70

EXEMPLAIRE RESERVÉ

Pedobiologia **20**, 197–211 (1980)

Zooécologie, faune du sol, Centre de Recherches Agronomiques I.N.R.A. Dijon

Objectifs, compartimentation et faisabilité du modèle R.E.A.L. (Rôle Ecologique et Agronomique des Lombriciens)

MARCEL B. BOUCHÉ

Avec une figure

(Accepté: 15. 05. 1979)

1. Introduction

Parler d'un modèle, quel qu'il soit, est une opération pleine d'embûches dans la mesure où le mot modèle désigne une infinité de pratiques, d'objectifs et de constructions conceptuelles. LEGAY (1973) a fait une analyse pertinente de cette variété des modèles. Il faut donc que le lecteur lise cet article sans y rechercher nécessairement une identité avec sa notion personnelle (ou sa pratique) des modèles.

R.E.A.L. s'est imposé comme une nécessité aux chercheurs écologues sur les lombriciens en France: il est le reflet partiel de nos concepts et objectifs et celui de l'état de l'art. Nous touchons là une autre difficulté du concept de modèle tel que nous le pratiquons; ce ne peut être une réalisation *per se* qui peut s'achever mais seulement un outil en continuelle évolution destiné à la synthèse et à la recherche. Cet article sur R.E.A.L. ne présente donc pas un travail achevé, des résultats au sens strict, mais répond à la nécessité de dire ce qu'est R.E.A.L. En dehors d'une brève note (BOUCHÉ & KRETZSCHMAR 1977), il n'y a pas en effet de référence dans la littérature scientifique permettant de connaître R.E.A.L.; ce modèle joue un rôle croissant dans nos activités de recherche, mais intervient aussi dans divers travaux de synthèse (CASIMIR, en prép.) Il a enfin atteint une certaine «stabilité» conceptuelle qui rend sa description possible.

Je m'efforcerai de définir d'abord les objectifs; ceux-ci sont suffisamment contraignants pour imposer en définitive la structure (compartiments, transferts) de R.E.A.L. La structure de R.E.A.L. étant décrite, j'énumérerai les techniques permettant une acquisition écologique de l'information nécessaire à l'estimation des compartiments et des transferts de R.E.A.L., d'abord du compartiment lombriciens, puis des mouvements de sol, enfin de l'«interface» avec les microorganismes.

2. Objectifs et compartimentation

2.1. Objectifs

Durant la dernière décennie, les connaissances sur les lombriciens en France ont pu s'appuyer sur l'établissement d'une faune générale en rapport avec les milieux (BOUCHÉ 1972) et sur le développement de techniques quantitatives d'estimation de ces peuplements dans diverses stations (BOUCHÉ 1975a). Ces aspects zoologiques ont été prolongés par des recherches sur leur rôle physique de brassage-aération du sol (travaux de A. KRETZSCHMAR) et leurs conséquences microbiologiques (travaux de M. LOQUET et de J. ROUELLE). Ces recherches étroitement interdépendantes permettent d'approcher une vision globale quantitative des divers rôles de cette faune. Ces connaissances sont aujourd'hui de plus en plus intégrables dans des systèmes écologiques (fondamentaux, tels des écosystèmes, ou appliqués, telles des chaînes de pollution) ou économiques, notamment agronomiques.

1) Communication présentée au Symposium sur les Oligochétes (Padova, 07.–10. 09. 1977).

R.E.A.L. vise donc à une synthèse aussi complète que possible du rôle des lombriciens; de ce point de vue, il constitue un outil de coordination des recherches; R.E.A.L. vise aussi à améliorer la disponibilité des informations synthétisées pour toute simulation de situation concrète ou pour jouer le rôle de sous-modèle dans des systèmes interprétatifs plus généraux. Pour atteindre ces objectifs, il fallait que R.E.A.L. satisfasse à trois conditions: qu'il soit (1°) faisable, c'est-à-dire organisé de sorte que les informations nécessaires à son élaboration puissent être acquises présentement ou dans un avenir prévisible; (2°) écologique, c'est-à-dire utilisant des données applicables aux conditions des champs, ce qui exclut beaucoup de mesures para-écologiques (Bouché 1977a) dont on ne sait la validité in situ; (3°) général, c'est-à-dire utilisable dans des situations concrètes variées (stations et espèces différentes) car il est hors de propos de limiter un tel travail à une situation particulière.

Ces trois conditions sont en fait très contraignantes car elles impliquent l'existence, ou la prévision d'existence (techniques nouvelles à mettre en oeuvre), de données correctes. Autant il y a pléthore d'études quelconques, au mieux indicatrices mais quantitativement inutilisables, autant il y a une très grande rareté de données sérieuses et souvent une absence de techniques convenables pour les mesures. Nous voyons ici que, même au niveau de sa conception, R.E.A.L. constitue un outil de réflexion conduisant à l'élaboration de nouvelles techniques d'acquisition d'informations: idéalement, a été considéré comme utopique, donc éliminé, tout compartiment mal défini, tout transfert non mesurable (En fait des progrès techniques prévisibles ont conduit à préjuger la validité de certains choix). Le traitement des données elles-mêmes constitue enfin un problème en soi mais il n'est pas considéré, comme dans beaucoup de modèles simulés sur ordinateur, indépendamment de la valeur réelle de ces données: il ne s'agit pas de simuler pour s'exercer à une technique informatique, il faut s'efforcer de mimer des phénomènes ayant quelques chances de se produire.

2.2. Compartimentation

On peut reconnaître dans R.E.A.L. trois «niveaux» (fig. 1):

(1) un compartiment «central», celui des lombriciens,

(2) une série de compartiments-sol modifiés par l'activité physique des lombriciens,

(3) un impact fonctionnel indirect des lombriciens sur l'activité biologique du sol et plus généralement de la biocénose. En l'état actuel, ce dernier niveau est surtout étudié à travers les modifications de flux (valves) résultant des variations d'activités microbiologiques jouant sur des «balances» (entrées, sorties) du niveau deux.

Chacun de ces trois niveaux fait appel à des techniques d'acquisition d'informations spécifiques et sera décrit dans les trois chapitres suivants. La structure adoptée dépend, comme nous l'avons déjà indiqué, des paramètres effectivement mesurables sur un plan écologique. Le compartiment lombriciens (voir la 2ème partie) est unique mais peut être subdivisé en éléments parallèles propres à chaque espèce, stade ou catégorie écologique. Il se caractérise essentiellement par une entrée, l'assimilation (y compris d'O_2), et une sortie, l'émanation (cf. Bouché 1978). Le compartiment comprend l'élaboration, mesurable par des techniques démographiques; il s'agit de la formation de nécromasse de tissus à partir de la biomasse lombricienne. Cette nécromasse se forme à partir d'enveloppes de cocons, de cadavres, d'amputats, et aboutit au compartiment Sa: celui de la nécromasse du sol. Toutefois, une part de cette nécromasse élaborée est prélevée par des prédateurs (oiseaux notamment) et quitte plus ou moins définitivement le sol.

Deux autres formes d'émanation existent à l'état moléculaire ou radiatif, ce sont l'excrétion (urée, ammoniaque, mucus, enzyme Co_3Ca, etc.) et la «respiration» (émission de CO_2 et d'énergie dégradée); leur mesure écologique, non encore effectuée, fait appel à des techniques d'écophysiologie en cours d'élaboration.

