne voisine, malgré des rythmes saisonniers différents (il s'agit de premières estimations imprécises, établies pour illustrer cet indice d'activité relative).

Conditions de collectes et coefficients de correction

On peut voir, au tableau 1, les coefficients de correction établis par comparaison des données obtenues sur le peuplement total de Citeaux au cours d'une année (rapports entre méthodes): par exemple, il faut multiplier par 16,73 la biomasse observée par f_0 au lot regroupé 23 pour obtenir la biomasse observée par bl_{60} (pour les lots regroupés voir Bouché, 1969a).

Ces coefficients feront l'objet d'approximations successives (Bouché, F.L.-V) car ils sont imparfaits:

T a b l e a u 2. Pourcentages relatifs des catégories écologiques et indéterminables observés (biomasse) à Cîteaux en 1968-1969, période à $\% \text{ fo/fo}_{\text{max}} > 40$, par 3 méthodes simultanées

Lots regroupés	Epigés %			Endogés %			Anéciques			Indéterminables %		
	fo	fo,bl ₂₀	bl ₆₀	fo	fo,bl ₂₀	bl ₆₀	fo	fo,bl ₂₀	bl ₆₀	fo	fo,bl ₂₀	bl ₆₀
32	1,01	0,39	0,32	16,27	15,74	13,16	81,98	57,32	60,04	1,11	26,55	26,44
35	2,17	1,25	2,35	15,19	17,33	15,31	80,83	53,22	46,18	1,81	28,20	36,14
38	4,14	2,92	3,76	10,86	12,75	14,29	84,08	64,80	58,54	0,92	19,74	23,40
41	3,91	2,72	3,30	8,89	12,12	15,67	86,08	64,74	62,12	1,71	20,78	28,90
44	11,34	6,59	5,00	6,98	12,62	10,52	81,06	61,95	42,78	0,62	18,83	41,70
47	8,63	4,66	2,83	2,40	12,42	14,64	87,51	53,58	48,81	1,46	29,34	33,72
62	3,97	2,56	5,63	10,79	16,90	18,75	82,82	58,99	39,88	2,43	21,55	35,72
65	9,84	4,74	10,55	7,08	15,38	13,01	81,71	55,73	45,78	1,38	24,15	30,64
68	3,71	1,92	1,40	13,78	18,76	16,34	81,05	58,78	49,17	1,46	20,54	33,33

T a b l e a u 3. Pourcentages relatifs (biomasse) des catégories écologiques observées à Cîteaux en 1968-1969, période à % $fo/fo_{max} > 40$, par 3 méthodes simultanées

	Lots regroupés	Epigés			Endogés			Anéciques			
		fo	fo,bl_{20}	bl_{60}	fo	fo,bl_{20}	bl_{60}	fo	fo,bl_{20}	bl_{60}	
Pourcentages	32	1,03	0,53	0,44	16,45	21,43	17,89	82,90	78,04	81,62	
	35	2,19	1,74	3,68	15,34	24,14	23,97	81,63	74,12	73,31	
	38	4,17	3,64	4,91	10,97	15,89	18,66	84,86	80,74	76,42	
	41	3,98	3,43	4,64	9,04	15,30	22,04	87,57	81,72	73,31	
	44	11,44	8,12	8,58	7,04	15,55	18,04	81,81	76,32	73,37	
	47	8,76	6,59	4,27	2,44	17,58	22,09	88,81	82,90	73,64	
	62	4,07	3,26	8,76	11,06	21,54	29,17	84,88	75,19	62,04	
	65	9,98	6,25	15,21	7,18	20,28	18,76	82,85	73,47	66,00	
	68	3,76	2,42	2,10	13,98	23,61	24,51	82,25	73,97	73,76	
	\bar{x}	5,49	3,99	5,84	10,39	19,43	21,68	84,17	77,23	72,50	
	Valeurs absolues	g ppfo/m ²	5,25	7,70	12,85	9,94	37,60	47,72	80,62	149,10	159,58
		fo fo,bl_{20}	1,46	1	0,59	3,78	1	0,78	1,84	1	0,93
fo bl_{60}		2,44	1,67	1	4,80	1,27	1	1,97	1,07	1	

Les indéterminables ont été attribués au prorata de l'importance des catégories écologiques; \bar{x} = valeur moyenne. Biomasse moyenne durant ces périodes et coefficients calculés à partir de ces données.

1°) ils s'appuient sur la comparaison avec une autre technique, elle-même source de sous-estimation; 2°) ils sont inutilisables pour les cocons, le rapport $bl/fo = \infty$; fo étant nul; 3°) ils n'ont de sens que si l'on se limite à des conditions proches de l'optimum, le rapport bl/fo évoluant, en dehors de celles-ci, très vite vers des valeurs élevées et même absurdes; 4°) ils ne doivent pas être établis seulement sur la journée de récolte maximale car on se trouve alors lié aux phénomènes aléatoires temporels du jour du prélèvement; 5°) la détermination de la catégorie écologique est parfois incertaine.

On constate au tableau 1 que, pendant **certaines périodes favorables** de l'année, les coefficients diminuent; la biomasse augmentant parallèlement, ils deviennent moins aléatoires et s'appliquent à des valeurs plus sûres. Ceci s'observe constamment si l'indice d'activité $\% fo/fo_{max} > 40$; sous cette condition les coefficients varient peu et fournissent des moyennes établies sur des valeurs peu dispersées.

