



HAL
open science

Faut-il continuer à utiliser les catégories écologiques de vers de terre définies par Marcel Bouché il y a 50 ans ? : une vision historique et critique

Yvan Capowiez, T. Decaëns, Mickael Hedde, Claire Marsden, Pascal Jouquet,
D.F. Marchan, Johanne Nahmani, Céline Pélosi, Nicolas Bottinelli

► To cite this version:

Yvan Capowiez, T. Decaëns, Mickael Hedde, Claire Marsden, Pascal Jouquet, et al.. Faut-il continuer à utiliser les catégories écologiques de vers de terre définies par Marcel Bouché il y a 50 ans ? : une vision historique et critique. *Étude et Gestion des Sols*, 2022, 29 (spécial), pp.51-58. hal-03744197

HAL Id: hal-03744197

<https://hal.science/hal-03744197>

Submitted on 20 Oct 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Faut-il continuer à utiliser les catégories écologiques de vers de terre définies par Marcel Bouché il y a 50 ans ?

Une vision historique et critique

Y. Capowiez^(1*), T. Decaëns⁽²⁾, M. Hedde⁽³⁾, C. Marsden⁽⁴⁾, P. Jouquet⁽⁵⁾, D. F. Marchan^(2, 6), J. Nahmani⁽⁷⁾, C. Pelosi⁽¹⁾ et N. Bottinelli⁽⁵⁾

1) INRAE, UMR EMMAH, Site Agroparc, 84914 Avignon cedex 09, France

2) CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

3) INRAE, UMR Eco&Sols, 34000 Montpellier France

4) Montpellier SupAgro, UMR Eco&Sols, 34000 Montpellier France

5) IRD, UMR IESS, 93143 Bondy, France

6) Université de Vigo, Grp Ecoloxia Anim GEA, Vigo, Espagne

7) CNRS, CEFE, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5

* Auteur correspondant : yvan.capowiez@inrae.fr

RÉSUMÉ

Les catégories écologiques de vers de terre définies par Marcel Bouché sur les vers de terre français entre 1971 et 1977 ont eu un succès mondial et sont maintenant utilisées par tous les auteurs de tous les continents. Cependant, deux glissements de sens et d'usage peuvent être décelés dans la littérature scientifique. Le premier est que la plupart des auteurs ont oublié que selon Marcel Bouché, les catégories anécique, épigée et endogée ne sont que 3 pôles entre lesquels toutes les autres espèces se projettent, raison pour laquelle il utilisait des catégories intermédiaires (épi-endogée, épi-anécique, endo-anécique et intermédiaire). On est donc passé d'une vision continue à une vision discrète, ce qui pose des problèmes pour assigner certaines espèces de vers de terre. Le second glissement est que les catégories ont de plus en plus souvent été utilisées en synonymie de groupe fonctionnel. Ce glissement est problématique car les catégories définies par Marcel Bouché n'ont jamais eu pour but de décrire les effets des vers de terre sur leur écosystème. Les implications de ces glissements sont discutées. Par ailleurs, nous recommandons (i) de revenir aux textes originels, (ii) d'utiliser les catégories intermédiaires (ou des pourcentages d'appartenance aux 3 classes principales) pour mieux décrire les caractéristiques des espèces de vers et (iii) de ne pas utiliser le terme « groupe fonctionnel » pour parler des catégories écologiques de vers.

Mots-clés

Groupe fonctionnel, anécique, épigé, endogé, lombric, faune du sol

SUMMARY

SHOULD WE STILL USE THE EARTHWORM ECOLOGICAL CATEGORIES DEFINED 50 YEARS AGO BY MARCEL BOUCHÉ?

A critical and historical review

The earthworm ecological categories defined by Marcel Bouché between 1971 and 1977 were successful and universally adopted. However, two silent shifts can be detected about their use. The first shift is that most of the authors forgot that the three main categories (anecic, endogeic and epigeic) were indeed the three poles of a ternary plot between which all the existing species should be placed. This is the reason why, intermediate categories were used by Marcel Bouché (epi-anecic, endo-anecic and endo-epigeic and intermediate, i.e. in the centre of the ternary plot). This first shift made a categorical representation out of a continuous world and this led to difficulties in assigning accurately some earthworm species. The second shift is the use of ecological categories as functional groups, something Marcel Bouché never did since he never intended to describe the effects of earthworms on their environment. The consequences of these shifts are discussed. In conclusion, we recommend to (i) read the seminal papers (however written in French), (ii) use the intermediate ecological categories in order to better describe the characteristics (and their variability) of earthworm species and (iii) not use the term « functional group » for ecological categories.

Key-words

Functional group, anecic, epigeic, endogeic

RESUMEN

¿ES NECESARIO SEGUIR UTILIZANDO LAS CATEGORÍAS ECOLÓGICAS DE LOMBRICES DEFINIDAS POR MARCEL BOUCHÉ HACE 50 AÑOS?