Au niveau deux, celui du sol, les compartiments de matières «assimilables» sont distingués des éléments «stables». Cet artifice permet de considérer un volume constant de sol «stable» (= ne quittant pas le système) brassé lors du transit intes tinal dans le contenu du

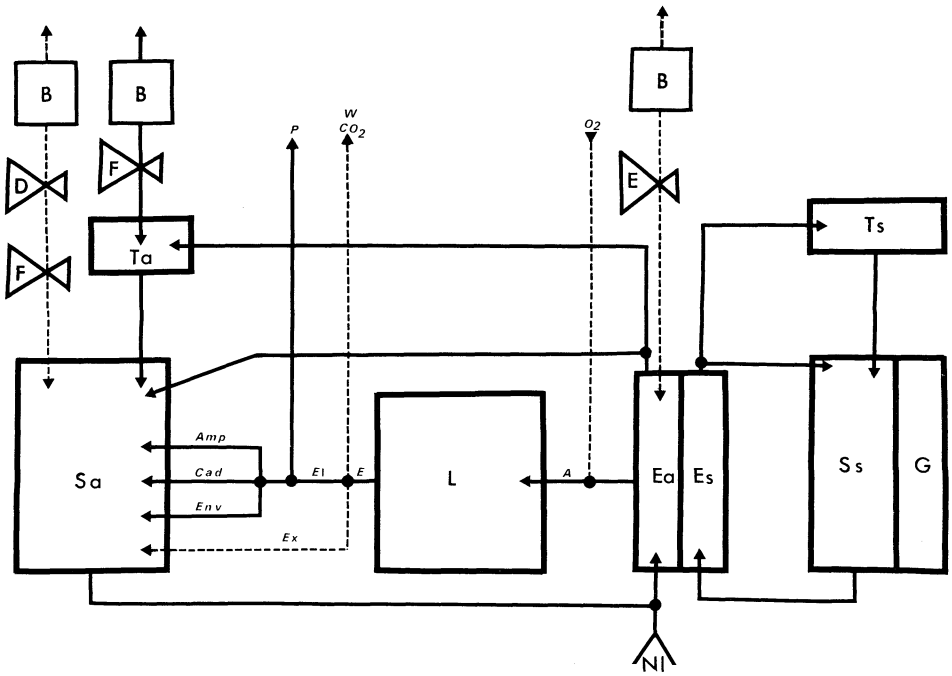

Fig. 1. Le modèle R.E.A.L. Compartiments: E = Endentère, G = Galeries, L = Lombriciens, S = Sol, T = Turricules; les indices a et s se réfèrent respectivement aux fractions assimilables et stables. Les transferts calculables (traits pleins) ou non (tirets) portent sur A = Assimilation, Amp = Amputats, Cad = Cadavres, E = Emanation, El = Elimination, Env = Enveloppes de cocons, Ex = Excrétion. Les transferts avec l'extérieur sont alimentés par la nécromasse de litière (Nl) et des entrées-sorties (balances = B). Ces balances sont régulées par des valves D = Drilosphère, F = Fèces, P = Exportation par prédation.

tube digestif (endentère = Es), puis rejeté en surface sous forme de turricules (Ts) ou directement dans le sol (Ss), cette activité conduisant à la formation de galeries (G). La connaissance du rapport des substrats assimilables (pratiquement la matière organique) permet de connaître le volume des compartiments «assimilables» correspondants (Ea, Ta, Sa); ces compartiments, sièges d'une activité biologique, sont susceptibles de pertes par lessivage, respiration, etc., ou de gain par fixation, apports, etc. Les flux entre des compartiments sont en cours d'étude, des techniques écologiques récentes permettent aujourd'hui une mesure de ceux-ci.

Le niveau trois concerne essentiellement l'activité microbiologique et enzymatique dont Ea, Ta, Sa, sont le siège. Le problème est de reconnaître la part de l'activité microbienne qui dépend de la stimulation biochimique émanée par le compartiment L ou de l'activité physique étudiée au niveau 2. Ceci conduit notamment à considérer particulièrement la microflore et sa dynamique dans la drilosphère (pourtour des galeries G), de l'endentère et des fèces. Des développements techniques permettent d'étudier certains processus, telle la fixation d'azote. Le caractère diffus et confus, faute de connaissances, de l'activité microbiologique dépendant des lombriciens ne facilite pas présentement une modélisation définitive; bien des processus hier ignorés, telle la drilosphère, apparaissent comme essentiels aujour d'hui et il est probable que nous serons conduits à ce niveau à prendre en compte des aspects encore trop méconnus, telles l'influence de la microflore sur l'assimilation de L ou des émanations de L sur la microflore, voireles relations avec les racines et la rhizosphère. Ce troisième niveau est également celui qui dépend le plus d'informations extérieures au modèle R.E.A.L. Il est traduit conceptuellement aujour d'hui surtout par des valves régulant les balances «entrées-sorties» des compartiments de sol «assimilable».

3. Estimation des paramètres intrinsèquement lombriciens

3.1. Généralités

R.E.A.L. a pour objectif de modéliser l'ensemble des fonctions assurées par les lombriciens (voir 1ère partie). Parmi des fonctions, on peut reconnaître celles qui dépendent intrinsèquement des lombriciens, c'est-à-dire de leur métabolisme (assimilation, excrétion, variation de leur biomasse, cadavérisation, etc.), de celles extrinsèques touchant à la modification du milieu (déplacement de sol, modification des mouvements des fluides ou de la fixation d'azote) qui sont abordées dans les chapitres 3 et 4. Les paramètres intrinsèques se traduisent en termes de modèle à compartiments par des modifications de volume du compartiment lombricien (L) et des flux d'entrée et de sortie de ce compartiment.

Précisions d'abord les limites du compartiment et, du coup, les lieux de passage des flux. Pour assurer cette définition, je m'appuierai sur la nomenclature donnée dans Bouché (sous presse) basée sur celle d'un «individu biochimique» ou métabolon ayant une somme d'entrées (gazeuse, radiative et moléculaire) ou assimilations, et de sorties (gazeuse, radiative, moléculaire et tissulaire) ou émanations.

Le compartiment lombriciens est la somme des métabolons appartenant à des individus taxonomiquement dépendant des oligochètes opisthopores. Ce compartiment peut être scindé en sous-compartiments propres à des espèces, des stades, des catégories écologiques ou à des habitants de certaines strates du sol. Ces divers sous-compartiments fonctionnent en parallèle car leurs échanges, de même nature, ne se font pas entre eux: chacun reproduit le compartiment général qui sera seul décrit ici; ils sont additifs.

L'étude des paramètres intrinsèques se fera d'abord par une description qualitative de ceux-ci, puis par un exposé des méthodes de quantification et de leurs limites actuelles.

3.2. Description qualitative (fig. 1)

3.2.1. Le compartiment L.

Le compartiment L est la somme des métabolons lombriciens du milieu considéré. L'ensemble des tissus d'un lombricien donné étant sous la régulation de son génome et les discontinuités fonctionnelles n'intervenant qu'entre individus ou tronçons d'individus, l'individu morphologique coïncide, chez le lombricien, avec le métabolon. Il est évident, mais ceci est souvent oublié, que le contenu du tube digestif est hors métabolon : c'est une portion particulière du milieu extérieur. La quantitication de L dépend de l'étude du peuplement de lombriciens existant (cf. § 3.1.).

Dans la pratique de R.E.A.L. deux approximations sont acceptées pour le compartiment L.

(1°) Les cocons sont, en toute rigueur, à l'exception des produits séminaux qu'ils reçoivent, des excrétions quittant le compartiment L; ces excrétions étant ensuite en partie assimilées par L lors du développement des embryons. Cette «boucle» d'éléments excrétés puis assimilés par L est négligée dans R.E.A.L., de même les produits excrétés mais qui ne seront pas réassimilés, telles les enveloppes de cocons; les cocons destinés à mourir ne sont considérés comme émanés respectivement qu'à l'éclosion ou à la mort des embryons. Tant que l'embryon est vivant, les cocons seront donc considérés comme des parties de L et les processus de leurs excrétion et assimilation comme des processus métaboliques de L.

(2°) Au sens strict, la partition physique d'un individu en n tronçons crée, à l'instant, n métabolons. Toutefois, il est établi que chez les lombriciens, et à de rares exceptions près (Gay-Coulomb 1976), au mieux un seul tronçon survivra et régénèra les parties amputées. On considérera donc comme morts, donc émanés, les tronçons condamnés à la décomposition. De même, les individus capturés par un prédateur seront considérés comme ayant quitté le compartiment L, qu'ils fussent morts ou vifs.

Nous devons maintenant considérer les entrées/sorties du compartiment L; celles-ci peuvent se faire de deux manières: par assimilation/émanation de chaque métabolon et par fusion/division de métabolons, c'est-à-dire par composition.