Catégories écologiques et coefficients de correction

On observe, au tableau 2, que les vers indéterminables constituent une fraction importante pour bl_{60} et fo, bl_{20} (actions mécaniques); je les attribue, au tableau 3, au prorata des vers déterminés (ce procédé imprécis sera amélioré). Les pourcentages relatifs varient considérablement suivant les méthodes, notamment les épigés, peu lucifuges, ont un rendement relativement bon avec fo , à l'opposé des endogés apigmentés et à galeries subhorizontales.

Extrapolations interstationnelles des coefficients de corrections

Il est rarement possible d'établir un coefficient de correction sur un échantillonnage suffisant, en fonction du temps et par diverses méthodes. Comme certaines catégories peuvent être récoltées 4,8 fois plus par une méthode que par une autre on doit utiliser les coefficients disponibles en se plaçant dans des conditions comparables.

On effectue donc les extrapolations interspécifiques, en adoptant des coefficients identiques pour des animaux à moeurs voisines (même catégorie écologique), et interstationnelles en adoptant des coefficients semblables pour les périodes ayant un indice d'activité similaire et élevé (captures suffisantes).

L'indice d'activité suppose une étude stadiale dynamique (Bouché, F.L.-III) qui n'est pas toujours réalisée. En adoptant des coefficients liés à des variations mésologiques amples, on peut corriger les données obtenues dans de "bonnes conditions" sur la base d'un jugement empirique (à cet égard, l'indice $\% f_0/f_{0_{\max}} > 40$ semble satisfaisant) ou sur des critères climatiques. De telles démarches ont été développées pour le P.B.I.-France (Bouché, F.L.-I et F.L.-III) et ont donné des résultats cohérents.

RÉSUMÉ

La définition de catégories écologiques, d'indices d'activité et de coefficients de correction τ , permet sur une base logique, non rigoureuse mais perfectible: 1°) d'utiliser τ entre stations et taxons (correction des mesures de populations); 2°) de comparer, dans des conditions optimales définies (indices d'activité) ou supposées correctes, les diverses espèces capturées par une méthode éthologique (corrections atteignant 480 %); 3°) d'établir pour chaque station un spectre écologique (= rapport des catégories écologiques); 4°) d'établir un indice d'activité instantané, ou annuel moyen, à partir des techniques éthologiques; 5°) d'effectuer des comparaisons interstationnelles sur la base des critères 3 et 4, et d'y reporter éventuellement des données fonctionnelles; 6°) d'éviter de confondre variation d'efficacité de méthodes avec variation de populations, et notamment dynamique des populations: cette dernière, qui doit être établie sur une base démographique, sera facilitée par τ .

B i b l i o g r a p h i e

- B o u c h é , M. B. (1969): Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de lombricidés. *Pedobiologia* 9, 1/2, 26-34.
- B o u c h é , M. B. (1972): Contribution à l'approche méthodologique de l'étude des biocénoses. I. Vers l'analyse quantitative globale des prairies. *Ann. zool. écol. anim.* 4, 4, 529-536.
- B o u c h é , M. B. (1972a): Lombriciens de France. *Ecologie et systématique*, Ed.I.N.R.A., *Ann. zool. écol. anim.*, numéro special 72.2, 1-671.
- B o u c h é , M. B.: Discussions d'écologie. I. Introduction. II.

- L'obtention de données écologiques et l'uniformisation spatiale. (Sous presse.)
- B o u c h é , M. B. (F.L.-I): Fonctions des lombriciens. I. Recherches françaises et résultats de la R.C.P.-40. Série des monographies de la R.C.P.-40, 4, éd. C.N.R.S., Paris. (Sous presse.)
- B o u c h é , M. B. K r e t z s c h m a r , A. (F.L.-II): Fonctions des lombriciens. II. Recherches méthodologiques pour l'analyse du sol ingéré (étude du peuplement de la station R.C.P.-165/P.B.I.). Rev. écol. biol. sol. (Sous presse.)
- B o u c h é , M. B. (F.L.-III): Fonctions des lombriciens. III. Premières estimations des stations françaises du P.B.I. C.R. coll. biol. sol, Montpellier, mai 1973. (Sous presse.)
- B o u c h é , M. B. (F.L.-V): Fonctions des lombriciens. Essais de codification des approximations successives. C.R. Ve Coll. Int. Zool. Sol, Prague, septembre 1973.
- B o u c h é , M. B., B e u g n o t , M. (1972): Contribution à l'approche méthodologique de l'étude des biocénoses. II. L'extraction des macro-éléments du sol par lavage-tamassage. Ann. zool. écol. anim. 4, 4, 537-544.
- G e r a r d , B. M. (1967): Factors affecting earthworms in pastures. J. anim. écol. 36, 235-52.
- L a k h a n i , K. H., S a t c h e l l , J. E. (1970): Production by *Lumbricus terrestris*. J. anim. écol. 39, 2, 473-492.
- L a v e l l e , P. (1971): Recherches sur la démographie d'un ver de terre d'Afrique: *Millsonia anomala* Omodeo (Oligochetes, Acanthodrilidae). Bull. soc. écol. 2. 4, 302-312.
- R a w , F. (1960): Earthworms population studies: a comparison of sampling methods. Nature, London, 187, 4733-257.
- S a t c h e l l , J. E. (1969): Methods of sampling earthworms populations. Pedobiologia 9, 1/2, 20-25.
- S a t c h e l l , J. E. (1971): Earthworms. In: J. P h i l l i p s o n , Methods of study in quantitative soil ecology: population, production and energy flow, ed. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 107-127.
- Z a j o n c , I. (1971): Synusia analysis of earthworms (*Lumbricidae* *Oligochaeta*) in the oak-hornbeam forest in south-west Slovakia. In: P. D u v i g n e a u d , Productivité des écosystèmes forestiers, Actes Coll. Bruxelles, éd. UNESCO, Paris, 443-452.