Una visión histórica y crítica

Las categorías ecológicas de lombrices definidas por Marcel Bouché para las lombrices francesas entre 1971 y 1977 tuvieron un suceso mundial y están ahora utilizadas por todos los autores de todos los continentes. Sin embargo, en la literatura científica pueden detectarse dos cambios de sentido y de uso. El primero es que la mayoría de los autores olvidaron que según Marcel Bouché, las categorías anécicas, epigeas y endogeas no son 3 polos entre los cuales todas las demás especies se proyectan, razón por la que utilizaba categorías intermedias (epi-endogea, epi-anécica, endo-anécica e intermedia). Así pasamos de una visión continua a una visión discreta, lo que plantea problemas para asignar ciertas especies de lombriz. El segundo cambio es que se utilizaron las categorías cada vez más como sinónimo de grupo funcional. Este cambio es problemático porque las categorías definidas por Marcel Bouché nunca tuvieron por objeto describir los efectos de las lombrices sobre su ecosistema. Se discuten las implicaciones de estos cambios. Por otra parte, recomendamos (i) volver a los textos originales, (ii) utilizar las categorías intermedias (o porcentajes de pertenencia a las 3 clases principales) para describir mejor las características de las especies de lombrices y (iii) no utilizar el término «grupo funcional» para hablar de las categorías ecológicas de lombrices.

Palabras clave

Grupo funcional, anécico, epigeo, endogeo

ASPECTS HISTORIQUES

Les vers de terre sont les organismes du sol les mieux connus par le grand public et parmi la faune des sols, ce sont les organismes les plus étudiés par les scientifiques. Marcel Bouché a grandement contribué à ces recherches. Il a notamment publié en 1972 l'ouvrage de référence « Lombriciens de France : écologie et systématique », dans lequel il décrit les nombreuses espèces et communautés de vers de terre qu'il a observées sur plus de 1 000 localités couvrant toute la France métropolitaine. Il y définit également ce qu'il a nommé des « catégories écologiques » qui connaîtront un succès mondial. La réponse à la question posée dans le titre est donc bien sûr oui. Toutefois, au-delà de l'aspect provocateur de ce titre, nous voulons attirer l'attention de la communauté scientifique sur les usages (et mésusages) actuels de ces catégories écologiques et sur les limites de leur application. Pour ce faire, il est crucial de comprendre la genèse de cette classification et les raisons de son succès mondial. Il est aussi utile de se rappeler que ce travail a été publié presque uniquement en français ce qui a pu être la cause d'une transmission imparfaite des idées.

La définition des catégories écologiques a d'abord été proposée par Marcel Bouché dans deux publications (Bouché, 1971 ; Bouché, 1972) puis affinée ensuite dans un article plus tardif (Bouché, 1977). L'article de 1971 présente les 3 catégories écologiques principales (vers anéciques, endogés et épigés) sans offrir de définition formelle et décrit également des « cas particuliers » (comme par exemple les vers géants méditerranéens). Dès cette première publication, Marcel Bouché dit explicitement que la plupart des espèces occupent des positions intermédiaires entre les 3 pôles définis notamment à cause des variations horizontales des caractéristiques des sols qui sont plus continues qu'abruptes. Mais c'est véritablement dans son livre de 1972 que Marcel Bouché a défini et généralisé les catégories écologiques. À propos de ce livre, dont le contenu n'est accessible qu'aux chercheurs francophones, il est important de faire d'emblée plusieurs remarques importantes :

- (i) la définition des catégories écologiques de vers est placée, comme le démontre l'index à la fin de l'ouvrage, dans le septième chapitre du livre intitulé « Chorologie ». Ce chapitre vise à décrire et expliquer la répartition spatiale des espèces dans le but de « (comprendre) le passé phylogénétique et paléographique des taxons considérés », tâche d'autant plus importante en « absence de fossiles » pour ces organismes ;
- (ii) dans ce septième chapitre, Marcel Bouché définit les 3 catégories principales (anécique, épigé et endogé) en se basant sur une dizaine de paramètres, que l'on nommera traits selon la sémantique actuelle. Ces traits se réfèrent à des attributs morphologiques (coloration de l'épiderme, caractéristiques de la queue et taille de l'organisme), anatomiques (types de musculature, type de néphridiopores), physiologiques (intensité respiratoire, pouvoir de régénération), comportementaux (mobilité) et à un trait d'histoire de vie (forme

