

Fonctions des lombriciens

III. — Premières estimations quantitatives des stations françaises du P. B. I.

PAR

M. B. BOUCHÉ

I.N.R.A., 7, rue Sully, 21034 Dijon (FRANCE)

I. INTRODUCTION

Le Programme Biologique International a pour objectif l'étude intégrée, au niveau mondial, des bases biologiques de la productivité et du bien-être humain. Cet objectif généreux a le mérite de stimuler sinon des recherches intégrées au moins des travaux coopératifs qui ont conduit botanistes, microbiologues, pédologues et zoologues à se côtoyer sur les mêmes stations d'études.

Pour la géodrilologie (science des vers de terre), ce cadre intellectuel est un élément de progrès sur au moins quatre plans :

— Le rôle des lombriciens, troisième biomasse biologique active dans nos écosystèmes tempérés (après les plantes et les microorganismes), ne peut être écologiquement interprété qu'au niveau de l'écosystème que celui-ci soit « naturel » ou « agronomique ». Les concepts classiques de disciplines, telles la zoologie, la pédologie et l'agronomie, sont donc inadéquats à synthétiser les fonctions des lombriciens : une approche globale est indispensable.

— La géodrilologie a atteint, durant le P.B.I., un stade lui permettant d'aborder, sur des bases *logiques*, l'étude fonctionnelle des lombriciens. Elle achève de forger un outillage conceptuel et technique suffisant pour pouvoir établir un dialogue authentique avec les autres disciplines du sol qui doivent donc tenir compte de cette évolution. Je résumerai au chapitre II cette progression historique de nos relations interdisciplinaires, en dégagant les concepts essentiels permettant un échange écologique efficace.

— Les géodrilologues systématiseurs, écologues et agronomes, forment un petit noyau mondial cohérent

— L'existence d'un seul écologue, travaillant pendant le P.B.I. sur les lombriciens de France, a permis la cohésion de programmes initialement assez dispersés (Anonyme, 1972) (Fig. 1). Je présenterai (chap. IV) les stations supports de ces programmes (j'exclus les recherches françaises en République de Côte d'Ivoire : voir l'article de Lavelle dans le même ouvrage).

II. ÉVOLUTION HISTORIQUE : VERS UNE INTÉGRATION DES CONNAISSANCES PÉDO-ZOO-MICROBIOLOGIQUES

En 1821 (1826) J. C. SAVIGNY reconnaît la multiplicité des vers de terre. Cette découverte, qui étonna fort ses contemporains, ne devait cependant pas franchir les limites de la zoologie ; les morphologistes-systématiciens (DUGÈS, ROSA, BENHAM, PERRIER, MICHAELSEN, ČERNOSVITOV, ...) ont développé une taxonomie qui est encore aujourd'hui difficile et inachevée. L'usage des binômes latinisés et la discussion des classifications sont l'apanage de spécialistes qui, jusqu'à la deuxième guerre mondiale, n'attachèrent aucune importance, ou une attention discrète (TÉTRY, 1938), à l'écologie des lombriciens.

Indépendamment, le rôle des vers de terre était reconnu sur un plan général par DARWIN (1837, 1881), sous un angle agronomique par HENSEN (1877), WOLLNY (1890), STÖCKLI (1928), DREIDAX (1931), etc., et d'un point de vue pédogénétique par MÜLLER (1878, 1884), HENRY (1900), DIMO (1938), etc. À l'exception de MÜLLER, ces travaux écologiques ignorent ou n'utilisent qu'incidemment les distinctions spécifiques.

Cette coupure intellectuelle entre zoologues déterminant les lombriciens et agro-écologues parlant du rôle du ver de terre se prolonge encore de nos jours ; elle a des conséquences désastreuses en rendant inutilisables des travaux par ailleurs fort nécessaires et en entretenant de sérieux malentendus. Néanmoins la distinction, sur les bases de la classification zoologique, des rôles des différentes espèces, exceptionnelle avant la deuxième guerre mondiale (MÜLLER, 1878, 1884 ; BORNEBUSCH, 1938 ; LINDQUIST, 1941), s'est généralisée dans la plupart des travaux modernes. Cependant cette classification vise d'autres objectifs que ceux des analyses fonctionnelles des lombriciens et est, en fait, inadéquate pour une compréhension synthétique des résultats : une espèce peut présenter des populations remplissant des fonctions différentes, alors que de nombreuses espèces vicariantes assurent les mêmes rôles. De sorte qu'entre le non-spécialiste utilisant le concept de « vers de terre » et le géodrilologue manipulant des concepts taxonomiques en écologie, les connaissances circulent mal.

En s'appuyant sur la taxonomie, depuis ROSA (1883), certains auteurs donnent des informations sporadiques sur la distribution verticale des lombriciens dans le sol. Récemment, BALUEV (1950), WILCKE (1953) et LEE (1959), soulignent les relations entre les strates du sol et les espèces. Le dernier auteur signale certaines relations adaptatives (sélectives) de la morphologie et du comportement des animaux avec leur situation dans les horizons.

Abandonnant ce point de vue stratigraphique, BOUCHÉ (1971) présente une classification en catégories écologiques englobant le mode de vie des lombriciens, la distribution verticale et horizontale, l'alimentation, la physiologie et le comportement. GHILAROV (1971) décrit brièvement des types d'activités coïncidant avec les principaux traits de cette étude. Cette classification s'appuie (BOUCHÉ, 1972, 1972 a) essentiellement sur la morphologie fonctionnelle des animaux ; les caractères morphologiques (et comportementaux) des animaux sont le reflet d'une longue évolution adaptative, la sélection naturelle assurant une adéquation précise entre les caractéristiques des organes et le milieu où ils agissent. Cette méthode a trois conséquences :

— elle permet de comparer le rôle des espèces sur la base d'une simple étude morphologique, cette comparaison devant être évidemment recoupée par des informations écologiques (analyse du tube digestif, comportement, distribution, etc.) ;

— elle affranchit des aléas de l'observation directe :

- les perturbations du milieu naturel (glaciations du Quaternaire, agriculture, etc.) permettent à certaines espèces d'étendre leur activité dans des zones auxquelles elles sont peu adaptées, notamment par suite d'une levée de la compétition nutritionnelle (vers de terre du fumier par exemple) : les désaccords catégories écologiques-observations de terrain deviennent alors un outil critique révélateur ;

- l'observation directe oblige à une connaissance intime du mode de vie des animaux, appuyée sur de longues et coûteuses recherches, tandis que la morphologie "intégrée" les aptitudes autour d'un optimum ;

— elle permet certaines interprétations écologiques synthétiques impossibles auparavant (BOUCHÉ, F. L.-IV, F. L.-V) notamment sur les lombriciens non liés à une strate pédologique (voir chap. III, 1) ou qui présentent des aptitudes ambivalentes (voir chap. III, 4) : il ne s'agit plus de se placer sur un plan descriptif mais de forger un outil opérationnel.

