

EXEMPLAIRE RÉSERVÉ

FONCTIONS DES LOMBRICIENS
V. ESSAIS DE CODIFICATION
DES APPROXIMATIONS SUCCESSIVES

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

V. Essais de codification des approximations successives

M. B. BOUCHÉ

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

INTRODUCTION

Le Programme Biologique International a permis l'accumulation d'une masse considérable de données nouvelles; malheureusement, elles sont rarement utilisables directement en raison de différences techniques et conceptuelles. Pressées par un calendrier impératif, la mise au point des techniques, leur généralisation, l'acquisition des données, l'interprétation et la synthèse, s'effectuent dans des conditions difficiles. Seules des équipes constituées avant le P.B.I. ont généralement arbitrées. Les travaux les plus élaborés (donc lentement réalisés), originaux ou isolés, risquent de ne pas être incorporés aux synthèses du P.B.I. Par ailleurs, l'objectif d'appréciation "des processus de la productivité" implique la mise en oeuvre de techniques complexes (Bouché, F.L.-III) dont chaque élément est source d'erreur; l'addition des erreurs, au cours de la cascade des calculs nécessaires, est un aspect inquiétant de nos estimations.

Il n'est nullement question de nier ici l'intérêt exceptionnel des travaux du P.B.I. (Bouché, F.L.-III), mais de reconnaître certaines difficultés afin de mieux les résoudre. Pour effectuer des comparaisons intra- et inter-stationnelles, nous devons adopter des **coefficients de corrections** pour redresser les distorsions de nos techniques, des **coefficients de transformation** pour exprimer une donnée sous différentes formes (un poids frais en poids sec ou en kcal) et, enfin, nous devons travailler par **approximations successives**. Je voudrais brièvement montrer ici les possibilités et les limites de synthèse des connaissances acquises sur les lombriciens, notamment dans le cadre du P.B.I.

ETAPES DES SYNTHÈSES

J'ai détaillé ailleurs (Bouché, F.L.-III) les liens qui réunissent actuellement les diverses étapes des recherches relatives aux rôles des lombriciens dans l'écosystème. En résumé, on effectue des mesures du niveau et de la structure des peuplements sur lesquelles on reporte, à partir d'études faites sur aliquotes, des données fonctionnelles de natures variées obtenues soit directement dans le terrain d'étude du peuplement, soit dans un autre terrain, soit en conditions artificielles. Le problème revient, si possible, à établir un lien logique entre ces opérations et à les rendre **précises**.

Liens logiques*Données obtenues dans le terrain du peuplement*

On peut effectuer l'étude in situ de certains paramètres fonctionnels d'un peuplement connu; la relation fonctions-lombriciens est alors directe et ne pose aucun problème si ce n'est ceux de la qualité des échantillons, de la concordance temporo-spatiale et de l'interprétation des résultats. Des éléments essentiels peuvent être acquis de cette façon (structure et activité pédogénétique, influence sur la microflore, résultantes globales, pH, etc.).

Données obtenues dans un autre terrain que celui du peuplement

La diversité et l'imbrication de l'activité des lombriciens (pédogenèse, structure de l'écosystème, dynamique des cycles biogéochimiques, flux énergétique, interrelations drilofaune-microflore) permettent d'affirmer que, dans chaque station du P.B.I., seuls quelques-uns de ces aspects ont pu être abordés suivant les possibilités locales, de sorte que nous ne possédons **nulle part** un bilan synthétique du rôle de ces animaux. Il est dès lors essentiel de transposer les résultats acquis d'une station à une autre. Cette interpolation peut se faire empiriquement mais aussi s'appuyer sur des raisonnements logiques qui, s'ils ne garantissent pas l'exactitude (dépendant de critères techniques), permettent de juger de la cohérence et de l'objectivité du système de synthèse.