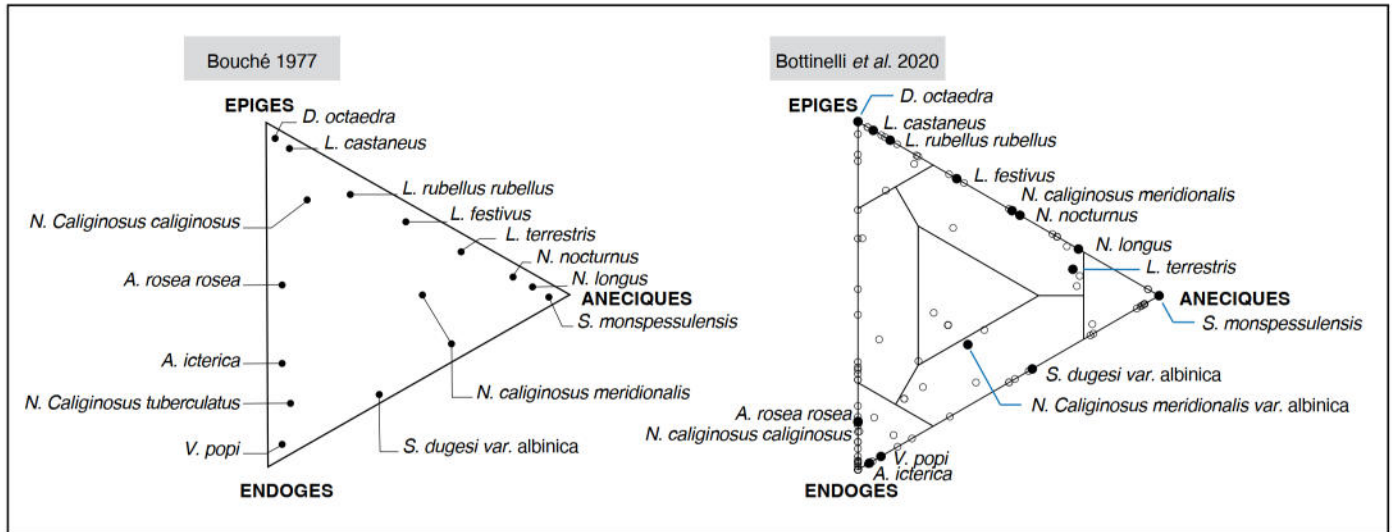
de vie ralentie). Même si Marcel Bouché parle un peu plus tôt dans l'ouvrage de la distribution verticale des vers comme un critère potentiellement distinctif, celle-ci est la conséquence des adaptations des vers et surtout elle a le défaut, selon Marcel Bouché, d'être variable en fonction du climat et des actions humaines comme le labour. Il est important de noter que cette définition des catégories principales et la liste des traits utilisés ne permettent pas au lecteur de classer les vers existants puisqu'aucune méthodologie de calcul n'est proposée. Que fait-on quand un ver a cinq caractéristiques des vers anéciques, trois des vers endogés et deux des vers épigés ? Si le lecteur ne peut classer les vers lui-même, Marcel Bouché a pris soin dans le chapitre 6 ("Taxologie") de son livre de 1972 de décrire chacune des espèces présentes en France et de lui attribuer, dans la plupart des cas, une catégorie écologique (principale ou intermédiaire). Néanmoins et sans qu'il soit possible d'en comprendre la raison, un certain nombre d'espèces (39) n'ont pas été attribuées à une catégorie écologique. C'est par exemple souvent le cas des vers de la famille des Hormogasteridae pour laquelle parmi les 6 espèces décrites par Bouché, seulement trois sont assignées à une catégorie. Il y a là probablement des efforts à faire car dans la littérature les membres de cette famille sont décrits comme des vers endogés (Novo *et al.*, 2012) alors qu'ils sont parfois très pigmentés et de grande taille (mais Bouché (1972) en décrit certains comme des anéciques imparfaits) ;

- (iii) En toute cohérence par rapport à ses propos liminaires de 1971, Marcel Bouché n'utilise pas les 3 catégories écologiques comme des catégories exclusives mais plutôt comme les 3 pôles d'un triangle et assigne à certaines espèces des catégories « intermédiaires » (les vers épi-anéciques, les vers épi-endogés, les vers endo-anéciques et les vers intermédiaires). Notons qu'aucune définition formelle n'est proposée dans le livre (l'index du livre ne répertorie que le mot « épi-endogé » et renvoie à une page où ce mot est utilisé sans définition). Marcel Bouché se borne à rappeler que « certaines espèces peuvent avoir pris une position écologique effectivement transitoire, d'autres occupent successivement deux fonctions dans le temps ».

En 1977, Marcel Bouché publie dans les actes d'un colloque francophone une synthèse de ses réflexions sur le sujet. Cet article est le plus cité car des versions traduites en anglais sont disponibles. Cette troisième publication reprend les principes précédents en redécrivant les 3 catégories écologiques archétypales et en présentant une espèce type pour chaque catégorie : *Lumbricus castaneus* (Savigny, 1826) pour les épigés, *Aporrectodea longa* (Ude, 1885) pour les anéciques et *A. ictérica* (Savigny, 1826) pour les endogés. Le lecteur avisé notera que les 11 critères utilisés précédemment sont devenus 15, que certains critères ont disparu (la forme des pores de

Figure 1 : Diagramme situant approximativement quelques espèces communes dans le système tripôle des catégories écologiques : il n'y a pas de coupures tranchées mais un moyen de classement relatif (à gauche, la version originale de Bouché (1977), à droite celle revue par Bottinelli *et al.* (2020)).

