

REAL: UN MODELE DU ROLE ECOLOGIQUE ET AGRONOMIQUE DES LOMBRICIENS

M. B. Bouché et A. Kretzschmar

Abstract

REAL: a model of the ecological and agronomical role of the earthworms: REAL is a model of earthworm functions designed simultaneously with needed technics for estimations of ecological parameters. This compartment model includes classical element fluxes but also mechanical soil movements with their structural and microbial consequences. REAL could be used for various species or ecological categories of earthworms. REAL is appropriate for different localities. REAL is a tool for synthesis and could be a submodel of more general models. REAL deals with ecosystem analysis, study of nutrient fluxes or pollutants (radionucleids, pesticides, heavy metals, etc.) and economical estimations of agricultural techniques.

Introduction

Que l'on considère académiquement leur rôle dans les écosystèmes, agronomiquement le labour biologique et la fertilité ou technologiquement les estimations d'impact sur l'environnement (déchets des villes, pesticides, radionucléides, etc.), il est nécessaire de tenir compte des lombriciens. Leurs activités métabolique (biomasse de 1 à 3 t pvh ha^{-1}) et mécanique (transit intestinal de 100 à 300 t ps ha^{-1} de sol; 4000 km ha^{-1} de galeries) rendent impossible d'éliminer a priori le facteur lombricien des bilans écologiques, techniques et économiques. Cette importance des lombriciens se retrouve dans presque tous les milieux terrestres émergés à climat tempéré et, dans une moindre mesure, méditerranéen et tropical. Toute étude d'écosystèmes ou de modification de ce système sous l'effet d'une action humaine conduit logiquement à mesurer les principales composantes en cause; plantes, microorganismes et lombriciens constituant, et de très loin, les trois biomasses dominantes de ces milieux, les analyses de systèmes doivent donc considérer au moins ces trois composantes biologiques.

Aucune étude actuellement ne peut embrasser simultanément les plantes, la microflore et les lombriciens. Il est donc essentiel, en raison du besoin général, de concevoir un sous-modèle intégrable dans tout modèle d'écosystème naturel ou modifié, c'est-à-dire transposable à toute station. C'est l'une des motivations de l'élaboration de REAL.

Les modèles d'écosystème doivent refléter les propriétés essentielles, fort différentes, des trois principales composantes biologiques et s'appuyer sur des données écologiques réelles. Sinon l'incertitude pesant sur nos interprétations est considérable (voir par exemple Bouché, 1977b).

Pour les lombriciens, outre les propriétés physiologiques "classiques", il est essentiel de tenir compte de leurs mouvements par rapport au milieu (déplacements, transit et brassage-concassage intestinal). C'est pourquoi nous considérerons dans REAL (Fig. 1) trois niveaux:

CONTRIBUTION OF MATHEMATICAL MODELS IN THE STUDY OF SOIL ORGANISMS. INTRODUCTORY REMARKS

P. Berthet

The simulation model constitutes a very powerful tool in the study of population dynamics, mainly because it obliges us to clarify our ideas.

In order to build up a model, we have to carefully specify the questions to be answered, the data needed and the relations interconnecting the variables. It is in this very necessity of spelling out the parameters of the system that the interest of the approach lies.

Moreover, modeling obliges us to formulate an unifying concept which should take into account all knowledge extracted from the literature as well as from preceding experience; it compels the biologist to sit down at the same table with the meteorologist, the physicist, the mathematician and the programmer.

Finally, once the model is built up, it can be studied to see whether it exhibits sensitivities. Thus, one may conclude that more precise information about some specific biological process is required for understanding the dynamics of the population; the study of the behaviour of the model will bring new insights into complex dependences.

In this section, starting at a very general and conceptual level, M. Bouche's paper will show the necessity of interconnecting all the processes that work together and that have to be considered when one wishes to study the role of the lumbricids in the ecosystem. H.W. Hunt's paper proposes a fairly general model for nitrogen and phosphorus transfers by bacteria in soil.

At the population level the paper by P. Lavelle & J. A. Meyer presents an interesting model for understanding the dynamics of some earthworm populations and the paper by R. J. Rennie & E. L. Schmidt exposes a very elegant approach of the study of competition between two species of *Nitrobacter*.

At a more technical level, the paper by C. Gregoire-Wibo & R. M. Snider shows all the advantages that could be gained in the study of the intrinsic rate of increase of a population by use of matrix formulation.