Ces dernières années j'ai pu lever, pour la France, l'un des principaux obstacles, justement dénoncé par DI CASTRI (1970), au développement de l'écologie pédozoologique : l'absence de taxonomie. J'ai pu aussi mesurer les limites de ce support intellectuel qui n'est pas un concept fonctionnel mais phylétique. Si la nomenclature zoologique avec sa structure hiérarchisée se prête toujours, en dernière analyse, à une référence des animaux, elle est impropre à exprimer dans une *synthèse* les fonctions similaires d'animaux appartenant à des lignées d'origines différentes.

La sélection naturelle, en assurant l'adéquation des organes à des fonctions, donne au morphologue un fil conducteur pour une interprétation, sinon nouvelle (la morphologie fonctionnelle est ancienne) au moins aux perspectives renouvelées, des animaux en rapport avec leur position dans les écosystèmes. Les catégories écologiques équivalentes des « Lebensformen » des germanophones (1), constituent une classification écologique simple et pratique permettant aux diverses disciplines de se référer aux rôles des lombriciens. Ce langage commun devrait permettre aux pédologues, microbiologues et zoologues, d'interpréter les diverses facettes fonctionnelles des lombriciens. Enfin ce classement sera précieux pour certaines interprétations pédologiques en informant sur le type d'activité biologique d'un profil : les vers de terre devraient être collectés systématiquement lors de l'établissement d'une sonde pédologique.

III. CATÉGORIES ÉCOLOGIQUES

On peut reconnaître fondamentalement trois catégories écologiques se subdivisant en sous-catégories. Une population monospécifique peut appartenir à l'une d'entre elles ou occuper une position intermédiaire. J'ai récemment dressé une description de ces catégories (BOUCHE, 1971, 1972, 1972 a) bien que des imprécisions, que nous essayons de réduire par la morphologie quantitative, demeurent. De toute façon, l'attribution d'un animal à une catégorie écologique est un travail de spécialiste et je n'indiquerai ici que les traits généraux (surtout écologiques) des catégories à l'intention des pédologues et microbiologues.

Anéciques.

Ce sont des vers de terre moyens à géants (adultes de 10 à 110 cm de long, vivant dans des galeries verticales plus ou moins ramifiées près de la surface. Leur pigmentation sombre (brun foncé) les protègent des prédateurs lorsqu'ils explorent la nuit le pourtour du débouché de leurs galeries ; leur queue, aplatie, s'accroche à cet orifice tandis qu'ils tirent ou consomment la litière ; ils peuvent se rétracter rapidement dans leur terrier.

Ces animaux creusent des galeries profondes (parfois 5 et même 6 mètres) et rejettent en surface de nombreux turricules. *Cette action verticale est essentielle dans nos écosystèmes* ; elle assure ou permet un transfert et un stockage important de fluides (gaz et eau) dans les galeries, une remontée d'éléments profonds en surface (turricules) et une pénétration dans le sol de

(1) Ce concept de « Lebensformen », peu utilisé en écologie animale de langue française, a reçu des dénominations variées notamment récemment celles de « types biologiques » (GODRON et coll., 1968 ; KÜHNELT, 1969), « formes biologiques » ou « types écologiques » (LEMÉE, 1967 ; SACCHI et TESTARD, 1971) ; en attendant une stabilisation linguistique et conceptuelle cohérente, je maintiendrai l'usage de catégories écologiques.

l'énergie — substances organiques produites par les parties aériennes des plantes. Les anéciques sont, avec les racines, les principaux responsables de l' " épaissement " des écosystèmes terrestres " vers le bas " (BOUCHÉ, 1971); aucun autre groupe animal ne peut, sous nos climats, se substituer dans cette fonction.

Les anéciques caractérisent les mulls auxquels leur activité semble étroitement corrélée (cf. chap. VI; BOUCHÉ, 1972 a). Par ingestion, ils brassent intimement matière organique, parties minérales et germes, déposant ce " milieu de culture " le long de leurs galeries ou à la surface; les conditions hydriques, d'aération et de température des galeries sont favorables à une vie microbienne intense. Cette catégorie, assurant les fonctions d'un labour sous-solage, domine dans les sols sains et riches (souvent 80 % de la biomasse des lombriciens \approx 60 % de celle des animaux).

Endogés.

Ce sont des lombriciens *apigmentés*, de taille petite à grande (1 à 20 cm en France), creusant des galeries d'orientation quelconque ou sub-horizontale ne débouchant théoriquement pas à la surface. Leur morphologie varie en fonction de leur mode d'alimentation et de leur position préférentielle dans les horizons.

L'interprétation détaillée des endogés reste encore largement à élaborer mais permet de reconnaître :

- les géophages qui s'alimentent surtout de sol " minéral " subsistant probablement des divers éléments organiques qui s'y trouvent mêlés; leur musculature disséminée pharyngiale est développée (mais pas en entonnoir comme chez les anéciques qui tirent leurs aliments); leur corps n'est pas grêle et leur intestin est presque toujours gonflé de terre qui constitue l'essentiel de la partie caudale;

- les saprorhizophages qui creusent des galeries en suivant les racines mortes sont favorisés dans les zones herbacées à racines caduques. Leur corps est grêle et de taille moyenne; de nombreux intermédiaires existent avec les géophages;

- les épiendogés (= top soil earthworms, LEE, 1959) qui vivent près de la surface, généralement dans l'horizon A, et ne descendent plus profondément (60 à 70 cm) que pour estiver. Leur paroi est assez moyenne. Ils sont saprorhizophages ou géophages; il y a de nombreux intermédiaires avec les anéciques;

- les hypoendogés (= subsoil earthworms, LEE, 1959) qui vivent profondément dans le sol, dans des zones pauvres en matière organique mais très tamponnées, ce qui explique leur paroi très fine et leur grande surface intestinale agissant sur une quantité importante de sol. En France, ils sont représentés typiquement par *Vignysa popi* Bouché, 1970; cette sous-catégorie semble plus fréquente en Nouvelle-Zélande où certaines espèces atteignent 140 cm.