Figure 1: Figure showing the location of some species in the ternary plot of the main ecological categories (left: the original version of Bouché (1977) ; right: the new version of Bottinelli *et al.* (2020)).



néphridies, la forme de la queue et l'épaisseur des téguments) et que de nouveaux sont apparus (liés à la reproduction, la maturation, la résistance aux irritants, la diète, la réaction à un stimulus lumineux, la vitesse du transit intestinal et les types de soies). Ces différences ne sont pas commentées dans l'article en question. Cette publication insiste aussi, figure à l'appui, sur un aspect décrit depuis 1971 : ces 3 catégories représentent 3 pôles, et donc un triangle, entre lesquels les espèces se répartissent. La figure en question a eu un beau succès d'estime et est souvent reproduite telle quelle alors même que sa légende est des plus succinctes, ne citant pas la méthode utilisée pour créer le triangle en question (Figure 1).

L'article ne donne pas non plus d'indication sur comment le triangle et la projection des espèces ont été réalisés. Quand, après de vaines recherches, nous avons posé la question directement à Marcel Bouché, il a avoué qu'il ne savait plus comment cette figure avait été obtenue et il a précisé qu'en fait, c'était un chercheur anglais (J.E. Satchell) qui l'aurait réalisée ! Pour la petite histoire, précisons aussi qu'il y a sur cette figure célèbre une chose étrange avec une flèche précisant la position d'une espèce (*A. caliginosa meridionalis*) qui mène à 2 endroits du triangle ! Il est néanmoins possible que cela fasse référence aux 2 formes possibles de cette espèce (une brune et une albinique, pour cette dernière Marcel Bouché précise dans son livre qu'elle est plus endogée).

LES CATÉGORIES ÉCOLOGIQUES DE MARCEL BOUCHÉ REPOSITIONNÉES DANS LES COURANTS DE LA RECHERCHE ACTUELLE

Les traits utilisés pour créer la classification peuvent être mis en lien avec un large spectre de contraintes environnementales. La coloration de l'épiderme peut être vue comme un trait d'anti-prédation (camouflage par homochromie avec la litière végétale) et de résistance aux rayons UV. L'existence d'une forme de vie ralentie peut être reliée à des contraintes climatiques et la taille de l'organisme à la profondeur de sol ; et ainsi de suite pour les autres traits. Il semble que la logique qui préside à ces choix était de capter la réponse des vers de terre aux variations de l'environnement, au travers de traits qui seraient dits, aujourd'hui, de réponse (Pey *et al.*, 2014). Il apparaît que les catégories écologiques des vers de terre, telles que définies par Marcel Bouché, regroupent des espèces qui se chevauchent de manière significative dans leurs manières d'exploiter leur habitat : il s'agit alors de « guildes » (Grinnell, 1917).

UN SUCCÈS MONDIAL QUI CACHE MAL QUELQUES ZONES D'OMBRE ET CERTAINS MÉSUSAGES

La définition des catégories écologiques a eu un succès incroyable et évident. Bottinelli *et al.* (2020) ont montré que depuis les années 70, plus de 10 % des articles de recherche ayant « earthworm » comme mot-clef citent au moins un des 3 publications princeps de Marcel Bouché. Il faut néanmoins noter plusieurs dérives ou oublis à propos du travail pionnier de Marcel Bouché :

(i) Dans la très grande majorité des cas, seules les 3 catégories principales de ver sont utilisées. Cela peut se comprendre puisque la communauté scientifique ne dispose pas de définition précise des 4 autres catégories. Ces pôles sont devenus peu ou prou des catégories fixes et exclusives alors même que Marcel Bouché insistait, dès 1971, sur le caractère continu de son classement. Cet usage restreint à 3 catégories exclusives plaqué sur un continuum entraîne inévitablement des problèmes et peut, par exemple, expliquer certains échecs de généralisation. Ainsi, van Groenigen *et al.* (2019) ont dans une méta-analyse récente étudié la fertilité chimique des turricules de vers de terre (teneurs totales et disponibles en N et P). Leur conclusion est sans appel : il n'y a pas, à leur grande surprise, de relation claire entre ces paramètres et les catégories écologiques de vers. De la même manière, plusieurs auteurs (Bastardie *et al.*, 2005 ; Felten et Emmerling, 2009) ont voulu étudier les caractéristiques des galeries produites par les vers de terre et ont été étonnés de la très grande variabilité qui existe entre vers de terre au sein d'une même catégorie écologique.

(ii) L'usage majoritaire et exclusif des 3 catégories principales fait aussi que les 4 autres catégories ne sont presque jamais utilisées. De fait, si on se focalise sur les espèces les plus fréquentes et décrites par Bouché comme appartenant à une catégorie intermédiaire, on trouve *L. terrestris* (nommé *L. herculeus* dans Bouché (1971)) comme épi-anécique, *Octolasion cyaneum* comme épi-endogé et *Allolobophora chlorotica* qui est épi-endogé pour la forme « verte » et intermédiaire pour la forme leucotypique. Or, dans une étude bibliographique récente, Bottinelli *et al.* (2020) ont montré que *A. chlorotica* est toujours donné comme un ver endogé (sauf dans 1 publication), *O. cyaneum* également alors que *L. terrestris* est décrite comme un ver anécique ou un ver épigé dans 92 et 8 % des cas respectivement. Donc soit les auteurs ne se réfèrent pas à l'ouvrage de Marcel Bouché (1972) et utilisent des définitions ad-hoc (voir le point (iv)), soit les catégories intermédiaires sont vues comme une hiérarchie emboîtée avec des vers épi-anéciques qui constitueraient par exemple une sous-catégorie des vers anéciques. Dans tous les cas, cela pose problème par l'absence de référentiel clair et précis.