3.2.2. Composition

Le compartiment L peut se modifier quantitativement par migration à solde positif ou négatif de lombriciens hors de l'aire considérée pour le compartiment L. Dans ce qui suit, nous considérons ces soldes migratoires comme nuls (bien qu'éventuellement R.E.A.L. pourrait incorporer une fonction «migration»). D'autre part, R.E.A.L. étant utilisé à l'échelle du compartiment ou du sous-compartiment, les phénomènes de composition entre métabolons d'un même ensemble (uniquement échange et fusion de zygotes chez les lombriciens) seront négligés car ils ne modifient pas le «volume» de cet ensemble.

3.2.3. Assimilation

Est assimilé tout ce qui entre sous le contrôle biochimique du métabolon. Pour l'ensemble L, c'est donc la somme des assimilats. Ceux-ci sont très mal connus. Ils appartiennent à deux catégories: les éléments non énergétiques (oxygène, éléments minéraux) et les éléments bioénergétiques dont on croit savoir qu'ils sont surtout constitués de métabolites simples (acides aminés, oses, glycérides, etc.). Le flux d'oxygène dépend des échanges respiratoires; les autres assimilats appartiennent à l'assimilation nutritionelle. Nous sommes présentement très démunis pour l'étude directe du flux de ces éléments (cf. § 3.3).

3.2.4. Emanation

Les flux de sortie (émanation) sont rattachés classiquement à trois phénomènes: l'élaboration, libération de tissus dans le milieu; l'excrétion, libération de molécules plus ou moins dégradées (sauf gaz); la respiration, libération d'énergie radiative dégradée (chaleur et CO_2).

Chez les lombriciens, les émanations de tissus élaborés (= élaboration) sont représentées par des cadavres d'individus entiers (proies ou non), des amputats (autotomie, prédation partielle) et, en raison de l'artifice de définition de L (cf. § 3.1.), par des cocons morts et des enveloppes de cocons.

La cadavérisation se calcule à partir des données de l'étude de peuplements par l'analyse démographique qui permet de connaître les flux propres à la mortalité. En outre, l'observation des individus nous renseigne sur le taux d'amputation.

L'excrétion revêt des formes multiples. Elle libère des molécules non gazeuses et non associées à des tissus; certaines de ces molécules sont des déchets azotés (NH_4OH, urée) ou carbonés (CO_3Ca) du métabolisme et peuvent participer à l'équilibre ionique et à la respiration (CO_3Ca). D'autres sont des éléments de relation avec l'environnement (mucus, enzymes digestives, etc.) et souvent riches en énergie rapidement biodégradable. L'importance de l'excrétion sous forme de mucus semble considérable (El Duweini & Ghabbour 1971). L'excrétion azotée s'effectue à la fois par les néphridies, par les parois intestinales (Tellinghast 1967) et par la peau (mucus); elle porte sur des quantités élevées (100 à 200 kg/ha?) si l'on en croit les données para-écologiques. Le développement de techniques écologiques pour la mesure effective de ce paramètre est donc important (cf. § 3.3).

La «respiration» se traduit par une émanation de chaleur liée au catabolisme et est assez étroitement proportionnelle à une assimilation d'O_2 et à une émanation de CO_2. Sa mesure écologique relève, comme l'excrétion, de méthodes écophysiologiques de mesure des flux moléculaires; elle sera délicate car elle implique une meilleure connaissance de la physiologie fondamentale. Des phénomènes, telle l'excrétion de CO_3Ca, interfèrent avec ces mesures respiratoires; l'activité des glandes calciques qui semble liée au maintien de l'équilibre acide-base du sang (van Gansen 1963) ou encore à l'évacuation d'un excès de calcium (Piearce 1972) peut conduire à des QR «anormaux». La modélisation et la quantification des processus de respiration-excrétion impliqueront probablement une meilleure connaissance qualitative de la physiologie des lombriciens.

3.3. Méthodes de quantification

3.3.0. Note préliminaire

La quantification du compartiment L et de ses échanges avec le milieu fait appel à trois techniques complémentaires: l'analyse démographique quantitative, l'écophysiologie des transferts moléculaires et la mesure de l'activité, auxquelles il convient d'ajouter l'estimation de prédation pour connaître le devenir d'une partie de la cadavérisation.

3.3.1. *Analyse démographique quantitative*

L'analyse démographique des peuplements implique une connaissance, en fonction du temps, de l'évolution quantitative des différentes classes d'âges de chaque espèce. En pratique, ces classes d'âges sont inconnues, c'est pourquoi on y substitue pour les lombriciens les classes de poids et les stades. Les stades sont classiquement les cocons, les enveloppes de cocons, les larves, les subadultes et les adultes. L'étude des cocons permet de connaître le recrutement (Bouché 1977b, fig. 4), l'apparition des enveloppes, les périodes d'éclosion; les mortalités se déduisent de l'extinction progressive des cohortes de postembryons (Lavelle 1971; Bouché 1977), si les diverses générations restent pondéralement distinctes, c'est-à-dire ne se chevauchent pas. Si les générations se chevauchent, il est nécessaire de les distinquer par des méthodes de marquage.

Toutes ces études impliquent des estimations quantitatives non biaisées et assez fréquentes pour suivre chronologiquement les cohortes. La capture non biaisée des lombriciens implique une méthode indépendante du comportement ou de l'état physiologique de ceux-ci, ce qui exclut les procédés nécessitant un déplacement de la faune (les cocons ou animaux léthargiques sont inertes) ou un tri manuel de sol qui entraîne des pertes systématiques des petites formes, des espèces à mucus, etc. (Satchell 1969; Bouché 1969). C'est pourquoi une technique de lavage-tamisage automatique a dû être développée (Bouché & Beugnot 1972). L'automatisme est indispensable si l'on veut disposer à chaque date de sous-échantillons suffisants. Cette méthode oblige au dénombrement d'individus plus ou moins tronqués lors du prélèvement d'un volume connu de sol. Le dénombrement porte sur tout individu possédant une tête, les autres tronçons n'intervenant que pour la biomasse. Les têtes enfin doivent être attribuées à des espèces, stades et classes de poids si possible directement par identification, sinon indirectement par proration par rapport aux identifiés de la même date. Encore cette dernière opération entraîne-t-elle des «pertes» (proration impossible) qui doivent être corrigées. Nous arrivons donc à une gestion de l'information particulièrement lourde mais indispensable si l'on veut travailler sur échantillons non biaisés d'un peuplement réel (Bouché & Gardner en prép.). En conséquence, R.E.A.L. a nécessité le développement de techniques d'extraction totale des lombriciens à partir d'un prélevat, puis des méthodes de correction des artéfacts provenant de l'isolement du prélevat et des limitations d'identification. Ces étapes techniques sont des préalables à l'analyse démographique et à l'estimation des flux par cadavérisation.

Ces paramètres de cadavérisation (élaboration) nécessitent aussi de connaître le taux d'amputation et la vitesse de régénération des amputés. Le taux d'amputation peut en principe se reconnaître à partir des animaux montrant un régénérat, mais la reconnaissance des régénérats n'est pas toujours facile, une confusion pouvant provenir des segments additionnés par croissance métamérique postembryonnaire (Saussey 1973). Ce paramètre amputation pourra donc être la source d'erreurs, mais des travaux récents (Min Ja Song 1977) indiquent la possibilité de distinguer ces deux types de «régénérats».

Toutes ces études sont nécessaires pour connaître L et les flux liés à la cadavérisation lors de la construction de R.E.A.L. Toutefois, l'utilisation de R.E.A.L. ne requiert pas une estimation de population aussi précise. Il est possible, pour certaines estimations écologiques, d'extrapoler R.E.A.L. à partir de la connaissance du niveau des sous-compartiments L définis par des catégories écologiques (cf. chap. 6). Ces niveaux peuvent alors être estimés par des approximations successives (Bouché 1975b) de données obtenues à partir de méthodes de capture commodes mais peu efficaces dont les résultats peuvent être corrigés (Bouché 1975c).

3.3.2. *Mesures des transferts moléculaires*

La connaissance du niveau de L, des variations de biomasse et de la cadavérisation, voici ce qu'apporte l'analyse démographique; mais les flux liés à l'assimilation et aux émanations moléculaires (excrétion, respiration) sont présentement non quantifiés par des méthodes écologiques. Ceci tient en partie au fait que l'on s'est contenté d'extrapoler, sans aucune sécurité, des données physiologiques (respirométrie et mesure de l'excrétion) obtenues en conditions artificielles. Ces données para-écologiques (Bouché 1977a) donnent alors l'illusion d'une connaissance qui reste cependant à établir: c'est différer le progrès en masquant notre ignorance.