Épigés.

Les épigés vivent dans la partie non minérale du sol. Ils sont soumis à un fort prédatisme et sont donc de petite taille, homochromiques (souvent

de couleur pourpre sombre voisine de celle de la litière) et ont des mouvements vifs. Trois sous-catégories peuvent être distinguées sur la base de leur habitat et, partiellement, de leur morphologie :

— les straminicoles (= leaf mould earthworms, LEE, 1959) qui vivent essentiellement dans la litière. Leur rôle écologique est surtout de consommer les feuilles mortes ; leur action pédogénétique est beaucoup plus modeste que celle des anéciques. Ils possèdent une grande amplitude écologique mais sont limités dans les mulls, par les anéciques qui ingèrent pratiquement toute la litière, et souvent dans les mors, par les conditions de milieu ; ils ne caractérisent aucun type d'humus (contrairement aux observations de MÜLLER (1878, p. 44), les mors peuvent en contenir comme l'indique BORNEBUSCH (1930, p. 89) à partir de l'étude de stations forestières danoises). Évidemment, l'amplitude de chaque espèce varie grandement (cf. BOUCHÉ, 1972) et leur rôle présente quelques variantes notamment en rapport avec le degré de décomposition de la litière ingérée (BOUCHÉ et KRETZSCHMAR, F.L.-II) ;

— les corticoles, qui sont plus particulièrement adaptés à la vie sous les écorces des troncs en décomposition, ont un corps aplati, surtout au niveau des organes sexuels externes, ce qui illustre leur aptitude à se déplacer dans l'aubier putréfié. Ils sont soumis aux chaleurs diurnes, ce qui les a "pré-adaptés" aux composts et fumiers (*Eisenia fetida* Sav., le ver zébré du fumier, dérive de cette sous-catégorie). Les corticoles se rencontrent dans les milieux forestiers, indépendamment de la nature des sols ;

— les pholéophiles vivent dans les galeries, terriers et fissures du sol. *Dendrobaena mammalis* Sav. est en France la seule espèce typique ; il vit dans les galeries de divers animaux et plus particulièrement dans celles des anéciques : il est donc lié aux mulls (BOUCHÉ, 1972 a).

Cas particuliers.

J'ai déjà signalé l'existence d'espèces à position intermédiaire et l'adaptation aux composts et fumiers, milieux anthropiques, de certains épigés surtout corticoles.

L'humidité "déplace" d'une façon générale les animaux vers les couches superficielles. Par ailleurs, les sols hydromorphes hébergent des espèces spécialisées présentant souvent des soies (organes d'accrochage) proportionnellement très développés (milieux "glissants"), des corps grêles à grande surface d'échange (formes endogées), une pigmentation verdâtre (formes soumises au prédatisation), parfois une respiration caudale dans l'eau recouvrant temporairement le sol (BOUCHÉ, 1970), enfin en général une adaptation particulière du système génital (coaptation puberculo-thécal unithécal et levée partielle de la pholéoptomie ; BOUCHÉ, 1972, pp. 97 et 107).

D'autre part, une espèce peut alternativement adopter deux modes de vie. Ceci est bien illustré par *Lumbricus terrestris* L. (= *L. herculeus* Sav.) qui vit sous la litière épaisse des mulls (automne) et moders mais lorsque celle-ci s'amenuise (dans les mulls actifs) adopte un comportement d'anécique (hiver-printemps-été) ; cet épianécique n'a plus de mœurs épigées après déforestation des biotopes où il se maintient. Cette ambivalence, parfaitement reconnaissable par la morphologie, échappe à l'observation directe qui conduit au

classement de cette espèce tantôt comme straminicole (BALUEV, 1950), tantôt comme « de profondeur » (WILCKE, 1953).

Enfin, certaines espèces semblent avoir des mœurs variables, tel *Allolobophora rosea* surtout saprorhizophage en France, plutôt géophage en Europe centrale et même hypoendogé en U.R.S.S. (BALUEV, 1950).

Dans tous ces cas, les caractères morphologiques des vers de terre permettent au spécialiste de donner un jugement sur le rôle écologique global des différentes composantes d'un peuplement.

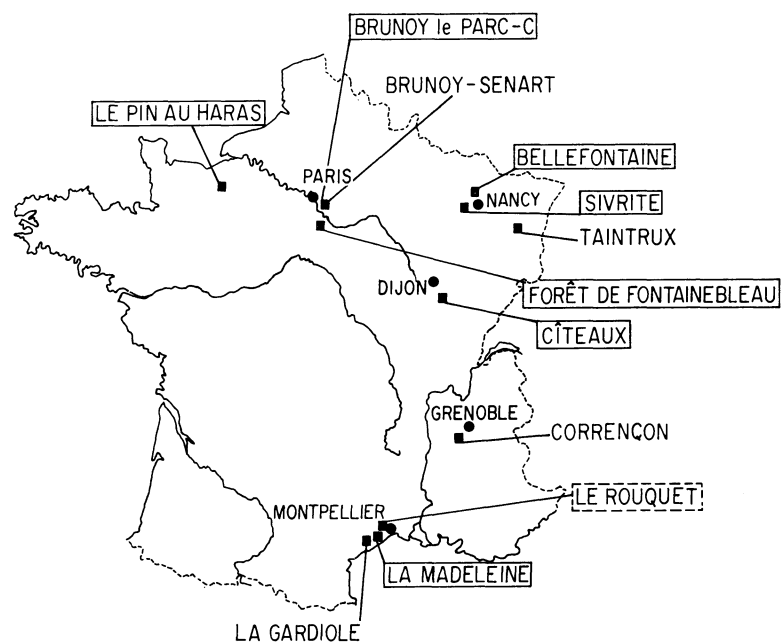


FIG. 1. — Implantation des études géodrilologiques françaises du P.B.I. Les stations d'études quantitatives sont encadrées.