Another aspect of simulation studies is provided by Monte Carlo methods that are used for statistical purposes when analytical approaches present inextricable difficulties. This will be illustrated in a paper by D. Stevens, P. Berthet & E. Feytmans about the study of the behaviour of association indices.

It is expected that the organization of a session on simulation models will promote the development of this new approach that looks extremely promising in many different fields.

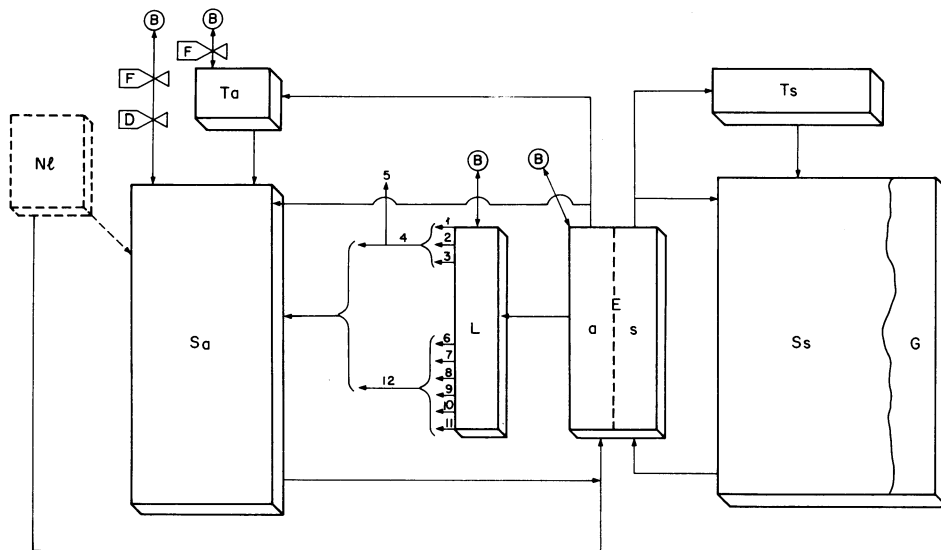


Figure 1. Diagramme de REAL. Compartiments: E = ententère (contenu du tube digestif), G = galeries, L = lombriciens, Nl = nécromasse en litière récente, S = sol, T = turricules. Flux: 1 = cadavres, 2 = amputats, 3 = enveloppes de cocons, 4 = élimination, 5 = élimination prélevée des prédateurs aériens (oiseaux), 6 = excrétion ammoniacale intestinale, 7 = excrétion intestinale d'urée, 8 = excrétion ammoniacale cutanée, 9 = excrétion cutanée d'urée, 10 = excrétion de mucus, 11 = excrétion de CaCO_3 , 12 = excréments. Valves régulant les flux: D = effet drilosphère, F = effect turricule. Balance entrée-sortie: B.

- Niveau 1: le métabolisme *in situ*
- Niveau 2: le travail mécanique (mouvements relatifs lombriciens/milieu)
- Niveau 3: les conséquences de 1 et 2 sur la biocénose et son fonctionnement.

Niveau 1: le compartiment lombricien

L'étude du compartiment lombricien L s'appuie sur une procédure technique d'acquisition d'informations au terrain sur le peuplement (Bouché, 1969, 1972a, 1972b) permettant une connaissance précise des populations (niveau, variations, état physiologique) et de leur démographie (natalité, mortalité, amputation-régénération). Les variations des populations lombriciennes peuvent donc être établies (variation de L) ainsi que l'élimination de tissus sous forme de cadavres entiers (1), d'amputats (2), d'enveloppes de cocons (3). L'estimation précise des amputats fait problème en raison de la complexité de l'interprétation des régénérats observés qui dépendent de mécanismes variés encore insuffisamment décrits (Saussey, 1966; Min Ja Song & Saussey, 1976). Les transferts (1) et (3) peuvent par contre être établis de façon précise, à condition de maîtriser l'information complexe obtenue sur le peuplement (Bouché & Gardner, en prép.) et d'effectuer une analyse démographique (en cours).

Une partie des éliminations totales (4) quitte le sol sous l'effet du prédatisme épigé (micromammifères, oiseaux) (5) mais sa quantification, encore exceptionnelle (Bengtson *et al.*, 1976), reste très largement à préciser.

L'ensemble des phénomènes écopysiologiques, respiration (métabolisme) et excrétion (12), est actuellement très mal connu. Seule l'extrapolation de données physio-

logiques de laboratoire, corrigées ou non, d'un Q_{10} et en fonction des classes de poids, est actuellement possible, surtout pour les échanges respiratoires, mais les évaluations obtenues pourraient être différentes d'un facteur 10 en raison du travail mécanique des animaux! Des problèmes particulièrement difficiles ont trait aux excréments intestinaux.