Etablir ces flux est, chez les lombriciens, très difficile et nécessite des techniques nouvelles. Il est en effet impossible d'établir un bilan à partir de données acquises au laboratoire en raison des variations inconnues de comportement des animaux, en raison de notre incapacité à reconstituer un sol avec toutes ses propriétés et de l'impossibilité d'extrapoler logiquement de tels résultats au terrain. L'assimilation ne peut se déduire d'un bilan des ingestats-égestats car le sol de l'endentère est le lieu d'une activité microbiologique déséquilibrée, assez intense; ce sol reçoit certains excrétats et fournit des assimilats. Ces excrétats ne sont que partiellement et souvent récemment connus de sorte que, même conceptuellement, il est difficile d'établir actuellement un bilan ingestats-égestats. L'analyse elle-même des ingestats et égestats est difficile dans la mesure où il est très délicat d'isoler un véritable ingestat avant ingestion (le choix alimentaire nous échappant) et un égestat juste après défécation. Il y a ici un décalage entre l'objectif théorique et la possibilité pratique.

Les données ayant trait au catabolisme respiratoire sont toutes des extrapolations simplistes de données obtenues par respirométrie qui négligent entre autres les effets du travail musculaire, de la

diapause, des perturbations en respiromètre, etc. Quant aux données propres à l'excrétion, elles ne sont pour l'instant que des données indicatives obtenues en conditions trop particulières pour être utilisées au champ (EL-DUWEINI & GHABBOUR 1971) ... ces travaux montrent cependant l'importance quantitative du phénomène.

Pour R.E.A.L., l'estimation de tels flux est possible grâce au développement d'une série de techniques permettant de suivre, in situ, la perte progressive d'éléments marqués (C^{14}, N^{15}, ...) à partir d'animaux aux conditions initiales connues. Cette perte permet par un calcul approprié d'établir les vitesses des flux d'émanation moléculaire (excrétion + respiration) et, connaissant la variation de biomasse, l'assimilation de l'élement marqué (travaux de G. FERRIÈRE).

La mise au point d'une telle procédure est en cours; elle devrait permettre un bilan des flux des éléments chimiques importants dans de bonnes conditions écologiques. Beaucoup d'excrétats (mucus par exemple) étant très rapidement métabolisables par les microorganismes il est impossible, semble-t-il, de déduire directement le rapport excrétion/respiration. Cette fraction d'excrétats labiles peut jouer un rôle explicatif important dans le développement d'une fraction des microorganismes de la drilosphère (cf. chap. 4); son appréciation n'est donc pas négligeable.

Les variations d'intensité des flux observables in situ permettront une mesure directe du niveau d'activité métabolique. Ceci ouvre la possibilité d'utiliser des données plus analytiques obtenus par des procédés physiologiques de laboratoire et extrapolées sur la base de cette mesure d'activité métabolique, ce qui pose l'hypothèse, non vérifiée présentement, qu'à une activité métabolique correspond un seul type de métabolisme possible. Si cette hypothèse était vérifiée (dans les limites des conditions écologiques et de précision recherchée) une véritable écophysiologie des lombriciens pourrait nous éclairer quantitativement sur des processus métaboliques précis des peuplements in situ. Des recherches dans ce sens ont également été envisagées à partir d'éléments chimiques traces (FAGERSTRÖM 1977), mais celles-ci reposent sur un concept de substances « biologically indeterminant » différent de celui de REICHLE & VAN HOOK (1970) qui pose encore bien des problèmes. Il serait, si ces difficultés sont surmontées, possible de distinguer la respiration (émanation d'énergie dégradée et CO_2) de l'excrétion. Cette possibilité reste toutefois hypothétique et il n'est actuellement pas possible de reconnaître dans l'émanation moléculaire la part relative de la respiration et de l'excrétion. Paradoxalement, alors que le Programme Biologique International a focalisé l'attention sur les budgets énergétiques, c'est la respiration et le bilan énergétique du métabolisme des lombriciens qui restent écologiquement indéterminables!

3.3.3. Mesures d'activité

Que cela concerne les mesures de peuplements ou les divers types d'activité, il est souvent difficile, voire impossible, de mesurer en continu les transferts du compartiment R.E.A.L.: seules quelques périodes-types peuvent être étudiées et les résultats doivent être interpolés entre ces périodes. Il y a donc intérêt à connaître le degré d'activité pendant et entre ces périodes d'étude afin de permettre de telles interpolations sur la base du niveau d'activité. Cette notion intuitive globale d'activité ne nécessite que l'existence d'indices permettant de connaître les variations relatives de celle-ci; par exemple, de savoir que l'activité est double à une date donnée par rapport à une autre date pour laquelle nous possédons des quantifications fonctionnelles.

Nous disposons pour cela d'un certain nombre d'indicateurs:

1° l'aptitude à répondre à un déplacement provoqué par un excitant:

c'est le rapport de la population extraite au formol sur la population totale $M_i = \frac{fo}{bl_{60}}$ ou à défaut $\frac{fo}{fo\text{-}bl_{20}}$

fo, fo-bl_{20} et bl_{60} sont respectivement les bioquantités capturées par les méthodes d'extraction au formol, formol + bêche lavage à − 20 cm, bêche lavage à − 60 cm (BOUCHÉ 1975c, 1975b).

2° l'activité de surface mesurée par pot-piège (BOUCHÉ 1976).

3° le rythme de production des turricules (pour les anéciques) (BEUGNOT 1978).

4° les variations d'intensité de flux d'éléments marqués in situ (cf. § 3.2.) devraient donner une mesure directe des variations d'intensité métabolique.

Ces trois premières activités qui nous sont connues dépendent essentiellement de l'humidité du sol, de la température et, pour les hétérodynames, de l'horloge interne que constitue la diapause. La modélisation de ces rythmes saisonniers en fonction des deux variables externes (humidité, température) est en cours. Elle devrait permettre de tenir compte de ces rythmes pour chaque station dans l'utilisation de R.E.A.L.

3.3.4. Prédation

Un transfert, celui de la cadavérisation par prédation, offre un intérêt particulier. Il s'agit, pour une partie de la prédation, d'une sortie du système-sol décrit dans R.E.A.L. (fig. 1) et, sur le plan appliqué d'un moyen de connaître les transferts d'éléments qui quittent le sol (prédation aviaire,

prédation de mammifères). R.E.A.L. contribuera ainsi à l'estimation de paramètres liés à la cynégétique (apport alimentaire aux gibiers) et à la protection de la nature (bioconcentration de polluants au niveau des vers qui sont ensuite consommés). L'estimation du taux de prédation n'a été effectuée qu'exceptionnellement (BENGTSON et al. 1976); une méthode générale, qui s'appuie sur l'analyse sétale des contenus intestinaux de prédateurs (BOUCHÉ, en prép.), a été récemment développée; elle permet de connaître la proportion de lombriciens dans l'alimentation de divers prédateurs. Cette méthode ne renseigne toutefois pas directement sur la vitesse du flux lui-même. Il faut connaître les quantités totales d'aliments ingérés en fonction du temps.

4. Les mouvements de sol

4.1. Généralités

L'un des rôles essentiels des lombriciens dans nos milieux est leur rôle physique: brassage et déplacement de sol dont les effets spectaculaires ont attiré très tôt l'attention comme en témoigne l'oeuvre de DARWIN (1837, 1881). Cette activité se traduit essentiellement par un brassage d'éléments de sol ingérés (dont une fraction sera digérée), puis égestés sous forme de rejets, ces éléments étant constitués de fractions organiques et minérales en proportions et de natures variables prises dans les diverses strates du sol. Ce brassage change donc la position des éléments les uns par rapport aux autres (micro-brassage) mais aussi la distribution verticale de ceux-ci dans les horizons. Ces déplacements verticaux sont notamment observables par les turricules ou rejets de surface. L'importance de ces brassages pour la vie microbienne et la pédogenèse a été très tôt connue (DARWIN 1837, 1881, STÖCKLI 1928, etc.).