IV. STATIONS ÉTUDIÉES

Un bilan général de la faune de France, morphologique, systématique, chorologique et mésologique, a été établi sur 1 400 sites (BOUCHÉ, 1972). C'est dans cet ensemble qu'a été conduite l'étude préliminaire des stations du P.B.I. (Fig. 1). L'interprétation détaillée des stations forestières (BOUCHÉ, F.L-I) a été limitée pour Brunoy-Sénart, Corrençon et Taintrux à la seule étude éco-faunistique. L'ensemble des 7 stations, ayant fait l'objet d'études stationnelles quantitatives, est présenté écologiquement au tableau I. Une huitième station, Le Rouquet, a été étudiée quantitativement mais les résultats obtenus (BOUCHÉ, F.L-I) sont trop partiels pour être utilisés ici.

Station I — *Bellefontaine* — bordure de la forêt de Haye. Champigneulle (Meurthe-et-Moselle). L'interprétation géodrilologique détaillée et la bibliographie générale sont données *in* Bouché (F.L-I).

TABLEAU I

Principales caractéristiques des stations

Stations	Organismes et Programmes	Plantes prépondérantes	Phytosociologie	pH	C/N	Textures	Types d'humus
I. Bellefontaine.....	C.N.R.S. (R.C.P.-40), P.B.I.	<i>Fagus sylvatica</i> <i>Mercurialis perennis</i>	?	7,4	12	limono-argileuse	mull actif
II. Borculo.....	I.N.R.A., P.B.I.	Prairie permanente	?	6	10	argileuse	« mull »
III. Brunoy.....	C.N.R.S. (R.C.P.-40), P.B.I.	<i>Carpinus betulus</i> <i>Mercurialis perennis</i>	associations du <i>Fraxino-carpinion</i>	8	12	limono-argileuse	mull très actif
IV. Cîteaux.....	I.N.R.A.	Prairie permanente	<i>Lolio-cynusoretum</i>	7,5	8,8	limoneuse	« mull »
V. La Madeleine.....	C.N.R.S. (R.C.P.-40, C.E.P.E.), P.B.I.	<i>Quercus ilex</i> <i>Hedera helix</i>	<i>Querceto-ilecetum galloprovinciale</i>	7,2	12	limono-argileuse	mull très actif
VI. La Tillaie.....	Fac. Orsay-C.N.R.S. (R.C.P.-165), P.B.I.	<i>Fagus sylvatica</i> (hétérogène)	3 associations	3,4 à 7,3 ¹	11,7 à 20 ¹	sableuse	mull-moder à mor ¹
VII. Sivrite-Picea.....	C.N.R.S. (R.C.P.-40), P.B.I.	<i>Picea excelsa</i> artificiel	?	5,1	?	limoneuse	« moder » à conifères

(1) Dans les zones prospectées pour les vers de terre.

Station II — *Borculo* — domaine expérimental de l'I.N.R.A., Le Pin-au-Haras (Orne). Les principales caractéristiques stationnelles sont décrites in Anonyme (1972 a).

Station III — *Brunoy-C* — station du laboratoire d'écologie générale du Muséum d'Histoire Naturelle. L'interprétation géodrilologique détaillée et la bibliographie générale sont données in BOUCHÉ (F. L.-I).

Station IV — *Cîteaux* — station située dans le domaine monastique de l'abbaye de Cîteaux, Saint-Nicolas-lès-Cîteaux (Côte-d'Or). Quelques informations stationnelles sont données in BOUCHÉ (1969); d'autres seront indiquées ultérieurement dans la série « Fonctions des lombriciens ».

Station V — *La Madeleine* — station forestière relique méditerranéenne, Villeneuve-lès-Maguelonne (Hérault). Les informations géodrilologiques détaillées et la bibliographie générale sont données in BOUCHÉ (F. L.-I).

Station VI — *La Tillaie* — réserve biologique de la forêt de Fontainebleau, Fontainebleau (Seine-et-Marne). Les informations écologiques sur cette station sont données in BOUCHON et coll. (1973).

Station VII — *Sivrite-Picea* — plantation artificielle de l'arboretum des Bares, Vandœuvre (Meurthe-et-Moselle). Les informations géodrilologiques et la bibliographie générale sont données in BOUCHÉ (F. L.-I).

Station VIII — *Le Rouquet* — station d'étude du Centre d'Études Phytosociologiques et Écologiques, Saint-Gely-du-Fesc (Hérault). Les informations géodrilologiques et la bibliographie générale sont données in BOUCHÉ (F. L.-I). En raison de son hétérogénéité, les résultats quantitatifs obtenus ne sont pas extrapolables à la totalité de la station (BOUCHÉ, F. L.-I).

V. MÉTHODES D'INTERPRÉTATION FONCTIONNELLE DES STATIONS

Tentative logique.

Les travaux réalisés au cours du P.B.I. ont transformé qualitativement et quantitativement le niveau de nos connaissances. Malheureusement, la synthèse de ces travaux, à peine ébauchée, ne pourra se faire que par étapes; chaque aspect progresse, par approximations successives, en s'appuyant sur d'autres données elles-mêmes constamment améliorées. Cette situation d'évolution rapide rend délicate la publication de résultats temporaires, chaque progression des approximations risquant d'interférer avec les précédentes et d'entraîner la confusion dans un domaine déjà fort complexe.

Nous devons donc, très clairement, classer les étapes de synthèses, justifier les possibilités et limites des concepts utilisés dans les estimations et dater chaque nouvelle approximation. Au risque d'être fastidieux, je tente ici une description des étapes de synthèse envisageables pour les lombriciens; ensuite, je donnerai au lecteur une vue du degré d'objectivité des résultats actuels.

A) Les sources actuelles d'informations.

- 1 - La morphologie des vers de terre.
- 2 - A partir d'individus contenus dans un prélevat aux cotes connues, les nombre et bioquantité observés d'un stade (cocon, larve, adulte, etc.), d'une espèce donnée, dans une station = *observation stadiale statique* (= au temps t).
- 3 - Les mesures de certaines fonctions établies en conditions artificielles (par exemple respirométrie au « Warburg »).
- 4 - Les mesures de certaines fonctions écologiques établies au terrain (*observations fonctionnelles*).