La quantification des émanations (L Sa + (5) + (B)) est donc actuellement particulièrement incertaine en raison des données métaboliques, alors que les éléments démographiques atteignent une bonne fiabilité: il s'agit de la carence technique actuelle la plus importante au Niveau 1.

Un bilan s'appuyant sur une connaissance de l'assimilation (EL), les variations de L (dL), la balance respiratoire et la sortie (4) pourrait permettre de tourner cette difficulté; malheureusement, l'assimilation est totalement inconnue, seules les différences de composition entre ingestat et égestat semblent possibles, mais celles-ci ne tiennent pas compte des excréments intestinaux (6), (7), (11), enzymes, etc., ni des pertes par activité microbiologique induite par le transit et par les hydrolyses que subit le sol avant prélèvement des échantillons d'analyses. Cette approche pourrait être tout au plus provisoire pour des groupes dont on connaît le choix alimentaire réel, en conditions réelles.

Niveau 2: l'activité mécanique

Il est essentiel que REAL reflète l'activité mécanique des lombriciens en raison de l'importance de ce phénomène fonctionnel dans les écosystèmes.

Les études ont donc été conduites depuis plusieurs années avec des techniques écologiques pour mesurer l'action mécanique des lombriciens. Ces estimations portent sur la quantité de terre travaillée par les lombriciens, sur la nature des éléments constitutifs du contenu du tube digestif (= endentère), enfin sur le système de galeries. Une étude de la production des turricules (féces déposées à la surface du sol) complète cette information.

Dans REAL, ces mouvements de matières ont été divisés en deux catégories:

1) Les éléments stables (s), c'est-à-dire constituant la trame non métabolisée, "constante" du milieu, tels les minéraux du squelette du sol.

2) Les éléments assimilables (a), c'est-à-dire les éléments susceptibles d'être assimilés.

Pour une surface et une profondeur données, il est possible de décrire les mécanismes de transfert des éléments "stables" comme une équation d'équilibre de quatre compartiments: le sol en place S_s , l'endentère E_s , les turricules (= féces de surface) T_s , et les galeries (= porosité résultante) G .

Pour 1 m^2 de surface, en considérant l'activité lombricienne négligeable en dessous de 1 m de profondeur, nous avons:

- en l'absence de lombriciens $S_{so} = 1 \text{ m}^3 \times d$ (d = densité du sol en place)

- en présence de lombriciens $S_s + E_s + T_s = S_{so}$ $G = (E_s + T_s)/d$.

L'estimation des équations de transfert peut être établie directement *in situ* pour les straminivores (épigés et anéciques). On peut établir S_s E_s par la mesure de la durée du transit intestinal (Kretzschmar, 1977) et la connaissance quantitative des constituants de l'endentère (Bouché & Kretzschmar, 1974). La mesure des dépôts de turricules de surface ($E_s T_s$) qui ne pose que des problèmes techniques de détails, a été également effectuée. $E_s S_s$ se calcule. La connaissance des variations de G permet le calcul de $T_s S_s$.

Pour les endogés, chez qui EsTs et TsSs sont normalement négligeables, la connaissance de SsEs est seule requise mais offre présentement des difficultés techniques. Un dispositif d'observation assez artificiel est actuellement nécessaire pour observer les quantités transitées; un contrôle de la validité des mesures par rapport aux conditions naturelles doit être possible pour s'assurer de la validité des résultats. Divers moyens peuvent alors être employés pour observer EsSs (sol structuré: Barley, 1959; Lavelle, 1975; ou sol radiomarké: Parle, 1963; Crossley *et al.*, 1971).

Dans REAL les éléments susceptibles d'entrer et de sortir du milieu (assimilables ou/et dégradables) sont considérés dans un compartimentage particulier qui est la réplique de celui des éléments stables. Il suffit théoriquement d'une connaissance des rapports a/s (assimilable/stable) (tel le taux de matière organique), pour connaître Ta, Sa, Ea. S'il est relativement facile d'estimer les compartiments, il est beaucoup plus difficile de mesurer les transferts. Ceux-ci dépendent en effet des balances entrée-sortie de carbone (surtout sortie: respiration), d'azote (fixation-perdes), etc. A ce niveau, nous nous efforçons d'apprécier les paramètres sur lesquels les lombriciens interviennent directement: incorporation de litière foliaire ou racinaire fraîche: NIEa, émanation endogée LSa et épigée (5) (voir Niveau 1) et processus métaboliques jouant sur les balances de L. Les autres balances de Ea, Ta, Sa sont celles de compartiments de sol dont l'activité biologique propre est modifiée par celle des lombriciens (Niveau 3).