a') Comparaison des nombres d'individus. Elle a très peu de signification, le poids des vers variant entre stades de développement et espèces: par exemple, pour le P.B.I.-France (Bouché, F.L.-III) on observe des rapports pondéraux cocon/adulte 1/600; adultes *Allolobophora muldali*/*Scherotheca monspessulensis* = 1/1000.

a'') Comparaison des biomasses. Elle est la plus intéressante (les différentes espèces ayant des propriétés tissulaires voisines) si les expressions pondérales sont comparables (cf. chap. III) et si la classification des animaux est précise.

b') Comparaison sur une base taxonomique. On peut attribuer à une biomasse de l'espèce X de la station A les fonctions établies pour une biomasse équivalente de X de la station B; cependant, les populations X_A et X_B peuvent avoir des modes de vie différents.

b'') Comparaison sur une base écologique. Outre que la comparaison taxonomique risque d'introduire des erreurs si $X_A \neq X_B$, elle ne permet pas de transferts fonctionnels entre espèces différentes: la classification taxonomique poursuit un but phylétique et nullement fonctionnel. Il faut alors utiliser la classification en catégories écologiques (Bouché, 1971, F.L.-III) qui regroupe, à partir de caractères morpho-fonctionnels, des taxons ayant des modes de vie identiques ou voisins. Il est dès lors possible, dans des limites appréciables, d'utiliser les informations acquises sur une espèce pour une autre.

En conclusion, les échanges d'informations acquises sur des stations différentes doivent se faire préférentiellement à l'aide des biomasses des catégories écologiques; cette démarche a permis d'établir des interprétations biogéocénétiques cohérentes (Bouché, F.L.-I, F.L.-III).

Données obtenues en conditions artificielles

Pour mettre en évidence et quantifier certains phénomènes, on est parfois conduit à placer les animaux dans des conditions artificielles. L'extrapolation au terrain des résultats ainsi acquis est une opération délicate qui semble ne pouvoir s'appuyer sur aucune relation logique: un taux respiratoire établi au Warburg s'extrapole au terrain sur la base des courbes de température ... mais beaucoup d'autres paramètres incontrôlés interviennent. Il nous reste parfois la possibilité d'utiliser des dispositifs ayant des degrés d'artificialisation décroissants qui permettent ainsi une critique empirique de l'extrapolation.

Précision des données

Nous venons de voir qu'il est possible, sur une base logique, d'effectuer des interpolations de données entre espèces et stations. Ceci ne signifie pas que les valeurs et coefficients utilisés soient **exacts**. Sur des données **observées**, on peut effectuer des **corrections**: j'ai montré, par exemple, que les distorsions considérables résultant de la collecte au formol pouvaient être en partie redressées grâce à un coefficient de correction technique τ (Bouché, F.L.-IV); il est donc indispensable d'indiquer clairement si une donnée est **observée** et par quelle technique (en abréviation italique, cf. F.L.-IV), si elle a été corrigée et par quel moyen. Je propose d'accompagner les mesures des lettres o (= observé) ou c (= corrigé) d'une part et d'indiquer le coefficient τ et sa source d'autre part. La nature des données auxquelles s'applique τ varie, je propose d'indiquer celle-ci entre [] avant la lettre τ ; il faut ensuite signaler entre parenthèses à quelle référence bibliographique τ se rapporte. Cela conduit à: [p anéciques] $fo \tau fo, bl = 2$ (Bouché, F.L.-I), qui signifie: le coefficient de correction technique des anéciques pour passer des poids observés par la méthode au formol au poids corrigés par référence à la méthode bêche-lavage-tamassage est de 2 in Bouché (F.L.-I). Ces condensations et codifications devraient faciliter nos échanges d'informations quantitatives et nous permettre constamment d'opiner sur une valeur numérique.