B) Les approximations directes.

Il est possible de déduire, à partir de 1, 2, 3 et 4, une série de faits par des opérations directes dont on peut et doit apprécier l'objectivité dans chaque cas :

- de 1 - 1.1 - *une classification taxonomique* à objectif phylétique qui est la référence normale des taxons considérés (espèces, variétés, etc.).
- 1.2 - *une classification écologique* en catégories écologiques permettant de référer les principaux rôles.
- de 2 - 2.1 - *une critique des techniques* de mesure (capture, pesée, etc.) distinguant celles qui sont les plus aptes à représenter le niveau du peuplement à un temps t mais aussi à fournir des informations complémentaires (paramètres des milieux, niveau d'activité des populations, etc.; cf. BOUCHÉ, F.L.-IV).
- 2.2 - en s'appuyant sur les meilleures techniques (2.1) des *coefficients de correction* réduisant les biais introduits par les méthodes les moins exactes.
- 2.3 - en s'appuyant sur des études sur aliquotes, des *coefficients de transformation* d'une bioquantité dans une autre (par exemple, transformer une biomasse en énergie "biochimique").
- 2.4 - en utilisant 2.2 et éventuellement 2.3, *une estimation stadiale statique* : importance relative des différents stades (appartenant à différentes espèces, à différentes catégories écologiques) cohabitant dans une station.
- 2.5 - *une estimation stadiale dynamique* si une série de mesures aux temps $t_1, t_2, t_3, \dots, t_i$, permet de déduire les générations et d'obtenir la dynamique des populations (par exemple, LAVELLE, 1971).
- de 4 - 4.1 - *une estimation fonctionnelle* grâce aux connaissances quantitatives acquises en 2.4 et 2.5.
- 4.2 - en utilisant 4.1 (et dans une certaine mesure 3), d'autres fonctions découlant de celles effectivement mesurées (*déduction fonctionnelle*).

C) Les extrapolations générales.

Les approximations directes donnent des connaissances objectives variables mais dont on peut chaque fois apprécier la qualité. Beaucoup plus subjectives sont les opérations qui fondent ces approximations directes dans une synthèse écologique « complète » : il y a ici un cumul d'incertitudes, une addition des erreurs. On peut pour les lombriciens reconnaître 4 types d'*extrapolations fonctionnelles* :

1 - Pour la population monospécifique d'une station, en combinant 2.4 ou 2.5 avec 4, 4.1, 4.2 et 3 (objectivité décroissante), on peut tenter une extrapolation fonctionnelle *monospécifique*.

2 - L'extrapolation 1 a été établie pour une population qui appartient à une catégorie écologique (cf. 1.2); cette propriété permet d'utiliser 1 totalement (ou partiellement) pour les autres populations appartenant totalement (ou partiellement) à la même catégorie écologique : il s'agit d'une extrapolation fonctionnelle *interstationnelle*.

3 - En combinant de multiples démarches des types 1 et 2, on peut espérer connaître toutes les fonctions essentielles des populations d'une station et aboutir ainsi à une *synthèse stationnelle*.

4 - La synthèse stationnelle, s'appuyant essentiellement sur les niveaux relatifs des catégories écologiques estimés soit statiquement (2.4) soit dynamiquement (2.5), ouvre la voie, sur la base d'un simple relevé quantitatif de peuplements, à une *diagnose écologique* permettant d'envisager de futures *prognoses économiques*.

Possibilités actuelles d'interprétation.

Les informations disponibles pour chaque station (mai 1973) sont résumées dans le tableau II. J'ai détaillé (BOUCHÉ, F.L.-I) les étapes de synthèse aboutissant

TABLEAU II

Les informations disponibles pour chaque station (mai 1973)

Stations	Informations initiales	Approximations directes
I. Bellefontaine.....	1, 2	11, 12
II. Borculo.....	1, 2 (4)	11, (12)
III. Brunoy-C.....	1, 2	11, 12
IV. Cîteaux.....	1, 2 (4)	11, 12, 21, 22, 24, 25
V. La Madeleine.....	1, 2	11, 11
VI. La Tillaie.....	1, 2	11, 12, 21
VII. Sivrite-Picea.....	1, 2	11, 12
VIII. Le Rouquet.....	1, 2 (4)	11, 12

aux estimations actuelles ; j'ai pu, en utilisant divers travaux, établir des *coefficients de transformation* (2.3) et des *synthèses stationnelles partielles*. Je n'y reviendrai pas ici, utilisant dans ce travail la même démarche et les mêmes coefficients.

Toutefois, les études de Borculo et de Cîteaux décrivent des phénomènes dynamiques des prélèvements t_1, t_2, \dots, t_i ayant été assurés sur une longue période, alors que dans les autres stations seules des *estimations stadiales statiques* (2.4) ont été effectuées en se plaçant dans les meilleures conditions de captures des animaux. J'admets ici, en première estimation pour Cîteaux et Borculo, que les meilleurs prélèvements sont ceux des mois de novembre à mai inclus (plus septembre et octobre 1968 à Borculo), ce qui n'est pas totalement satisfaisant, des différences sensibles existant en raison du climat plus continental à Cîteaux (cf. BOUCHÉ, F.L.-IV).

C'est donc sur la base des estimations stadiales statiques moyennes, qui nous permettent d'apprécier en période d'activité les niveaux et les proportions relatives des catégories écologiques, et en suivant les extrapolations 1 et 2, que je donnerai quelques aspects quantitatifs du rôle des lombriciens dans les stations du P.B.I.

Prélèvement et correction des données.

Les méthodes de prélèvements utilisées appartiennent à deux grands types :

- les procédés éthologiques qui font agir un agent physique ou chimique sur le sol entraînant une remontée partielle des vers de terre à la surface ;
- les procédés physiques qui débutent par un prélèvement de sol dont on extrait ensuite la faune par tris.

Dans toutes les stations, la même méthode a été utilisée : la capture éthologique par arrosage au *formol* (abréviation : *fo*) qui a été proposée comme standard du P.B.I. (SACHELL, 1970). De plus, dans la station IV (Cîteaux), une méthode physique de prélèvement de sol, à la *bêche* et jusqu'à — 60 cm, suivie d'un *lavage-tamisage* mécanisé (abréviation : *bl*) (Bouché et Beugnot, 1972) a été employée dans le but plus général de captures de données écologiques (BOUCHÉ, 1972).