(iii) C'est cette absence de référentiel et de règles précises d'assignation qui rend malaisé l'usage de ces catégories dans d'autres situations ou continents où les vers Lumbricidae, très majoritaires en France, sont plus rares ou absents. Cela aboutit à un flou qui peut rendre difficile la stabilisation des connaissances : ainsi dans la même étude bibliographique (Bottinelli *et al.*, 2020), le ver asiatique *Metaphire guillelmi* est décrit soit comme anécique (dans 80 % des cas), soit comme endogé (dans 20 % des cas) mais le cas extrême est un autre ver asiatique *Amyntas gracilis* qui est considéré par les auteurs comme anécique dans 14 % des cas, endogé dans 14 % des cas, épigé dans 43 % des cas et épi-endogé dans 29 % des cas. Il est alors véritablement difficile de comprendre comment les catégories écologiques ont été attribuées par les auteurs et cela peut avoir des répercussions négatives pour les futures études bibliographiques et notamment pour les méta-analyses.

(iv) On peut comprendre le flou qui règne dans les assignations d'espèces non-européennes que Marcel Bouché n'a jamais étudiées ni rencontrées. Mais, il est quand même intéressant de comprendre comment les auteurs justifient la catégorie écologique des vers utilisés dans leurs expériences ou observations. Notons tout d'abord que des justifications ne sont données que dans 10 % des cas (Bottinelli *et al.*, 2020). Quand il y a des justifications, dans 24 % des cas, une simple citation d'un des articles de Bouché est faite. Si on se penche sur les autres cas (soit 190 publications), on constate alors que dans 28 % des cas, il est fait mention de la diète (ce que mangent les vers), dans 19 % de la distribution verticale et donc de la position dans le sol, dans 22 % du type de galeries réalisées (verticales ou non), dans 5 % de la taille des organismes et dans 2 % de la pigmentation des vers. Au final, on perçoit que des définitions personnelles et pratiques ont émergé, pas toujours en accord avec les principes énoncés par Marcel Bouché. Ainsi, en caricaturant, les anéciques sont de gros vers pigmentés faisant des galeries verticales et profondes et consommant de la litière en surface ; les endogés, de taille moyenne et au tégument non pigmenté, font des galeries « horizontales » et consomment uniquement du sol ; les épigés mangent de la litière et ne creusent pratiquement pas. Nous pensons que ces définitions « maison » ne sont pas toujours en parfaite cohérence avec les propos de Marcel Bouché (par exemple, Marcel Bouché ne parle pas de la forme ou de la profondeur des galeries, sauf à propos des vers anéciques) et ont fini par constituer un écran de fumée derrière lequel tout le monde se cache. Cela pose question car ces définitions n'ont jamais été formellement testées.

(v) Dans le même ordre d'idée, au fil du temps, une dérive est perceptible dans l'usage qui est fait de ces catégories écologiques et on note que, de plus en plus souvent, ces catégories sont utilisées en synonymie de groupe fonctionnel

(Bottinelli et Capowiez, 2021), terme qui n'a pourtant jamais été utilisé par Marcel Bouché. Il est évident que cette dérive est également alimentée par l'usage des définitions « maison » concernant les 3 principales catégories puisque ces dernières mobilisent des caractéristiques de galeries, de diète et de position dans le profil de sol. Cette dérive n'est cependant pas neutre et alimente tout un pan de la recherche actuelle qui veut faire un lien entre vers de terre et fonctionnement du sol, jusqu'aux services écosystémiques. Mais quel crédit apporter à de telles études si, *in fine*, les définitions ont été modifiées par des usages successifs ? D'un point de vue historique, il est probable que des mélanges aient été réalisés entre les définitions des catégories écologiques de Marcel Bouché et celles définies par Lee (1959) à propos des vers Megascolecidae de Nouvelle-Zélande (les vers de litière, les vers du sous-sol et les vers du sol superficiel). Les 2 classifications étant à 3 catégories et se recoupant globalement, on peut penser qu'une fusion a pu s'opérer (voir Lee (1985) pour une discussion sur les ressemblances et les différences entre ces 2 classifications). Or parmi les critères utilisés par Lee (1985), on trouve la présence et le type de galeries créées par les vers. Ce flou sur les critères utilisés/utilisables et sur le fait que ces catégories puissent être fonctionnelles va connaître son point d'orgue dans une revue de Lee et Foster (1991) qui affirme (sans citer de référence) la concordance entre type de galeries et vers anéciques ou endogés (les vers épigés sont vite écartés : « epigeic earthworms do not make burrows ») avec des galeries nombreuses, ramifiées, non ouvertes à la surface et labiles pour les endogés et de véritables terriers, durables et ouverts à la surface (il n'est pas fait référence à la verticalité) pour les anéciques. On voit donc ici à l'œuvre un mélange entre classifications et, par rebond, une adéquation entre catégories écologiques et organisation du réseau de galeries, prémisses indispensables à l'utilisation des catégories comme des groupes fonctionnels, i.e. nous renseignant sur les effets que les vers ont sur leur environnement. Avec le peu de moyens existant à l'époque pour étudier le comportement excavateur des vers, cet amalgame a pu perdurer. Ce n'est que dans les années 2000 que des observations non conformes à ces prédictions se sont accumulées (Bastardie *et al.*, 2005 ; Felten et Emmerling, 2009).