L'activité des lombriciens se traduit aussi par leurs galeries. Ces voies de pénétration des gaz et des liquides sont colonisées par des racines, microorganismes et nombreux animaux. Elles interviennent dans la porosité générale.

Ce rôle mécanique modifie donc des structures et à travers celles-ci des fonctions métaboliques (enzymatiques, microbiologiques, végétales, animales) complexes ayant des conséquences multiples, notamment sur le statut de la matière organique (BOUCHÉ 1975d); ces mouvements de sol se traduisent par un mouvement-mélange dans le tube digestif (vitesse, ou durée, du transit intestinal) par des dépôts de fèces dans le sol ou en surface (turricules) enfin par la création d'une porosité (galeries).

Le mélange dans le tube digestif brasse deux types d'éléments; ceux qui sont stables dans le système (sable, limon, argile, etc.) et ceux qui sont «assimilables», c'est-à-dire dégradables ou éliminables du milieu. Cette distinction, qui peut être adaptée au degré de précision recherché pour chaque application particulière, permet de poser une base «stable» au système-sol auquel se rapportent des proportions d'éléments assimilables. Le sol stable ne quitte pas le système: Es + Ts + Ss = constante; cette constante peut être par exemple le volume de sol minéral sous 1 m^2 sur 1 m de profondeur. Les fractions «assimilables» peuvent par contre être perdues par lessivage et décomposition ou acquises par apport et fixation — ces flux sont souvent difficiles à établir mais le rapport assimilable/stable des compartiments ne dépend que de l'analyse qui, plus ou moins conventionnellement, sépare ces deux fractions. En première approximation, la matière organique constitue la fraction assimilable et la matière minérale la fraction stable.

4.2. Les compartiments

4.2.1. Les compartiments de sol Ss et Sa

Il s'agit d'un volume de sol de référence, en pratique le volume de sol colonisé par les lombriciens sous 1 m^2. De ce sol sont exclus les turricules, les galeries et les contenus de tubes digestifs (= endentères) des lombriciens. L'importance de ces compartiments dépend donc des volumes considérés; la distinction entre Sa et Ss résulte de conventions analytiques et conceptuelles (cf. § 4.1.). Le compartiment Sa subit des variations résultant de son évolution microbiologique, enzymatique, etc.

4.2.2. Les compartiments de l'endentère Es et Ea

Il s'agit de la somme des contenus de tubes digestifs (= endentères) des lombriciens vivant dans ou sur le volume de sol S. Les fractions stables et assimilables peuvent être distinguées (définissant les deux compartiments). L'analyse de l'endentère (BOUCHÉ & KRETZSCHMAR 1974) permet de reconnaître la part de litière qui entre éventuellement dans le système (lombriciens épigés et anéciques) avec une identification de l'origine végétale de cette litière (FERRIÈRE 1976, 1977). Le compartiment Nl est extérieur à R.E.A.L.

4.2.3. Les compartiments de turricules Ts et Ta

Les turricules sont les rejets de surface. Cet horizon très particulier du sol comporte en mélange des fèces fraîchement déposées et des turricules plus anciens. Sa distinction des compartiments sols Sa et Ss, basée sur l'aspect physique, peut être améliorée dans la pratique par quelques procédures techniques (M. BEUGNOT 1978). Par ailleurs, des critères d'ordre microbiologique pourraient, semble-t-il, permettre de reconnaître la «limite» entre les compartiments T et S; actuellement, le passage entre ces deux compartiments est arbitraire.

4.2.4. Galeries G

Ce compartiment a trait à la masse gazeuse qui se loge dans le sol grâce aux lumières des galeries. Son étude détaillée est importante, notamment en raison de l'importance de la microflore qui se développe sur la paroi des galeries (= drilosphère; cf. chap. 5). Une technique d'observation et de quantification des galeries a été décrite par KRETZSCHMAR (sous presse a); elle ne peut cependant s'appliquer aux horizons de surface, trop bouleversés en prairie par l'activité lombricienne et d'autres facteurs, car les galeries ne sont pas individualisées; cette technique ne permet pas de mesurer les terriers de diamètre inférieur à 2 mm. Elle donne toutefois une précieuse information non seulement sur la taille du compartiment G, mais aussi sur sa structure, c'est-à-dire la distribution, l'orientation et les divers diamètres des galeries; tous ces paramètres sont importants, notament pour l'étude de la drilosphère ou de l'enracinement.

4.3. Les flux

4.3.1. Durée du transit intestinal

La durée du transit intestinal, actuellement connue de façon hypothétique par des études de laboratoire, est étudiable in situ par l'observation du transit d'un aliment reconnaissable (KRETZSCHMAR, sous presse b), ce qui a conduit à des résultats importants (KRETZSCHMAR, sous presse c; JOANNÈS & KRETZSCHMAR, sous presse). Cette technique n'est applicable qu'aux consommateurs de litière (anéciques et épigés); le problème des endogés reste actuellement entier.

4.3.2. Origine des aliments
Flux Nl → Ea, Sa → Ea; Ss → Es

L'analyse de l'endentère (cf. § 3.2.2.) ne nous renseigne pas seulement sur la nature du contenu intestinal, mais aussi sur l'origine de celui-ci: Ss, Sa (matière organique ancienne, racines), Nl (litière). La connaissance de la part relative de ces fractions et celle de la durée du transit intestinal permettent de calculer l'importance des flux provenant de Nl, Sa, Ss et aboutissant à l'endentère.

4.3.3. Vitesse de formation des rejets et de leur disparition
Flux Es → Ss, Es → Ts, Ea → Sa, Ea → Ta, Ta → Sa, Ts → Ss

La vitesse de formation des turricules peut être établie par la mesure directe de leur formation au terrain (M. BEUGNOT 1978). Par différence, il est possible de connaître la part des fèces déposées dans le sol puisque la quantité transitée dans l'endentère par unité de temps dE égale (E → T) + (E → S), en négligeant l'assimilation qui ne porte que sur une fraction de la matière organique. L'analyse des turricules permet de connaître les rapports assimilables/stables des fèces. Si les fèces endogées sont de même nature que les turricules, il sera possible

de calculer Sa et Ss. A plus long terme, la connaissance de l'assimilation A devrait permettre de contrôler ces équations et de mieux percevoir les échanges (dégradation, fixation) intervenant dans Ea.

4.3.4. Les balances B

Les compartiments «assimilables» Ea, Sa et Ta sont le siège d'activités enzymatiques, microbiennes et physico-chimiques conduisant à des échanges de ceux-ci avec les milieux extérieurs à R.E.A.L. (lessivage, fixation, dégration, etc.). Ces flux à double sens sont régulés par l'activité microbienne, végétale et animale, la température, etc. Il est envisagé de mieux mesurer certains d'entre eux, directement au niveau des turricules et de l'endentère notamment. Pour Sa, c'est essentiellement la part des fonctions dépendant «directement» des lombriciens qui concerne l'objectif de R.E.A.L. Cette part semble associée à la drilosphère d'une part et aux fèces endogées d'autre part. Ces recherches sont encore à un stade préliminaire; l'effort a surtout été porté sur l'analyse de la drilosphère (cf. § 5.2.) car celle-ci était totalement inconnue. La quantification des phénomènes au niveau des fèces et de l'endentère, quoique plus accessible, est déjà en partie amorcée par de nombreux auteurs (cf. ROUELLE 1977); elle sera développée prochainement.

5. L'activité microbienne associée aux structures lombriciennes du sol

5.1. Généralités

Par leur activité métabolique (digestion, émanation) et leur travail mécanique, les lombriciens modifient les conditions de l'activité microbienne. Ce constat général est développé dans une synthèse par ROUELLE (1977). Comment quantifier la «part» des fonctions microbiennes qui découle de l'existence d'un peuplement lombricien? Cette question est très difficile (et probablement artificielle) en raison de:

- la difficulté fréquente de caractériser sans ambiguïté une fonction microbienne et a fortiori de la quantifier,
- les systèmes-sol de milieux avec lombriciens anéciques (= mull) d'une part, ou sans (= mor — moder) d'autre part, sont fortement différents. Même les parties non directement affectées par les vers de terre sont marquées, voire résultantes, de l'activité lombricienne; reconnaître la frontière entre la part lombricienne et le reste est assurément arbitraire.
- même dans la partie du sol directement affectée par les lombriciens, l'activité microbienne dépend de nombreux autres paramètres que ceux strictement lombriciens.