(III et V) qui n'ont pratiquement pas d'épigés ; ces derniers ne peuvent se maintenir du fait de l'élimination très rapide de la litière par les anéciques qui représentent plus des 3/4 de la biomasse (*L. terrestris* L. se comporte alors comme un anécique : cf. § III). Ces deux stations sont sur des sols calcaires à

Dans les stations IV (Cîteaux) et VI (La Tillaie), une méthode intermédiaire, physico-éthologique, a été utilisée (action du formol suivie d'un prélèvement à la bêche sur — 20 cm et lavage-tamissage (abréviation : *fo, bl*)).

A Borculo (station II) un tri manuel a été effectué dans l'horizon superficiel avant la collecte au formol ; je considérerai ici les valeurs totales obtenues comme provenant d'une collecte *fo*.

La quantité d'informations disponibles, dépendant de l'échantillonnage, peut être globalement appréciée par le volume ou la surface totale des prélévats effectués qui varient en fonction des stations (tableau III).

TABLEAU III

Surfaces traitées par les méthodes éthologiques (*fo*) (1 m² = 2 prélévats) physico-éthologique (*fo, bl*) et physique (*bl*) (généralement 1 m² = 10 prélévats)

Stations	Méthode <i>fo</i>		Méthode <i>fo, bl</i>		Méthode <i>bl</i>	
	collecté m ²	utilisé ici m ²	collecté m ²	utilisé ici m ²	collecté m ²	utilisé ici m ²
I. Bellefontaine.....	18	18	—	—	—	—
II. Borculo.....	66	31,2	—	—	non estimé	non estimé
III. Brunoy-C.....	18	18	—	—	—	—
IV. Cîteaux.....	330	116	56,4*	23,2	51,9*	0
V. La Madeleine.....	16	8	—	—	—	—
VI. La Tillaie.....	10	10	1	1	—	—
VII. Sivrite-Picea.....	18	18	—	—	—	—
VIII. Le Rouquet.....	7	0	—	—	—	—

* Représentent en tout un volume de 20,825 m³.

J'ai montré (BOUCHÉ, 1969, 1969 a et 1970 a) que la méthode *fo*, initialement éprouvée par Satchell pour *Lumbricus terrestris* L., présentait des variations d'efficacité suivant les saisons et les espèces (en fait, les catégories écologiques = modes de vie donc sensibilité différenciée ; cf. BOUCHÉ, F.L.-I). Pour pallier cet inconvénient, j'ai effectué sur chaque station :

— un prélèvement ponctuel à la bêche afin d'établir une liste spécifique complète,

— une correction des données *fo* à partir de l'étude préliminaire de Cîteaux (1966-67) comparant les méthodes *fo* et *fo, bl* et établissant les coefficients de correction suivants (BOUCHÉ, F.L.-I) : épigés $\tau = 1,11$; épianéciques $\tau = 1,18$; anéciques $\tau = 2$; endogés $\tau = 2,5$. Ces coefficients, appliqués aux prélèvements *fo* de Cîteaux de la période 1968-1970, donnent les poids, tube digestif vide, sec et corrigé (pvsc), inférieur de 15 % à celui observé par la méthode *fo, bl* pendant la même période (*fo, bl* = 16,7 g pvsc/m² ; *fo* = 14,27 g pvsc/m²). Cette observation se confirme à la Tillaie (fig. 1). La méthode *fo, bl*, retenue ici comme « la meilleure », donne elle-même des valeurs par défaut ; des biomasses de 28,1 g pvsc/m² ont été notées à Cîteaux (méthode *bl*), ce qui correspond certainement à un haut niveau

bleau ?), soit d'un déséquilibre flore/faune résultant d'accidents anciens (glaciations : Bellefontaine) ou modernes (enrésinement : Sivrite-Picea). Malgré l'imperfection des moyens d'analyse et le caractère préliminaire de certaines interprétations, les résultats obtenus par un jugement fonctionnel s'appuyant sur les catégories écologiques ont formé, avec les autres éléments des écosystèmes considérés, une image cohérente.

Afin de concrétiser le rôle probable des lombriciens des diverses stations du P.B.I.-France, je me suis livré à des estimations (tableau V), en suivant une démarche de déduction fonctionnelle (cf. chap. V, 4.2), à partir d'informations bibliographiques. Je donne mes sources et la méthode suivie *in* BOUCHÉ (F. L.-I).

TABLEAU V

Extrapolations fonctionnelles (rôles directs) (e *fo* = estimée à partir des données de la méthode au formol ; o *fb* = observée par le procédé physico-éthologique)

Stations	Biomasses mg pvs/m ²	Inges- tions de mat. organi- que g/m ² /an	Rejets de terre kg/m ²	Produc- tions de tissus g ps/m ² / an	Azote méta- bolisée g/m ² /an	Oxygène respiré l/m ² /an	Énergie dissipée kcal/m ² / an
I. Bellefontaine....	12.131 e <i>fo</i>	157,7	16,6	6,06	3,03	36,4	173,5
II. Boreculo.....	19.854 e <i>fo</i>	258,1	27,2	8,93	4,96	59,6	283,9
III. Brunoy-C.....	26.033 e <i>fo</i>	338,4	35,7	13,02	6,51	78,1	372,3
IV. Citeaux.....	16.737 o <i>fb</i>	217,6	22,9	8,37	4,18	50,2	239,3
V. La Madeleine...	24.114 e <i>fo</i>	313,5	33,0	12,06	6,03	72,3	344,8
VI. La Tillaie.....	2.179 o <i>fb</i>	28,3	3,0	1,07	0,54	6,5	31,2
VII. Sivrite-Picea...	5.197 e <i>fo</i>	67,5	7,1	2,59	1,30	15,6	74,3

Il est probable qu'une meilleure maîtrise des gestions spéculatives et que l'introduction de génotypes adéquats pourraient, dans certains cas, élever le niveau biologique des sols et, corrélativement, en modifier le profil pédologique. L'accumulation de feuilles trop coriaces (Bellefontaine) ou l'excès d'humidité (Boreculo) pourraient vraisemblablement être supprimés ou réduits.