Niveau 3: conséquences biocénotiques

Les activités métaboliques (Niveau 1) et mécaniques (Niveau 2) des lombriciens étant prises en compte par REAL, il devient possible de reporter sur cet ensemble les conséquences biocénotiques de l'activité lombricienne.

A ce niveau, REAL doit s'articuler avec d'autres modèles plus généraux décrivant tout ou partie de la biocénose où on l'applique.

Nous nous attachons actuellement à quantifier l'impact sur la vie microbienne au niveau de la drilosphère (parois des galeries) ou des turricules (fécès de surface), particulièrement pour les microorganismes du cycle du carbone et du cycle de l'azote (Loquet *et al.*, sous presse). Une attention particulière est attachée aux fixateurs hétérotrophes libres d'azote, rhizosphériques ou symbiotiques. Les échantillonnages directs sont possibles et ont montré des populations de fixateurs d'azote libres particulièrement concentrés dans la drilosphère (Bhatnagar, 1975), tandis qu'une active fixation était révélée au niveau des turricules indépendamment de nos recherches. L'objectif est donc de relier une estimation de l'impact des lombriciens, au niveau soit des fécès (F) soit de la drilosphère (D), aux activités biologiques.

Beaucoup d'autres processus (croissance racinaire, production végétale, évolution de la matière organique) devraient pouvoir être reliés à REAL lorsque des méthodes adéquates seront disponibles.

Usages de REAL. Discussion et conclusion

REAL constitue d'abord un modèle conceptuel de références interdisciplinaires permettant de traduire les relations entre sol, lombriciens et microorganismes.

REAL est aussi un plan de recherches permettant de dégager les priorités, notamment pour développer les techniques nécessaires à l'acquisition des données alimentant le

modèle. Nous disposons de méthodes écologiques pour estimer L et ses variations, les émanations, mais pas pour l'assimilation EaL, l'excrétion (12) et la respiration B de L. Nous avons les techniques pour mesurer *in situ* les phénomènes de transfert mécanique de sol pour les anéciques, tandis que pour les endogés une transposition dans des conditions plus artificielles semble encore indispensable.

REAL constitue donc un moyen de raccorder les divers phénomènes biologiques induits par les lombriciens aux paramètres de l'activité des populations. Dans la forme actuelle de REAL, ceci n'est abordé que pour les microorganismes (valves des flux des balances).

REAL se décompose en fait en sous-modèles, étroitement dépendants des techniques de mesures. Par exemple, le transfert SaEa + SsEs + NIEa est un phénomène complexe dépendant des durées de transit intestinal, des divers rythmes d'activité, de la catégorie écologique (voir Kretzschmar, 1977; Joannes & Kretzschmar, en prép.). Autre exemple, la balance B de Sa dépend de la valve drilosphère qui est elle-même dépendante de l'estimation de G, non seulement en terme de volume, mais surtout en terme de surface de sol limitant G. L'accumulation de nombreuses données acquises écologiquement modifie enfin la formalisation et la formulation des phénomènes par l'expérience concrète qu'elle donne. Aux estimations encore grossières auxquelles nous sommes parvenus (Tableau 1) se substitueront des ajustements par approximations successives. REAL ne s'appuie donc ni sur des concepts abstraits, ni sur des données imaginaires, ou paraécologiques, mais sur une élaboration constante de techniques adéquates.

REAL peut s'appliquer à toute espèce de lombriciens. En l'absence de données précises propres à une espèce, il est possible d'utiliser les mesures obtenues sur une autre espèce ayant un mode de vie très voisin, c'est-à-dire de catégorie écologique quasi identique (voir Bouché, 1977a). Les transpositions d'informations sont donc possibles dans une certaine mesure, sur une base logique.