Quant aux méthodes «expérimentales», qui opposent des systèmes artificiels avec ou sans vers de terre, elles ne peuvent avoir de signification écologique évidente, même pratiquées in situ. VAN DE WESTERINGH (1972) a montré que plus de 10 ans après l'élimination des lombriciens, certains de leurs attributs (pédostructures profondes) restaient observables!

Il est donc présentement impossible de donner une conceptualisation idéale du rôle «microbiologique» des lombriciens. Il est par contre indispensable d'organiser R.E.A.L. pour tenir compte, au fur et à mesure de nos progrès, de ce rôle.

C'est la recherche de l'influence «directe» des lombriciens qui a retenu notre attention en considérant que l'activité microbienne de l'endentère, des fèces (endogées et de surface) et des parois des galeries (= drilosphère: BOUCHÉ 1975; BHATNAGAR 1975) était pour l'essentiel et dans la moyenne annuelle dépendante des lombriciens, alors que le reste du sol constituait une situation de fond ne dépendant qu'à moyen et long termes des lombriciens. J'opposerai donc les vermistructures (endentère + fèces + drilosphère) au «sol», bien que ces deux sections ne soient pas toujours faciles à reconnaître («sol» = sol vrai moins les vermistructures). L'activité microbienne globale est ainsi «dépendante» dans l'endentère (E), les fèces (F) et la drilosphère (D) d'une façon spécifique traduite sous forme de valves dans la schématisation actuelle de R.E.A.L. (fig. 1).

Malgré le grand nombre de travaux touchant aux relations microorganismes-lombriciens, les faiblesses méthodologiques, voire la carence d'informations (drilosphère) nous obligent

à approfondir ces relations. Cette étude est en cours; elle vise: 1°) à un bilan des peuplements microbiens (niveau et variation) en fonction des vermistructures des horizons et des variables pédoclimatiques. 2°) à une mesure des flux (et modifications physico-chimiques) au niveau des vermistructures.

Il est matériellement irréaliste d'envisager l'étude simultanée de tous les aspects de l'activité microbienne des vermistructures et du sol; une sélection de quelques-unes de ces fonctions a donc été opérée à partir de l'étude du peuplement microbien de la drilosphère effectuée par J. ROUELLE (cycle de l'azote) et Mme LOQUET (cycle du carbone).

5.2. Les peuplements microbiens de la drilosphère

Ces peuplements ont été étudiés avec des techniques classiques de microbiologie. Les prélevats ont été assurés par la collecte de sol, avec ce petites gouges, autour des galeries (épaisseur de la paroi prélevée: 2 mm; prélèvement de — 6 cm à — 100 cm de profondeur). Une quantification comparative «sol»/drilosphère a été possible (BHATNAGAR 1975, ROUELLE 1977, LOQUET et al., 1977). Elle a mis en évidence, parmi beaucoup de faits nouveaux, une forte concentration de germes fixateurs d'azote dont approximativement la moitié vivent concentrés dans la drilosphère. Les germes protéolytiques apparaissent également assez liés au système de galeries; leur activité pourrait être corrélée avec la production de mucus par les lombriciens. Les germes ammonifiants sont par contre peu liés à ce système. Les germes nitrifiants et dénitrifiants apparaissent associées de façon à la fois temporaire et aléatoire aux galeries, peut être en raison de techniques d'observations inadéquates. Les germes associés à la cellulolyse aérobie et anaérobie, à l'hémi-cellulolyse aérobie et à l'amylolyse sont fortement représentés dans la drilosphère par rapport au «sol».

5.3. Les fonctions

L'approche de l'étude des fonctions des vermistructures n'est pas encore méthodologiquement bien fondée. La fixation d'azote semble être relativement importante en raison de l'abondance des fixateurs et des conditions de semi-anaérobiose qui prévalent dans la drilosphère, comme en témoigne le peuplement microbien total. Enfin, la fixation dans les turricules de lombriciens a été décrite par AUSMUS (1977) et dans l'endentère par CITERNESI et al. (1977). Cette fixation devra donc être quantifiée; la méthode par réduction de l'acétylène, malgré ses inconvénients, semble la mieux adaptée à une telle quantification.

Les autres activités microbiennes peuvent être observées globalement (respirométrie) mais peut-être spécifiquement également (usage de molécules spécifiques, etc.). Il semble aussi, sur la base de l'observation des courbes d'activité, que l'on puisse en première approximation rapporter une fonction globale intervenant au niveau sol in toto à chacune de ces fractions «sol», turricules, drilosphère, etc. au prorata de l'importance des peuplements de vermistructures et du «sol». En parallèle aux recherches exploratoires, essentiellement descriptives, le développement de techniques fonctionnelles reste, en ce domaine, prioritaire.

6. Utilisations et conclusions

L'élaboration d'un modèle comme R.E.A.L. implique un travail simultanément dans diverses directions, une recherche conceptuelle s'efforçant de retenir une compartimentation réaliste mesurable et, en parallèle, une recherche de techniques rendant accessibles les paramètres résultant de cette compartimentation. L'acquisition d'informations prend alors des aspects variés car elle peut constamment s'approfondir pour rendre plus exhaustive la valeur du modèle. Par exemple, l'émanation El par le compartiment L (formation de nécromasse tissulaire de lombriciens) peut s'exprimer en grammes de poids sec par unité de temps, mais si nous nous intéressons au cycle du carbonne en gC/temps, à l'écotoxicité du Cobalt en g Co/temps (connaissance de la bioaccumulation des tissus), à l'apport nutritionnel aux microorganismes en g acides aminés/temps ou en joules/temps., etc.

Le même modèle permet donc une utilisation pour des applications variées; ces applications sont limitées par son exhaustixité qui dépend de sa structure et de sa richesse en informations acquises au niveau de chaque transfert ou compartiment. Ceci implique une gestion rigoureuse de cette information: de ce point de vue, R.E.A.L. joue le rôle d'un organigramme de compilation.

Une deuxième limite à l'utilisation de R.E.A.L. provient des exigences en paramètres externes pour l'appliquer à une situation concrète. En effet, R.E.A.L. est construit à partir de données locales et le problème est de connaître les règles de leur extrapolation. A l'inverse, la connaissance de ces règles rend possible l'intégration à R.E.A.L. de données provenant de plusieurs sources distinctes. J'ai déjà souligné à cet égard l'importance du concept de catégories écologiques (BOUCHÉ 1971) qui permet de classer les lombriciens en trois types d'activités majeures reflètant en fait trois stratégies évolutives «extrêmes» ayant conduit à la convergence physiologique, éthologique et écologique de lignées phylogénétiquement (= taxonomiquement) distinctes; cette convergence est due à l'identité fonctionnelle (BOUCHÉ 1977b). Il est donc possible d'utiliser les paramètres propres à une catégorie écologique entre espèces de cette catégorie. J'ai montré par ailleurs qu'une même biomasse développait en moyenne annuelle la même activité globale: seul le rythme varie avec les climats (BOUCHÉ 1975c). Si ce dernier constat, basé sur deux stations était confirmé, il suffirait en première approximation de connaître la distribution des biomasses moyennes annuelles de chacune des trois catégories pour estimer en moyennes annuelles les diverses fonctions de celles-ci.

L'objectif de R.E.A.L. est ambitieux; sa réalisation, sa mise en œuvre, sa validation sont un travail de longue haleine. Néanmoins, dès à présent, sa structure conceptuelle s'appuie sur l'existence de données écologiques ou de techniques d'acquisition, dans des conditions écologiques, de données de presque tous les paramètres fondamentaux (fig. 1). Une partie de ses techniques est ou va être prochainement publiée. D'autres sont en cours d'élaboration; enfin, dans certains cas, aucune solution n'est assurée. R.E.A.L. est donc, dans les limites de précision des méthodes, faisable et écologique. Son caractère général est enfin assuré en ce sens que sa structure ne s'appuie pas sur l'activité particulière d'un type de lombriciens, mais convient à la majorité ou à la totalité d'entre eux. Il est général également en raison de son applicabilité à des objectifs variés; il est général enfin par l'existence d'une démarche logique d'extrapolation de l'information trans-spécifique et trans-stationelle.