REMERCIEMENTS

On se rendra compte au tableau I de la variété des organismes de recherche concernés dans la réalisation du présent travail pour lequel j'ai collaboré avec de nombreux collègues de diverses disciplines qu'il est impossible de remercier nominativement. Ma gratitude va donc aux personnalités qui ont appuyé mes recherches et aux collègues qui m'ont aidé par leur collaboration et leurs critiques. Ce travail d'écologie serait impensable sans l'esprit qui nous a réunis.

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE BIOLOGIE DU SOL

lombriciens jouent un rôle essentiel (biomasse > 12 g pvs/m²) et 2 stations a « moder » où leur fonction est plus modeste (biomasse < 6 g pvs/m²) (fig. 2).

L'étude des pourcentages relatifs des catégories écologiques (tableau IV) fait ressortir, dans le groupe des mulls, deux stations forestières très actives

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE BIOLOGIE DU SOL

RÉSUMÉ

La première comparaison synthétique quantitative des stations françaises du P.B.I. est présentée. Elle s'appuie sur l'étude des biomasses de diverses catégories écologiques (brièvement décrites) dont l'importance en tant qu'outil d'analyse fonctionnelle et de synthèse interdisciplinaire est soulignée.

Les diverses fonctions des lombriciens dans les écosystèmes considérés font ressortir que :

- Les peuplements sont normalement compris entre 1 et 2 tonnes/poids vif/hectare (mulls) (stations I à IV), mais diminuent fortement dans les moders (stations VI et VII).
- Un ordre de compétition entre consommateurs de litière existe : anéciques > épianéciques > straminicoles ; c'est l'existence de facteurs limitant le premier type (et le deuxième) qui favorise le (les deux) dernier(s). Les mulls sont caractérisés par la dominance des deux premières catégories (75 % de la biomasse).
- La végétation, par sa nature, sa complexité et son histoire, se reflète dans la faune lombricienne ; il y a, en général, une bonne corrélation entre les types, de production végétale et les lombriciens (consommateurs saprolytiques). Néanmoins, l'influence des glaciations de l'ère Quaternaire et certaines actions humaines (enrésinement) se traduisent par une inadéquation entre la faune et la litière (migrations lombriciennes insuffisantes).

La faune lombricienne actuelle, tant qualitativement que quantitativement, illustre des phénomènes paléontologiques, anthropiques et pédoclimatiques ; elle s'ajuste, dans les limites fonctionnelles des espèces présentes, au complexe sol-végétation et constitue ainsi un moyen d'appréciation de l'état d'un milieu.

Un essai d'estimation du rôle des lombriciens est enfin tenté pour l'ingestion végétale, le brassage du sol, la production tissulaire, le métabolisme de l'azote et de l'oxygène et la dégradation de l'énergie.

SUMMARY

The first comprehensive quantitative comparison of the French stations working for the I.B.P. is presented here. It is based upon the study of the biomasses of different biological types (briefly described) with special stress laid on their importance as a means for functional analysis and interdisciplinary synthesis.

The various functions of earthworms in the studied ecosystems show that:

- the populations reach normally 1 to 2 tons live weight/hectare (mulls) (stations I to V), but greatly decrease in moders (stations VI to VII).
- the competition between litter feeders take place in a given order: anecic > epianecic > leaf mould earthworms; when factors limiting for the first (and second) type prevail, they have a favourable effect on the (two) later. In mulls, the first two categories are dominant (75 % of the biomass).
- the nature, complexity and history of the vegetation are expressed in the earthworm fauna; the types of vegetation are generally in good correlation with the earthworms (saprolytic feeders). However, the effects of glaciation during the quaternary era and some influences of man (resinification) appear in the inadequateness between fauna and litter (insufficient migrations of earthworms).

The present earthworm fauna, qualitatively and also quantitatively speaking, illustrates paleontological, anthropological and pedoclimatic processes; this fauna is adjusted — within the functional limits of the existing species — to the soil-vegetation system and thus provides the means for determining the state of a given ecosystem.

Finally, an attempt was made to estimate the part played by earthworms in litter ingestion, in stirring up of soil, in tissular production, in nitrogen and oxygen metabolism and energy consumption.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANONYME, 1972. — Programme Biologique International. Compte rendu d'activité de la participation française. Ed. comité français du P.B.I., 1-133.
- ANONYME, 1972 a — Productivité en prairie permanente pâturée ; projet du Haras du Pin (P.B.I./P.T.). *Ed. lab. zool., I.N.R.A.*, Rouen, document multigraphié : 1-99.
- BALUEV (V. K.), 1950. — Dozdevye červi osnov nyk počvennyh raznostej Ivanovskoj oblasti (les lombriciens, cause des différences pédologiques dans la région d'Ivanovskoj). *Počvovedenie*, 4, 4: 219-227.
- BORNEBUSCH (C. H.), 1930 (1931). — The fauna of forest soil. *Pet. Forsttjige Forsogsvasen*, 11: 1-158.
- BOUCHÉ (M. B.), 1969. — Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de Lombricidés. *Pedobiologia*, 9, 1/2: 26-34.
- BOUCHÉ (M. B.), 1969 a. — L'échantillonnage des peuplements d'oligochètes terricoles. *In* LAMOTTE et BOURLIÈRE « Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres ». *Éd. Masson et C^{ie}*, Paris : 273-287.
- BOUCHÉ (M. B.), 1970. — Observations sur les Lombricidés (3^e série : VII, VIII, IX). VII. Une adaptation écologique à la vie amphibie : la respiration caudale aquatique. *Rev. écol. biol. sol*, 7, 4: 533-547.
- BOUCHÉ (M. B.), 1970 a. — *In* « Discussion générale sur les études présentées par J. E. SATCHELL et P. J. BOLTON ». *In* J. PHILLIPSON « Méthodes d'étude de l'écologie du sol ». *Éd. U.N.E.S.C.O.*, Paris : 275-276.
- BOUCHÉ (M. P.), 1971. — Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. *In* PESSON « La vie dans les sols ». *Éd. Gauthier-Villars*, Paris : 187-209.
- BOUCHÉ (M. B.), 1972. — Lombriciens de France. Écologie et systématique. *Éd. I.N.R.A., Ann. zool.-écol. anim.*, numéro spécial 72-2: 1-671.
- BOUCHÉ (M. B.), 1972. — Répartition des vers de terre appréciée par le rapport carbone/azote dans les types d'humus en France. *In* C. R. IV Colloquium Pedobiologiae, Dijon, septembre 1970. *Éd. I.N.R.A., Ann. zool.-écol. anim.*, 71-7, 481-492.
- BOUCHÉ (M. B.), 1972 b. — 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.
- BOUCHÉ (M. B.), (F. L.-I). — Fonctions des lombriciens. I. Recherches françaises et résultats de la R.C.P.-140. Série des monographies de la R.C.P.-40 (sous presse).