Toutes ces remarques pourraient apparaître comme des batailles un peu vaines entre experts. Néanmoins, nous pensons que c'est bien plus que cela. Tout d'abord, d'un point de vue épistémologique, il est regrettable que des catégories écologiques qui n'ont jamais été créées pour décrire les effets des vers sur leur milieu soient utilisées, par dérives successives, comme de possibles groupes fonctionnels alors que la pertinence de cet usage n'a jamais été testée ni démontrée. D'un point de vue plus général, nous pensons qu'il est également dommageable que, partis dans les années

70 de définitions précises (même si des règles d'assignation manquaient) et de la description d'un continuum entre catégories, on soit passé à une vision appauvrie n'utilisant que les 3 archétypes pour décrire la grande variabilité de vers existant. Il est même devenu difficile pour un jeune chercheur de revenir en arrière tant l'utilisation des 3 archétypes est devenue massive, omniprésente et presque incontournable. Nous en voulons pour preuve, le fait que dans tous les livres généraux relatifs à la faune du sol (Lee, 1985 ; Edwards et Bohlen, 1996 ; Lavelle et Spain, 2001), seules les 3 catégories principales sont décrites. Notons toutefois que dans ce dernier ouvrage, les vers endogés sont néanmoins subdivisés en 3 catégories (més-, poly- et oligohumiques). Cependant, de manière concrète, cette vision restreinte pose problème et il n'est pas surprenant de voir depuis quelques années des articles distinguant, au sein des vers anéciques, des vers dits « anéciques stricts » et vers « épi-anéciques » (Hoeffner *et al.*, 2018). Mais, si les auteurs citent Bouché (1972, 1977) pour se justifier et basent leur définition sur des différences en matière d'intensité de creusement de galeries et de taux d'enfouissement de litière, jamais Marcel Bouché n'a distingué ces catégories en fonction de l'intensité de creusement, s'étant juste borné à rappeler que toutes les positions intermédiaires sont possibles, ce qui peut impacter leur diète. Même à ce propos, Marcel Bouché explique que anéciques et épigés consomment tous deux de la litière mais que ce qui les différencie c'est la taille des éléments consommés et le fait que les anéciques mélangent cette litière avec de la terre minérale, pas l'intensité de l'enfouissement. L'usage du distinguo entre anéciques stricts et épi-anéciques ressemble donc plus à une astuce face à un problème rencontré (la grande disparité des comportements au sein des « anéciques » quand on ne considère que 3 catégories) qu'à une réelle réévaluation des catégories et de leurs possibles (més)-usages. Nous comprenons parfaitement ce qui peut amener des auteurs à faire ce distinguo utile que Marcel Bouché faisait lui-même (sans conteste, il classe la plupart des *Lumbricus* de grande taille comme des épi-anéciques dans son livre de 1972) mais, encore une fois, les bases scientifiques sont très friables (utilisation de l'intensité de creusement ou d'enfouissement) et montrent que chacun adopte des définitions « maison » pour s'accommoder des difficultés rencontrées. Nous pensons qu'au contraire qu'une remise à plat s'impose.

Au-delà du microcosme français, les dérives observées nous semblent également hasardeuses dans un contexte actuel où les forts besoins soit en matière de généralisation spatiale soit d'indicateurs de services poussent certains auteurs non spécialistes de la faune du sol à simplement utiliser les 3 catégories archétypales comme des proxy fiables à la fois de la réponse des vers à des variations de leur milieu (sous l'influence de pratiques agricoles ou de contaminations) mais également de leur influence sur les fonctions du sol. Ainsi, Orgiazzi et Panagos (2018), dans un article conceptuel, proposent d'intégrer

un effet vers de terre dans les modèles d'érosion classiques. En absence de données plus précises, ils utilisent l'abondance totale et la richesse spécifique mais précisent bien qu'à terme, un usage des groupes fonctionnels (sic) de vers de terre, à savoir les vers épigés, endogés et anéciques, serait utile. Nous pensons que pour étudier plus finement les interactions entre vers et érosion, il sera plus intéressant de considérer des catégories écologiques moins grossières et idéalement des groupes véritablement fonctionnels si ceux-ci venaient à être définis, ce que souhaitons ardemment.