Une autre difficulté provient du mode d'expression des données. Il est actuellement rare de ne pas voir, dans des tableaux de données pondérales comparant des écosystèmes, des ordres de grandeur différents: des biomasses végétales en poids sec sont souvent comparées à des zoo-masses en poids frais! Pour les lombriciens, il y a plusieurs expressions pondérales: le poids sec (ps), le poids humide vif (ph), le poids humide après fixation au formol (pf) ou à l'alcool (pa) avec tube digestif plein (pp) ou vide (pv); il faut donc associer à une biomasse l'unité du système métrique suivie de sa nature (par exemple: 18 g pvs = 120 g pph signifie que 18 grammes de lombriciens tube digestif vide en poids sec équivalent à 120 grammes de lombriciens tube digestif plein en poids humide vif).

La synthèse des résultats oblige à présenter les données sous une même forme, c'est-à-dire préalablement à passer d'un mode d'expression à un autre, ce qui implique l'adoption du coefficient π de transformation pondérale. Il faut, comme pour τ , indiquer le sens de la transformation, ce à quoi elle s'applique et sa source; exemple: [*Lumbricus terrestris*] ps π ph = 6,37 (Lakhani et Satchell, 1970) signifie que ces deux auteurs ont multiplié par 6,37 les poids secs de *Lumbricus terrestris* pour obtenir les poids humides vifs.

APPROXIMATIONS SUCCESSIVES

Les données de terrain doivent être généralement corrigées par τ et transformées par π . Ces calculs portent sur des biomasses établies à des temps $t_1, t_2, t_3 \dots$ ou sur des productions mesurées entre les temps $t_1, t_2, t_3 \dots$. Biomasses et productions constituent la référence normale des extrapolations fonctionnelles de divers paramètres (tonnage de terre brassée, oxygène consommé, etc.). Nos estimations dépendent donc de τ et π . Actuellement, il est certain que nous ne pouvons pas établir ces coefficients de façon totalement satisfaisante.

τ permet de comparer une étude assurée par une méthode de collecte à une autre étude utilisant un autre procédé et d'adapter la technique optimale (Bouché, F.L.-IV). L'évolution de nos techniques de capture et de calcul conduira à adopter des coefficients τ successifs de plus en plus élaborés pour chaque classe de poids, pour chaque espèce, pour chaque catégorie écologique et pour chaque condition de collecte.

Il en est de même de π . Si le pourcentage d'eau chez les vers de terre semble assez constant, le contenu du tube digestif varie qualitativement et quantitativement en fonction des espèces, des variétés, des stades de développement, de l'état physiologique et du temps (Bouché et Kretzschmar, F.L.-II). Nous sommes loin de connaître les lois de ces variations: les coefficients π actuels sont donc temporaires.

Pour les lombriciens des synthèses et des comparaisons de données intra- et inter-stationnelles sont possibles:

- elles peuvent être tentées logiquement, (Bouché F.L.-III, F.L.-IV);
- elles sont inexactes en raison des coefficients τ et π adoptés actuellement;
- elles permettent, par **approximations successives** et à partir des **mêmes données observées**, des estimations de précision croissante.

L'adoption d'un système d'approximations successives permet d'établir une synthèse sans attendre des éléments vraiment satisfaisants et d'y intégrer chaque nouvelle donnée. Un tel système est complexe car ses éléments sont eux-mêmes complexes, ce qui oblige à une codification rigoureuse indispensable pour progresser:

- Comparer dans une station des espèces de catégories écologiques différentes sur la base de biomasses collectées au formol, confronter des biomasses (et à fortiori des nombres!) observées avec des techniques différentes et dans des stations différentes, porter en tableau poids frais et sec, sont des pratiques qui devraient disparaître avec une codification qui illustrerait ces incohérences.

- Les études de populations naturelles de lombriciens étant difficiles et coûteuses ne peuvent être indéfiniment répétées. Un système d'approximations successives permettra d'utiliser l'abondante information quantitative déjà existante et de se consacrer plus activement aux interprétations fonctionnelles qu'elles autorisent.