- BOUCHÉ (M. B.) et KRETZSCHMAR (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*, **11**, 1: 127-139.
- BOUCHÉ (M. B.), (F. L.-IV). — Fonctions des lombriciens. IV. Corrections et utilisations des distorsions causées par les méthodes de capture. *C. R. V^e coll. int. zool. sol*, Prague, septembre 1973 (sous presse).
- BOUCHÉ (M. B.), (F. L.-V). — Fonctions des lombriciens. V. Essais de codification des approximations successives. *C. R. V^e coll. int. zool. sol*, Prague, septembre 1973 (sous presse).
- BOUCHÉ (M. B.) et BEUGNOT (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.
- BOUCHON (J.), FAILLE (A.), LEMÉE (G.), ROBIN (A.-M.) et SCHMITT (A.), 1973. — Cartes et notices des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau. *Éd. lab. écol. vég., univ. Paris XI, centre d'Orsay* : 1-12 (3 cartes).
- DARWIN (C.), 1837. — On the formation of the mould. *Proc. geol. soc. London*, **5**: 505-509.
- DARWIN (C.), 1881. — The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits. *Ed. John Murray and Co., London* : 1-326.
- DI CASTRI (F.), 1970. — Les grands problèmes qui se posent aux écologistes pour l'étude des écosystèmes du sol. In J. PHILLIPSON « Méthodes d'étude de l'écologie du sol ». *Éd. U.N.E.S.C.O.*, Paris : 15-31.
- DIMO (N. A.), 1938. — Zemlianye červi v počvakh Sredenei Azii (les vers de terre dans l'Asie Centrale). *Počvovedenie*, **4**: 494-526.
- DREIDAX (L.), 1931. — Untersuchungen über die Bedeutung der Regenwürmer für Pflanzenbau. *Arch. f. Pflanzenbau*, **7**: 413-467.
- GHILAROV (M. S.), 1971. — Invertebrates which destroy the forest litter and ways to raise their activity. In P. DUVIGNAUD « Productivité des écosystèmes forestiers. *Éd. U.N.E.S.C.O.*, Paris : 433-442.
- GODRON et coll., 1968. — Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. *Éd. C.N.R.S.*, Paris : 1-292.
- GRANDEAU (L.), 1900. — La couverture des forêts et le rôle des vers de terre. *J. agric. prat.*, Paris, **1**: 778-780.
- HENRY (M. E.), 1900. — In GRANDEAU, 1900.
- HENSEN (V.), 1877. — Die Tätigkeit des Regenwurms (*Lumbricus terrestris* L.) für die Fruchtbarkeit des Erdbodens. *Zeitschrift f. wiss. Zool.*, **28**: 354-364.
- KÜHNELT (W.), 1969. — Écologie générale concernant particulièrement le règne animal. *Éd. Masson et C^{ie}*, Paris, 1-359.
- LAVELLE (P.), 1971. — Recherches sur la démographie d'un ver de terre d'Afrique; *Millsonia anomala* Omodeo. *Bull. soc. écol.*, **2** (4): 302-312.
- LEE (K. E.), 1959. — The earthworm fauna of New-Zealand. *N. dept. sci. indust. res.*, **130**: 1-486.
- LEMÉE (G.), 1967. — Précis de biogéographie. *Éd. Masson et C^{ie}*, Paris, 1-357.
- LINDQUIST (B.), 1941. — Undersökningar över några skandinaviska dagmaskarters betydelse för lövförnans omvandling och för mulljordens struktur i svensk Skogsmark. *Svenska Skogsvardsför. Tidsk.* : 179-242.
- MÜLLER (P. E.), 1878. — Studier ovec Skovjord. I : Om Bøgemild of Bøgemor paa Sand og Ler. *Tidsskrift for Skovbrug*, **3**, (1879) (cité in BORNEBUSCH, 1930).

- ROSA (D.). — In WILCKE, 1953.
- SACCHI (C.F.) et TESTARD (P.), 1971. — Écologie animale, organismes et milieu. *Éd. Douin*, Paris, 1-480.
- SATCHELL (J.E.), 1970. — Measuring population and energy flow in earthworms. In J. PHILLIPSON « Méthodes d'étude de l'écologie du sol ». *Éd. U.N.E.S.C.O.*, Paris, 261-267.
- SAVIGNY (J.C.), 1826. — In CUVIER « Analyse des trav. acad. roy. sci. pendant l'année 1821, partie physique ». *Mem. acad. roy. sci. inst. Fr.*, 5: 176-184.
- STÖCKLI (A.), 1928. — Studien über den Einfluss des Regenwurmes auf Beschaffenheit des Bodens. *Landwirtschaftl. Jahrb. Schweiz.*, 42: 1-121.
- TÉTRY (A.), 1938. — Contribution à l'étude de la faune de l'Est de la France (Lorraine). Thèse, Nancy, 1-453.
- WILCKE (D.E.), 1953. — Ueber die vertikale Verteilung der Lumbriciden im Boden. *Zeitschr. Morphol. Oekol. Tiere*, 41: 372-385.
- WOLLNY (E.), 1890. — Untersuchungen über die Beeinflussung der Fruchtbarkeit der Ackerkrume durch die Thätigkeit der Regenwürmer. *Forsch. auf d. Gebie. d. Agrikult. Physik*, 13: 381-395.
- WRIGHT (M.A.), 1972. — Factors governing ingestion by the earthworm *Lumbricus terrestris* (L.), with special reference to apple leaves. *Ann. appl. biol.*, 70: 175-188.