De fait, et pour aller plus loin qu'une simple critique d'un mésusage, il convient de remarquer que les études des liens entre les catégories écologiques de vers de terre et les services écosystémiques sont pour l'instant purement qualitatives et donc globalement inopérantes : les auteurs relient par des flèches les 3 catégories archétypales à des fonctions puis des services. Dans le meilleur des cas, l'épaisseur desdites flèches est censée nous renseigner sur l'intensité de la relation. A une exception, tous ces articles ne tiennent compte que des 3 catégories principales de vers et malheureusement pour l'article où ce n'est pas le cas (Rüdisser *et al.*, 2021), les auteurs ont certes utilisé des catégories intermédiaires mais ont réalisé une assignation étonnante des vers aux catégories avec, par exemple, *L. castaneus* (le ver épigé typique selon Bouché (1977)) placé dans la catégorie des endogés (polyhumiques mais peu importe). Bref, on sent bien que pour avancer sereinement dans cette direction, il est indispensable de reposer les bases d'un bon usage des catégories écologiques définies par Marcel Bouché ou alors, si c'est possible, de les revisiter.

LES SOLUTIONS : MIEUX RELIRE LES AUTEURS ANCIENS ET TESTER DE NOUVELLES CATÉGORIES ?

En réponse aux usages actuels des catégories écologiques qui se sont éloignés des définitions originales, notre premier conseil est de relire les différents écrits de Marcel Bouché, souvent plus modérés et subtils que les citations ultérieures. Cependant, relire les écrits de Bouché est malheureusement impossible ou très difficile pour les chercheurs non francophones et c'est donc à notre communauté française qu'il appartient de faire ce travail de relecture (ou de traduction des écrits originaux en anglais) et de rappeler sans cesse que la majorité des espèces occupent des positions intermédiaires entre les 3 pôles, raison pour laquelle des catégories intermédiaires ont été définies mais malheureusement peu utilisées. À l'évidence, l'absence de définition précise a été préjudiciable à leur bon usage.

C'est pour répondre à ces problèmes que Bottinelli *et al.* (2020) ont récemment entrepris d'utiliser une démarche inverse (ou rétro-ingénierie) qui, partant des assignations proposées

dans l'ouvrage Lombriciens de France (Bouché, 1972), avait pour but de comprendre la façon dont Marcel Bouché avait procédé. Ils ont montré que 13 critères morpho-anatomiques étaient suffisants, avec un poids particulièrement fort pour les 4 premiers (pigmentation (oui/non), coloration de l'épiderme, longueur et masse des vers). Grâce à cette démarche statistique, ces auteurs ont pu, en outre, réaliser des assignations pour les espèces « orphelines » (i.e. non assignées par Bouché en 1972), et consolider les catégories intermédiaires en comprenant ce qui les sous-tendait (*Figure 1*). Enfin, conformément au principe énoncé par Bouché (1971) et repris par Lee (1985), c'est-à-dire que les 3 catégories principales sont les 3 pôles d'un triangle, ces auteurs ont proposé de définir chaque espèce par 3 pourcentages d'appartenance aux 3 classes majeures, une idée que toute personne habituée aux analyses de sol peut aisément comprendre (cf le triangle de texture). La première solution pour garantir un bon usage de l'héritage de Marcel Bouché est donc d'utiliser les 7 classes ainsi redéfinies (discrétisation) ou les pourcentages par rapport aux 3 pôles (forme continue). Notons que la connaissance des 13 critères peut, en théorie, aboutir à une assignation pour n'importe quelle espèce de ver de n'importe quel continent (sous hypothèse que cette catégorisation fasse sens pour des familles de vers autres que les Lumbricidae européens). Pour la petite histoire, le triangle original de Bouché (1977) et celui revisité par Bottinelli *et al.* (2020) sont globalement similaires (*Figure 1*) donc quelle que soit la méthode (inconnue) utilisée dans les années 1970 pour faire ce triangle, l'usage de statistiques modernes confirme le résultat. Cependant, les positions de *A. caliginosa meridionalis*, *A. rosea* et *N. caliginosus caliginosus* (appelé *A. caliginosa* dans la littérature actuelle) sont plus proches du pôle endogé que ce qu'avait estimé Marcel Bouché.

Même si cette solution (7 catégories ou usage des pourcentages) va dans le bon sens et répond à une dérive dans l'usage des catégories, il reste le problème relatif à l'utilisation de ces catégories comme des groupes fonctionnels. En effet, dans l'approche de Bottinelli *et al.* (2020), les auteurs ont adopté la démarche de Bouché et se sont placés dans une démarche de « chorologie ». Pour avancer sur la question de la possibilité que les catégories écologiques soient également des groupes fonctionnels, il faudra soit en passer par des méta-analyses (avec les limites de celles-ci ; cf van Groenigen *et al.*, 2019) mais là aussi en dépassant le cadre étrié des 3 catégories principales, soit réaliser des études expérimentales qui risquent malheureusement de devoir se passer, au moins en partie, en conditions de laboratoire. Dans tous les cas, ces études visant à analyser les relations entre les traits des vers de terre et les fonctions pourront, elles aussi, bénéficier de l'utilisation des pourcentages d'appartenance aux 3 pôles, rendant possible des études par régression ou corrélation plutôt que des analyses de variance sur variable catégorique.