Cet artcile fait ressortir à la fois la faisabilité de R.E.A.L. et les difficultés non résolues. Au nombre de ces difficultés, soulignons l'impossibilité actuelle de parvenir à un bilan énergétique avec une technique écologique en raison de l'absence de procédé permettant de dissocier le flux du carbone «respiration» et «excrétion, l'absence de méthode pour quantifier la vitesse de transit de l'endentère des endogés ou encore l'absence d'avancement des travaux permettant de valider les hypothèses d'extrapolation interstationnelle et le caractère arbitraire et incomplet des calculs possibles pour les valves D et F.

La connaissance plus précise des rythmes saisonniers de ces fonctions impliquerait au moins l'estimation de la température, de l'humidité du sol et du niveau de chaque espèce correctement identifiée avec une systématique précise pour reconnaître les lignées homodynames et hétérodynames. Les quelques informations quantitatives disponibles actuellement (trois types d'indicateurs d'activité: mobilité sous extraction éthologique, capture par pot-piège, production de turricules) semblent en effet converger vers un type d'activité.

Il est possible que ces paramètres ne suffisent pas; on peut soupçonner que la stabilité du sol joue par exemple un rôle sur les quantités G et T (BOUCHÉ 1975d) ou des interractions fonctionnelles entre catégories écologiques mais on ignore actuellement l'importance de ces éventualités. Il est également clair que certaines applications impliquent des connaissances spécifiques additionnelles; par exemple, en écotoxicité, même connaissant préalablement le rapport de bioaccumulation d'un pesticide, il faudra mesurer la concentration de ce pesticide soit dans le sol soit dans les lombriciens (= bioéchantillonnage). Les lombriciens subissent enfin diverses agrotechniques (labour, reboisement, pesticides, mode d'exploitation fourragère,etc.). Ces agrotechniques peuvent réduire ou annihiler certaines fonctions lombriciennes

ou, à l'inverse, les stimuler: R.E.A.L. devrait permettre, avant la mise en œuvre de ces agrotechniques, de simuler un nombre croissant de conséquences et par là même d'améliorer l'appréciation écologico-économique de ces agrotechniques.

Entreprise depuis plusieurs années, la réalisation de R.E.A.L. a atteint un degré de maturité tel qu'il permet aujourd'hui de décrire la compartimentation de deux niveaus, lombriciens et sol, et d'y articuler un troisième niveau, celui des microorganismes. Sa réalisation conduit au développement de multiples techniques d'acquisition d'informations écologiques, à son élaboration conceptuelle, à l'étude de sous-modèles mathématiques encore très partiels et à l'analyse conceptuelle de son intégration dans un modèle d'écosystème prairial (Casimir, en prép.) ou de son aptitude à être transposé dans diverses situations. La forme actuelle de R.E.A.L. ne semble pas imposer de contrainte réduisant son utilisation; seule l'accumulation de connaissances et le temps nécessaire à son élaboration limitent celle-ci. R.E.A.L. correspond à une urgente nécessité: la dernière décennie a montré dans de multiples domaines les limites d'un progrès technique trop parcellisé, ignorant les effets «secondaires» des «progrès» proposés. Nous savons, même si nous en sommes encore incapables, qu'une intégration des divers paramètres socio-économiques, et écologiques devra s'effectuer pour une meilleure estimation de la qualité effective des diverses activités humaines. R.E.A.L., en préparant l'intégration de la principale biomasse animale des milieux tempérés, devrait jouer indubitablement un rôle essentiel dans ce processus. En attendant, il permet dans des approches plus ponctuelles la prise en compte des lombriciens, paramètre qu'il est aberrant d'ignorer.

7. Remerciements

R.E.A.L. est une oeuvre de synthèse; son élaboration a bénéficié souvent indirectement du concours de nombreux collèques que je tiens à remercier collectivement. La contribution de Messieurs J. P. Cancela da Fonseca, G. Ferrière, R. H. Gardner, M. Gounot, H. Joannès, A. Kretzschmar, Madame Loquet, Mm. J. Rouelle et P. Waremburg a été particulièrement précieuse.

8. Résumé · Summary

Les lombriciens, première biomasse animale des milieux tempérés, constituent un élément fondamental qui doit être pris en compte lors des actions humaines dans ces milieux. R.E.A.L. est un modèle qui s'efforce de décrire exhaustivement le rôle de ces animaux à partir de données écologiquement valides. Il a été conçu pour être transposé dans des milieux variés et intégré comme sous-modèle dans des modèles plus généraux. Pour des prédictions globales, le nombre de variables externes nécessaires à son application est limité.

Aims, compartment delimitation and feasibility of the model "ecological and agronomic role of lumbricids"

Earthworms, the largest animal biomass in temperate environments, are a fundamental component which must be taken in account in such environments. R.E.A.L. tries to describe holistically the earthworm role using truly valid field data. It has been organized to be used in various environments and to be included as a submodel in wider models. The number of driving variables, necessary for its application to global predictions, is small.

9. Références bibliographiques

Ausmus, B. S., (in press). Regulation of wood decomposition rates by arthropod and annelid population.

Bengtson, S. A., et al., 1976. Effect of bird predation on lumbricid populations. Oïkos **27**, 1, 9–12.

Bhatnagar, T., 1975. Lombriciens et humification: un aspect nouveau de l'incorporation microbienne d'azote induite par les vers de terre. C. R. 1er coll. int. biodégradation et humification. In: «Biodégradation et humification». éd. Pierron, Sarreguemines, France, 169–182.

Beugnot, M., 1978. Recherches sur la dynamique de production des turricules de vers de terre d'une prairie permanente. D.E.S. Fac. Sci. Vie Environ. Univ. Dijon, (Janvier 1978) 1–55.

Bouché, M. B., 1969. Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de lombricidés. Pedobiologia **9**, 26–34.

Bouché, M. B., 1971. Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. In P. Pesson: « La vie dans les sols — aspects nouveaux, études expérimentales», éd. Gauthier-Villars, Paris, 187–209.