- Les moyens modernes de calcul permettent une gestion ordonnée de nos connaissances mais exigent une méthodologie normalisée. L'application des modèles simulés d'écosystèmes notamment n'a de sens que si les informations introduites dans ces systèmes sont valables et cohérentes: l'actuel fossé existant entre systèmes simulés et données disponibles sera ainsi réduit.

CODIFICATIONS PROPOSEES

A - E x p r e s s i o n s q u a n t i t a t i v e s

- 1° - Références générales: système métrique.
- 2° - Associer aux données pondérales la lettre p et aux données numériques la lettre n avant l'indication de ses qualité.
- 3° - Qualifier la donnée pondérale par l'état du tube digestif: p = plein, v = vide.
- 4° - Qualifier ensuite la donnée pondérale par le mode de mesure: h = poids humide vif, f = après fixation au formol (écrire éventuellement f_{12} = fixation à 12 % de formaldéhyde), a = - après fixation à l'alcool, s = après dessiccation.
- 5° - Indiquer ensuite le degré de transformation: o = données effectivement observées, c = données corrigées par des coefficients τ ou/et π , e = données estimées empiriquement.

EXEMPLES: ppfo = poids, tube digestif plein, pesé après fixation au formol observé.

pvsc = poids, tube digestif vide, pesé sec, corrigé.

B - C o e f f i c i e n t s

B' - C o e f f i c i e n t s d e c o r r e c t i o n

τ permet de corriger, par une multiplication, un biais provenant des méthodes de collecte.

- 1° - Indiquer [] la nature des données (n ou p), puis le taxon, la catégorie, etc.
- 2° - Indiquer la technique de collecte, puis τ , puis la technique servant de référence de correction. Les techniques (en ita-

lique) étant *pp* = permanganate de potassium; *fo* = formol; *bm* = bêche, tri manuel; *bl* = bêche, tri après lavage-tamissage, ou des systèmes combinés qui doivent être indiqués dans l'ordre d'exécution (cf. Bouché, F.L.-IV).

- 3° - Eventuellement, indiquer en indice le % de la solution utilisée ou la profondeur des prélèvements: bl_{20} = méthode *bl* limitée à -20 cm.
- 4° - Indiquer la source du coefficient.

EXEMPLE: [*p Lumbricus terrestris*] *fo* π *fo,bl_{20}* = 1,18 (Bouché, F. L.-I).

B'' - C o e f f i c i e n t s d e t r a n s f o r m a t i o n

Je n'aborderai ici que le coefficient de transformation des bioquantités (π) qui les relie entre elles par une multiplication.

- 1° - Indiquer entre [] à quel groupe ce coefficient s'applique.
- 2° - Indiquer la bioquantité initiale, puis π , puis la bioquantité corrigée par le coefficient, en utilisant les expressions pondérales codifiées plus haut.
- 3° - Indiquer la source du coefficient.

EXEMPLE: [*Lumbricus terrestris*] *pso* π *pfc* = 6,37 (Lakhani et Satchell, 1970).

RÉSUMÉ

La nature des divers paramètres que nécessite la synthèse écologique des fonctions des lombriciens est analysée. Certains sont reliables logiquement d'autres seulement empiriquement. Ils sont observés à travers des techniques qui apportent des distorsions souvent considérables mais celles-ci peuvent être corrigées. Ces corrections ne peuvent se faire que par approximations successives. La complexité des diverses opérations de synthèse oblige à une codification conceptuelle et à une condensation de l'écriture en symboles que l'auteur propose.

SUMMARY

The characteristics of the various parameters necessary to carry out a comprehensive ecological study of the role of earthworms are analysed.

These parameters can be related to one another, either logically or only empirically. They are studied by means of techniques often involving important differences in the results which can however be compensated. The corrections are only possible by continual approach. The different stages of the synthesis are so intricate that a conceptual coding and symbols are suggested by the author.