REAL peut enfin s'appliquer à toute sorte de stations, la connaissance du niveau moyen des principales catégories écologiques est indispensable pour connaître l'importance relative des diverses fonctions remplies par les lombriciens. Il semble que, pour une même biomasse, l'activité biologique d'une même catégorie écologique soit identique en moyenne annuelle sous divers climats, les rythmes saisonniers variant suivant ces climats mais non la somme annuelle d'activité (Bouché, 1975). Si cette observation était confirmée, REAL pourrait être utilisé par transposition interstationnelle (en diverses situations) seulement sur la base du niveau des diverses catégories écologiques. Sinon des recherches sur les paramètres écologiques réglant l'activité des lombriciens seront encore nécessaires.

Grâce au concept de catégorie écologique, à la connaissance des niveaux de populations et des facteurs régulateurs d'activité, REAL peut donc être utilisé pour diverses espèces et à diverses stations, c'est-à-dire s'appliquer dans des cadres variés: analyse du fonctionnement d'écosystèmes; étude des conséquences de pratiques humaines modifiant le niveau des peuplements lombriciens; accumulation de polluants (radionucléides, pesticides, métaux lourds, etc.) dans les chaînes alimentaires; apport nutritionnel à la faune sauvage; etc.

REAL constitue donc un sous-modèle d'ensemble économique ou écologique plus important. Par exemple, son incorporation au modèle de fonctionnement des prairies (Gounot & Bouché, 1974) à la fois plus général (la prairie) et plus étroit (orienté sur les cycles C et N) peut se faire à l'aide d'un modèle intermédiaire des échanges du sol

Tableau 1. Quelques estimations préliminaires des paramètres observés à la prairie de Cîteaux (Côte d'Or, France).

Compartiment ou transfert	par m ² (1 m de profondeur)
L	18,87 g pvs (= 287,9 individus)
G	5 l
EsSs	au moins 6 kg an ⁻¹
EsTs + EaTa	6,65 kg an ⁻¹
EaLa	1671 kJ an ⁻¹ = 340 kcal an ⁻¹
(12) Excrétion	5,1 g N an ⁻¹ ; 8,1 g C an ⁻¹ ; 72 kcal an ⁻¹
(4) Elimination	2 g N an ⁻¹ ; 8,2 g C an ⁻¹ ; 102 kcal an ⁻¹
Respiration	0 g N an ⁻¹ ; 19,6 g C an ⁻¹ ; 226 kcal an ⁻¹

(S.S.S.P., en prép.).

REAL, enfin, constitue un modèle conceptuel qui, peu à peu, devient un moyen de simulation à partir de données écologiquement quantifiées. Sa quantification d'ensemble n'en est qu'à un stade grossier qui ne "mérite" pas encore des tests par simulation mais des sous-ensembles, telles la vitesse du transit de E, l'analyse des peuplements de L ou l'analyse démographique, en sont au stade de la simulation.

En conclusion, REAL est un modèle traduisant aussi bien les modifications fonctionnelles (flux) que structurales (biopores, profils, types d'humus) car toutes interviennent simultanément et ne peuvent, sur le plan de l'activité animale, être dissociées dans le fonctionnement des écosystèmes ou agrosystèmes. REAL est général, pour être utilisé sur la base de divers taxons ou/et catégories écologiques, et transposable à diverses situations (prairies, forêts, etc.). REAL peut être intégré dans des modèles synthétiques plus généraux. REAL s'appuie, enfin, sur un développement de techniques et simultanément une accumulation de données écologiques qui le rendent aussi concret (non utopique) que possible.

Remerciements

Ce travail a été réalisé dans le cadre des contrats D.G.R.S.T. "Modélisation des systèmes litère-sol" et "Analyse et modélisation d'écosystèmes prairiaux".

Références

- Barley, K.P. 1959. Earthworms and soil fertility. II. Consumption of soil and organic matter by the earthworms *Allobophora caliginosa* (Savigny). – Aust. J. agric. Res. 10: 179–185.
- Bengtson, S. A., Nilsson, A., Nordström, S. & Rundgren, S. 1976. Effects of bird predation on lumbricid populations. – Oikos 27: 9–12.
- Bhatnagar, T. 1975. Lombriciens et humification: un aspect nouveau de l'incorporation microbienne d'azote induite par les vers de terre. – In: Kilbertus *et al.* (eds.) Biodégradation et Humification, pp. 169–182. Sarreguemines, France: Pierron.
- Bouché, M. B. 1969. Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de Lombricidés. – Pedobiologia 9: 26–34.
- Bouché, M. B. 1972a. Contribution à l'approche méthodologique de l'étude des biocénoses. I. Vers l'analyse quantitative globale des prairies. – Ann. Zool. – Ecol. anim. 4: 529–536.
- Bouché, M. B. 1972b. Contribution à l'approche méthodologique de l'étude des biocénoses. II. L'extraction des macro-éléments du sol par lavage-tamassage. – Ann. Zool. – Ecol. anim. 4: 537–544.