Bouché, M. B., 1972. Lombriciens de France, Ecologie et systématique. Ed. I.N.R.A., Paris, 1–671.
Bouché, M. B., 1975a. Fonctions des lombriciens. III — Premières estimations quantitatives des stations française du P.B.I. Rev. Ecol. Biol. Sol **12**, 1, 25–44.
Bouché, M. B., 1975b. Fonctions des lombriciens. V — Essai de codification des approximations successives. In: «Progress in soil zoology». C. R. Vème coll. int. zool. sol, éd. Academia, Prague, 583–592.
Bouché, M. B., 1975c. Fonctions des lombriciens. IV — Corrections et utilisations des distorsions causées par les méthodes de capture. In: »Progress in soil zoology», C. R. Vème coll. int. zool. Ed. Academia, Prague, 571–582.
Bouché, M. B., 1975d. Action de la faune sur les états de la matière organique dans les écosystèmes. In: Kilbertus et al.: «Humification et biodégradation», éd. Pierron, Sarreguemines, France, 157–168.
Bouché, M. B., 1976. Etude de la mobilité des invertébrés épigés prairiaux. I — Résultats généraux et géodrilologiques (Lumbricidae: Oligochaeta). Rev. Ecol. Biol. Sol **13**, 2, 261–281.
Bouché, M. B., 1977a. Ecologie et paraécologie; peut-on estimer la contribution de la faune du sol aux cycles des éléments biogènes? In «Soil organisms as components of ecosystems». Ecol. bull. (Stockholm), 25.
Bouché, M. B., 1977b. Stratégies lombriciennes. In «Soil organisms as components of ecosystems». Ecol. bull. (Stockholm), 25.
Bouché, M. B., (sous presse). Discussion d'écologie. III — Transferts d'énergie entre maillons trophiques. Bull. Ecol. **7**, 4.
Bouché, M. B., (en prép.). Mesure de l'importance des lombriciens dans le régime alimentaire de leurs prédateurs.
Bouché, M. B., & M. Beugnot, 1972. Contribution à l'approche méthodologique de l'étude des biocénoses. II — L'extraction des macro-éléments du sol par lavage-tamisage.
Bouché, M. B., & R. H. Gardner, (en prép). Fonctions des lombriciens (earthworm functions). VII — Methodological bias on earthworms estimates.
Bouché, M. B., & A. Kretzschmar, 1974. Fonctions des lombriciens. II — Recherches méthodologiques pour l'analyse du sol ingéré (étude du peuplement de la station R.C.P. 165 PBI). Rev. Ecol. Biol. Sol **11**, 1, 127–139.
Bouché, M. B., & A. Kretzschmar, (sous presse). R.E.A.L.: un modèle du rôle écologique et agronomique des lombriciens. In « Soil organisms as components of ecosystems». Ecol. Bull. (Stockholm), 25.
Casimir, N., (en prép).. Recherches sur la modélisation de l'écosystème prairial.
Citernesi, U., et al., 1977. Nitrogen fixation in the gastro-enteric cavity of soil animals. Soil biology and biochemistry **9**, 1, 71–72.
Darwin, C., 1837. On the formation of mould. Trans. geol. Soc. London, **5**, 505.
Darwin, C., 1881. On the formation of vegetable mould through the action of worms with observation on their habits. London, Ed. John Murrey and Co., 1–366.
El Duweini, A. Khalaf & S. I. Ghabbour, 1971. Nitrogen contribution by live earthworms to the soil. In IVème Coll. Pedobiol. Dijon, 14/19-ix-1970, I.N.R.A. Publ. 71-7, 495–501.
Fagerström, T., 1977. Body weight, metabolic rate and trace substance turnover in animals. Oecologia **29**, 2, 99–105.
Ferrière, G., 1976. Contribution à l'étude écologique des fonctions des lombriciens. Mise au point d'une méthode pour l'analyse qualitative de la matière organique végétale ingérée. Mémoire-thèse de fin d'études, E.N.I.T.A., Quétigny, 15. 09. 1976, 1–72.
Ferrière, G., 1977. Contribution à la caractérisation de l'endentère des lombriciens: élaboration d'une méthode d'identification des fragments ingérés. D.E.A. d'écologie, Univ. Lyon, octobre 1977.
Coulomb-Gay, R., 1976. Les potentialités de régénération céphalique du lombricien *Eiseniella tetraedra* p. *typica* (Sav.) juvénile et adulte. Bull. Soc. Zool. Fr. **101**, 2, 209–219.
Joannès, H., & A. Kretzschmar, (en prép.). Etude du transit intestinal des lombriciens anéciques. III — Modélisation et quantification.
Kretzschmar, A., 1978. Quantifications écologiques des galeries de lombriciens. Technique et premières estimations. Pedobiologia **18**, 31–38.
Kretzschmar, A., 1978. Etude du transit intestinal des lombriciens anéciques. I — Méthode d'acquisition des données in situ et traitement statistique. Pedobiologia **18**, 64–75.
Kretzschmar, A., (sous presse). Etude du transit intestinal des lombriciens anéciques. III — Modélisation et quantification.
Lavelle, P., 1971. Etude démographique et dynamique des populations de *Millsonia anomala* (Acanthodrilidae, Oligochètes). Thèse Fac. Sci. Paris, Avril 1971, 1–88.
Legay, J. M., 1973. La méthode des modèles, état actuel de la méthode expérimentale. In «3 articles sur la modélisation» Informatique et Biosphère, Paris, 5–73.
Loquet, M., et al., 1977. Essai d'estimation de l'influence écologique des lombriciens sur les microorganismes. Pedobiologia **17**, 6, 400–417.
Piearce, T. G., 1972. The calcium relation of selected Lumbricidae. J. anim. ecol. **41**, 1, 167–188

Reichle, D. E., & R. I. van Hook, 1970. Radionucleide dynamics in insect food chains. The Manitoba entomologist **4**, 22–32.
Rouelle, J., 1977. Ecologie du cycle de l'azote, dénombrements des peuplements microbiens des structures du sol (turricules et galeries) résultant de l'activité des vers de terre d'une prairie permanente de la plaine dijonaise. Thèse Univ. Lyon, 1–52 + planches.
Satchell, J. E., 1969. Methods of sampling earthworm population. Pedobiologia **9**, 1/2, 20–25.
Saussey, M., 1973. Sur deux aspects du développement post-embryonnaire d'*Allolobophora terrestris* (Savigny) f. *typica* (Oligochèta, Lumbricidae). C. R. Acad. Sci., Paris, **276**, sér. D, 1341–1344.
Song ,Min Ja, 1977. Reprise de croissance et régénération caudale chez *Nicodrilus giardi* (Ribaucourt) et *Nicodrilus longus* (Ude) (Oligochètes, Lumbricidae). Thèse Univ. Caen, U.E.R. de Sciences, 1–68 + planches.
Stöckli, A., 1928. Studien über den Einfluß des Regenwurms auf die Beschaffenheit des Bodens. Landw. J. Schweiz **42**, 1–121.
Tellinghast, E. K., 1967. Excretory pathways of ammonia and urea in the earthworms *Lumbricus terrestris*. L. J. exp. zool., **166**, 295–300.
Van de Westeringh, W., 1972. Deterioration of soil structure in worm three orchards soils. Pedobiologia **12**, 6–15.
Van Gansen, P., 1963. Structures et fonctions du tube digestif du Lombricien *Eisenia foetida* (Savigny). Ann. Soc. Zool. Belg. **93**, 1962–1963, 1–120.

Adresse de l'auteur: Marcel Bouché, Zooécologie, Faune du Sol, 7, rue Sully, F - 21034 Dijon, France.

Pedobiologia **20**, 212–226 (1980)

British Museum (Natural History) London

A preliminary numerical evaluation of the taxonomic characters of *Allolobophora* auct. and some allies (Lumbricidae: Oligochaeta) occurring in France[1])

R. W. Sims

With 11 figures

(Accepted: 15. 05. 1979)

1. Introduction

In recent years increasing dissatisfaction with the systematics of the earthworm family Lumbricidae has resulted in several discordant classifications being proposed. Authors have tended to ascribe significance to one or other of only a few characters with the result that some genera have contained heterogenous assemblages of species. Each system has seemingly accommodated most species adequately but there always seemed to remain a few that could not be satisfactorily categorized causing some genera, especially *Allolobophora*, s. l., to lack both cladistic and phenetic credence. Following from the "classical" system of Michaelsen (1900), Pop (1941) considered the presence of red/purple pigment and the structure of the longitudinal muscles to be the most significant classifactory characters. The species with which he was especially famililar and others listed in his revision were, for the most part, satisfactorily categorized and apparently allied species were included within the same genera. Objections were subsequently raised about the validity of Pop's system when, for example, red/purple is variable in its expression even among individuals of a single species. But individual or specific variation is to be expected in the expression of most characters so it is not unreasonable to classify a species or a group of species on the evidence of a series and not on information derived from one individual or a single species. Next, Omodeo (1956) proposed the use of the number of chromosomes and the number of calciferous glands as important marker characters. Chromosome studies however, led in time to the conclusion that although basic chromosome numbers were significant at higher levels of classification, at lower levels this work often posed even more questions. But there are good reasons for believing that the characters derived from the calciferous glands are likely to be valid. In the family Acanthodrilidae (including the subfamily Octochaetinae) the number and location of the calciferous glands have proved to be reliable characters for delineating many genera, while in the family Eudrilidae and the family Glossoscolecidae (especially the subfamily Glossoscolecinae) the classification is largely based on the structure, location and number of these glands. More recently Bouché (1972) introduced many new generic concepts for the French lumbricids which he proposed on a totality of attributes instead of the more traditional methodology of regarding the expression of only one or two characters as being significant. This approach was entirely different from Perel (1973 & 1967 a, b) who proposed a classification for the Russian Lumbricidae chiefly on the variations of a single structure — the morphology of the nephridial vesicles. There are precedents for selecting this character. Pickford (1937) successfully used the structure of the nephridial vesicles to classify some of the Acanthodrilidae of South Africa and Gates (1969) to distinguish between European and American species when he

1) Contribution to the International Symposium on Oligochaeta (Padova, 07.–10. 09. 1977).