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

- B o u c h é , M. B. (1971): Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le rôle pédobiologiques des vers de terre. In: Pesson "La vie dans les sols", éd. Gauthier-Villars, Paris, 187-209.
- 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 quantitatives 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.-IV): Fonctions des lombriciens. IV. Corrections et utilisations des distorsions causées par les méthodes de capture. C.R. Ve Coll. Int. Zool. Sol, Prague, septembre 1973.
- L a k h a n i , K. H., S a t c h e l l , J. E. (1970): Production by *Lumbricus terrestris* (L.). J. anim. écol. 39, 2, 473-492.

D i s c u s s i o n

J. W. R e y n o l d s : (pour les 2 exposés de M. B. Bouché): Your presentation discusses the use of the formalin method for extraction and sampling. In North America, we have many earthworm families which do not respond to this method (cf. Reynolds, 1972). Do you find this to be the case for the non-*Lumbricidae* in your studies? Do you make the distinction between this technique as a measurement of activity as opposed to a measurement of population?

M. B. B o u c h é : I have not tried this method on any earthworm families other than *Lumbricidae*. My papers are only related to this family which seem to show some groups having a way of life different from other families of megadriles (cf. Bouché, F.L.-III). In fact, Dash and Patra (1971), A comparison of extraction methods for *Megascolecidae* (Olig.) and *Ocnerodrilidae* (Olig.) from agricultural soils from Berhampur, Onssa. Carr. sci., 41, 7, 254-255) presented observations differing from our knowledge of *Lumbricidae*. Nevertheless, it is a pity that we do not have any comparative studies of ethological and mechanical methods on a large number of samples, under different climatic conditions, at different localities for families other than *Lumbricidae*. For this reason, we are not able to make a general judgement on the possibility of using ethological methods as an activity index, since the source of data after transformation gives reasonable estimates, etc. For these two papers I used information obtained on 483 sp.m by formalin extraction and 65 metric tons by the D1 method (digging-washing). This sample was taken at 8 sites during a 3 year survey.

Ph. L e b r u n : (pour les 2 exposés de M. B. B o u c h é : a) Les espèces adaptées a la consommation d'essences très coriaces comme le chêne vert présentent-elles des adaptations morphologiques des pièces buccales?

b) Y-a-t-il corrélation entre le rythme phénologique du chêne vert et le rythme d'activité des espèces méditerranéennes ou bien la période xérothermique est-elle prépondérante?

M. B. B o u c h é : a) Au niveau actuel de nos connaissances, essentiellement qualitatives, les différences observées entre formes anéciques consommatrices de feuilles tendres ou coriaces portent essentiellement sur la taille. Nous passons d'animaux longs de 20 cm (feuilles tendres) à des animaux longs de 80 cm (feuilles coriaces); la musculature pharyngiale très développée chez les anéciques augmente en proportion de la taille. Nous essayons actuellement au laboratoire d'analyser plus scrupuleusement et de quantifier ces caractères (travaux de M. Pons).

b) Non, il n'y a pas de corrélation; dans les stations de chênes verts, le maximum de production de feuilles mortes se situe en mai-juin (Rapp, M., 1971 - Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. P.B.I., R.C.P.-40, 2, édition C.N.R.S., Paris, 19-184); à cette époque, les *Scherotheca* consommateurs sont inactifs (sécheresse + diapause) comme cela a été montré par Galissian pour une espèce différente, mais d'activité probablement semblable (Galissian, A., 1971 - Diapause et régénération postérieure

chez le lombricide *Eophila dollfusi* (Tétry). Thèse univ. Provence, 1-243). Il faut attendre le retour des conditions favorables à l'automne pour que les lombricides assurent l'ingestion-enfouissage de cette litière.

Z. M a s s o u d : Est-ce que la méthode électrique présente encore un matériel "qualitativ- ou quantitativement"?

M. B. B o u c h é : Non, sauf pour récolter les animaux pour l'élevage.