CONCLUSIONS

Oui, il faut continuer à utiliser les catégories écologiques de Marcel Bouché mais dans le respect de l'esprit et des écrits de cet auteur :

- Les 3 catégories principales ne sont que les trois pôles d'un triangle dans lequel se projettent toutes les espèces ; il faut donc autant que possible favoriser l'usage des 7 catégories ou celui des pourcentages relatifs aux 3 pôles ; tous les pédologues de la terre sont rompus à cet usage pour analyser les sols, les biologistes du sol peuvent le faire également.
- Les catégories écologiques n'ont pas été conçues pour être des groupes fonctionnels et donc le fait qu'elles puissent être assimilées à des groupes fonctionnels, c'est-à-dire des groupes d'espèces aux effets similaires sur des fonctions du sol, reste à démontrer formellement.

La communauté française de biologie du sol est, qu'elle le veuille ou non, responsable et garante du bon usage des termes définis par Marcel Bouché et de leur bonne compréhension notamment puisqu'il ne s'est pas exprimé, à l'époque, dans l'actuelle langue véhiculaire des sciences.

REMERCIEMENTS

Nous remercions chaleureusement les collègues du réseau TEBIS (www.reseau-tebis.fr) qui ont participé aux discussions fructueuses ayant abouti à cet article d'opinion.

BIBLIOGRAPHIE

- Bastardie F., Capowiez Y., Renault P., Cluzeau D., 2005 - A radio-labelled study of earthworm behaviour in artificial soil cores in term of ecological types. *Biology and Fertility of Soils*, 41, pp. 320–327.
- Bottinelli N., Hedde M., Jouquet P., Capowiez Y., 2020 - An explicit definition of earthworm ecological categories - Marcel Bouché's triangle revisited. *Geoderma*, 372, 114361.
- Bottinelli N., Capowiez Y., 2021 - Earthworm ecological categories are not functional groups. *Biology and Fertility of Soils*, 57, pp. 329-331.
- Bouché M., 1971 - Relation entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrés par le rôle pédobiologique des vers de terre. In: Pesson, P., (Ed.) *La vie des sols*. Paris, Gauthier-Villars, pp. 187-209.
- Bouché M., 1972 - Lombriciens de France. *Ecologie et Systématique*. INRA, Paris.
- Bouché M., 1977 - Stratégies lombriciennes. In: Lohm U, Persson T (Eds) *Soil organisms as components of ecosystems*, vol. 25, *Ecology Bulletin*, Stockholm, pp. 122-132.
- Edwards C.A, Bohlen P.J., 1996 - *Biology and ecology of earthworms*. Chapman & Hall, Londres.
- Felten D., Emmerling C., 2009 - Earthworm burrowing behaviour in 2D terraria with single- and multi-species assemblages. *Biology and Fertility of Soils*, 45, pp. 789–797.
- Grinnell J., 1917 - The niche-relationships of the California thrasher. *The Auk*, 34, pp. 427-433.
- Hoefner K., Monard C., Santonja M., Cluzeau D., 2018 - Feeding behavior of epinecic earthworm species and their impacts on soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 125, pp. 1-9.
- Lavelle P., Spain A.V., 2001 - *Soil ecology*. Kluwer Academic Publisher, New-York.
- Lee K.E., 1959 - The earthworm fauna of New-Zeland. *N.Z. Dept. Sci. Industry. Res. Bull.*, 130.
- Lee K.E., 1985 - *Earthworms their ecology and relationships with soils and land use*. Academic Press, Sydney.
- Lee K.E., Foster R.C., 1991 - Soil fauna and soil structure. *Australian Journal of Soil Research* 29, pp. 745–775.
- Novo M., Almodovar A., Fernandez R., Trigo D., Diaz-Cosin J., Giribet G., 2012 - Appearances can be deceptive: different diversification patterns within a group of Mediterranean earthworms (Oligochaeta, Hormogastridae - *Molecular Ecology*, 21, pp. 3776-3793.
- Orgiazzi A., Panagos P., 2018 - Soil biodiversity and soil erosion: it is time to get married. Adding an earthworm factor to soil erosion modeling. *Glob. Ecol. Biogeog.*, 27, pp. 1155–116.
- Pey B., Laporte M.-A., Nahmani J., Auclerc A., Capowiez Y., ..., Hedde M., 2014 - A thesaurus for soil invertebrate trait-based approaches. *PLoS ONE* 9(10): e108985.
- Rüdiger J., Tasser E., Peham T., Meyer E., Tappeiner U., 2021 - Hidden engineers and services providers: Earthworms in agricultural land-use types of South Tyrol, Italy. *Sustainability*, 13, 312.
- van Groenigen J.W., van Groenigen K.J., Koopmans G.F., Stokkermans L., Vos H.M.J., Lubbers I.M., 2019 - How fertile are earthworm casts? A meta-analysis. *Geoderma*, 338, pp. 525–535.