- Bouché, M. B. 1975. Fonctions des lombriciens. IV. Corrections et utilisations des distorsions causées par les méthodes de capture. – In: Vaněk, J. (ed.) Progress in Soil Zoology, Proc. 5th Int. Coll. Soil Zool., pp. 571–582. The Hague: W. Junk and Prague: Academia.
- Bouché, M. B. 1977a. Stratégies lombriciennes. – In: Lohm, V. & Persson, T. (eds.) Soil Organisms as Components of Ecosystems, Proc 6th Int. Coll. Soil Zool., Ecol. Bull. (Stockholm) 25: 122–132.
- Bouché, M. B. 1977b. Ecologie et paraécologie: Peut-on apprécier le rôle de la faune dans les cycles biogéochimiques? – In: Lohm, U. & Persson, T. (eds.) Soil Organisms as Components of Ecosystems, Proc. 6th Int. Coll. Soil Zool., Ecol. Bull. (Stockholm) 25: 157–163.
- Bouché, M. B. & Gardner, R. H. en prép. Fonction des lombriciens. VII. Methodological bias on earthworm estimates.
- Bouché, M. B. & Kretzschmar, A. 1974. Fonction 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. Ecol. Biol. Sol 11: 127–139.
- Crossley, D. A., Reichle, D. E. & Edwards, C. A. 1971. Intake and turnover of radioactive cesium by earthworms (Lumbricidae). – Pedobiologia 11: 71–76.
- Gounot, J. & Bouché, M. B. 1974. Modélisation de l'écosystème prairial: objectifs et méthodes. – Bull. Ecol. 5: 309–338.
- Joannes, H. & Kretzschmar, A. en prép. Modélisation de la durée du transit intestinal appliqué au peuplement des lombriciens anéciques.
- Kretzschmar, A. 1977. Etude du transit intestinal des Lombriciens anéciques. II. Résultats et interprétation écologique. – In: Lohm, U. & Persson, T. (eds.) Soil Organisms as Components of Ecosystems, Proc 6th Int. Coll. Soil Zool., Ecol. Bull. (Stockholm) 25: 210–221.
- Lavelle, P. 1975. Consommation annuelle de terre par une population naturelle de vers de terre (*Millsonia anomala* Omodeo, *Acanthodrilidae*, *Oligochaeta*) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). – Rev. Ecol. Biol. Sol 12: 11–24.
- Loquet, M., Bouché, M. B., Bhatnagar, T. & Rouelle, J. sous presse. Essai d'estimation de l'influence écologique des lombriciens sur les microorganismes. Pedobiologia.
- Min Ja Song & Saussey, M. 1976. Etude de la régénération caudale chez *Nicodrilus giardi* (Ribaucourt) (Oligochète, Lumbricidae). Cas des vers de terre amputés à l'issue de la diapause estivale. – C. R. Acad. Sci. Paris 282: 389–391.
- Parle, J. N. 1963. Micro-organisms in the intestines of earthworms. – J. gen. Microbiol. 31: 1–11.
- Saussey, M. 1966. Relations entre la régénération caudale et la diapause chez *Allolobophora icterica* (Savigny) (Oligochète Lombricien). – C. R. Acad. Sci. Paris 263: 1092–1094.

DISCUSSION

Ph. Lebrun: J'ai l'impression qu'il s'agit plus d'un prototype expérimental bien conçu que d'un véritable modèle mathématique. Dans le cas contraire, pouvez-vous préciser quelques aspects concrets; comment seront formulées les équations, s'agit-il d'un modèle stochastique ou déterministe (éventuellement avec des sous-modèles)?

M. B. Bouché: Il s'agit d'un modèle conceptuel au stade actuel, c'est-à-dire d'un outil jouant le rôle de protocole et d'objet de critiques interdisciplinaire (zoologie, pédologie, microbiologie, actuellement). Il guide l'élaboration des techniques écologiques, pour compléter l'information nécessaire. Actuellement les données acquises permettent de travailler sur des sous-modèles de la vitesse de transits entre compartiments du sol (stochastiques) et de la démographie (déterministe). La forme que prendra le modèle au stade biomathématique ne nous a pas inquiétés, compte tenu de l'extrême difficulté technique à obtenir de bonnes données pour alimenter le modèle. Cette priorité, évidemment, changera.