

Publ. 145

Reprint from

**Advances in
MANAGEMENT AND CONSERVATION
OF
SOIL FAUNA**

EXEMPLAIRE RÉSERVÉ

Editors

G.K. VEERESH

D. RAJAGOPAL

C.A. VIRAKTAMATH

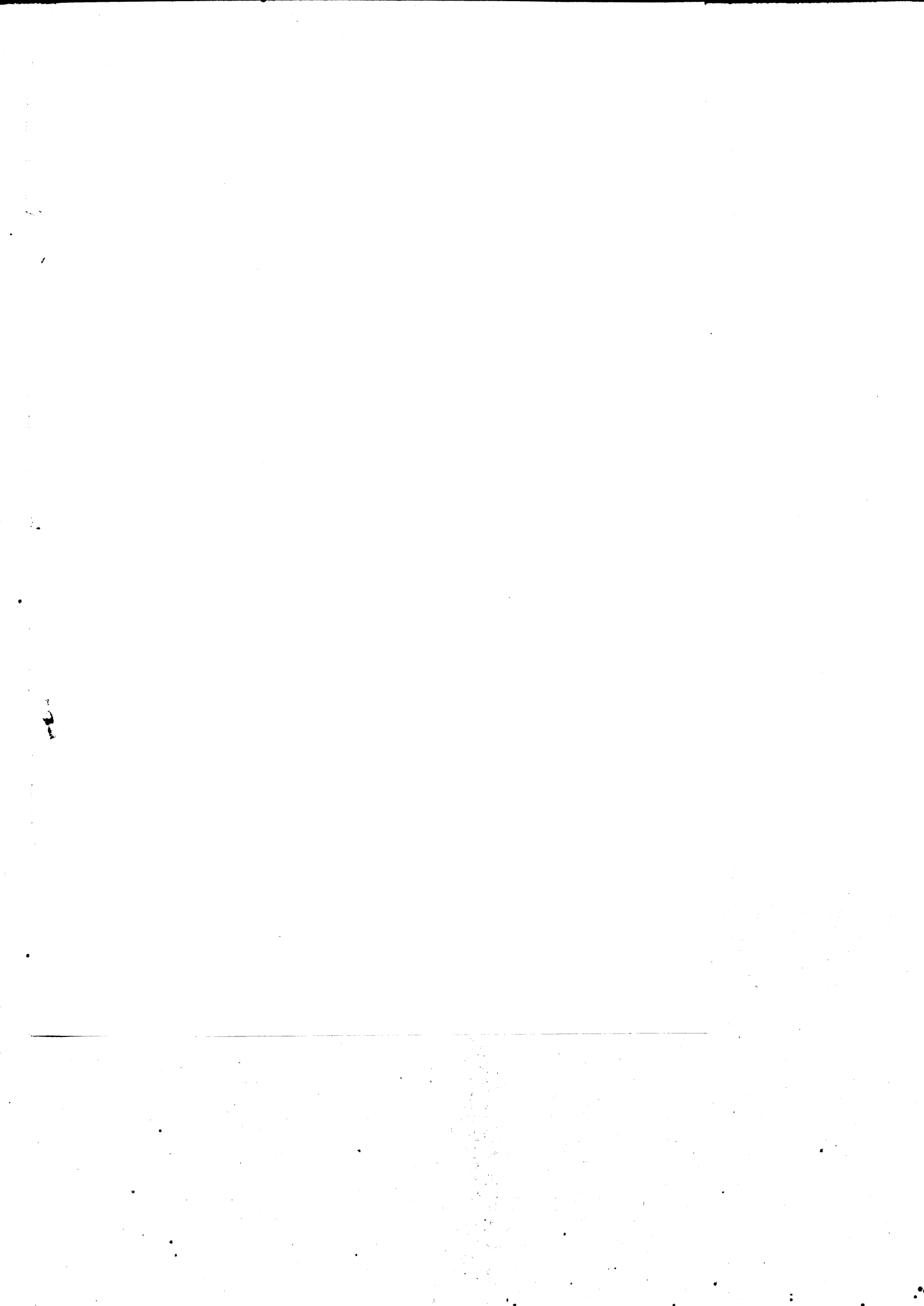


OXFORD & IBH PUBLISHING CO. PVT. LTD.

New Delhi

Bombay

Calcutta



8.3. REGULATION DE L'ACTIVITE LOMBRICIENNE: INFLUENCE DE LA TEMPERATURE, DE LA PHOTOPERIODE ET DE L'HUMIDITE IN SITU SUR L'INDICE DE MOBILITEDE *NICODRILUS LONGUS LONGUS* (UDE) (LUMBRICIDAE; OLIGOCHAETA)

J.-C. Heidet et M.B. Bouche

Laboratoire de zooécologie du sol, INRA/CNRS, CEPE BP 5051, F-34033 Montpellier, France

INTRODUCTION

L'étude écologique du rôle des organismes implique:

- 1) la connaissance des types de rôles assurés,
- 2) l'importance quantitative des organismes assurant l'action,
- 3) l'influence des facteurs régulant l'activité des organismes en cause.

Pour les lombriciens, le constat de période de repos total sous forme de léthargie est trivial et de nombreuses études ont été consacrées aux facteurs déclenchant cette inactivité, depuis l'observation initiale de Vejdovski (1892). Il s'agit essentiellement d'études portant sur l'*inactivité totale* (= léthargie) qui a fait l'objet de nombreuses études en raison de la multiplicité des formes de léthargie et de la complexité des processus en cause. Une bonne synthèse en a été donnée par Saussey, (1966).

Mais en dehors de la léthargie, les lombriciens peuvent être plus ou moins actifs, ou encore une population peut n'être que partiellement léthargique. Ceci est évident chez les poikilothermes vis-à-vis de la température. On peut penser que l'humidité, la nourriture, divers besoins liés aux cycles sexuels, à la reconstitution de réserves, etc. jouent également un rôle.

La présente étude a pour objectif d'étudier à partir d'un indice de mobilité ou d'activité préalablement décrit (Bouché, 1975) les facteurs régulant les léthargies (diapause et quiescence) et le niveau d'activité (hors léthargie) de la population de *N. longus longus* (Ude, 1886). Les indices et facteurs principaux pris en compte (température, humidité, photopériode) ont été établis à partir de mesures effectuées directement au terrain; il s'agit donc d'une étude écophysiological. Cette recherche poursuit simultanément trois objectifs:

- 1) la mise en évidence du rôle respectif des facteurs régulant l'activité et les léthargies d'anéciques adultes;
- 2) l'établissement d'ajustements mathématiques permettant une simulation de l'activité anécique *in situ* dans le but de l'élaboration du Sous Modèle d'Activité (SMA) de la

deuxième version du modèle REAL (Rôle Ecologique et Agronomique des Lombriciens: Bouché, en prép.), le sous modèle SMA permettant l'extrapolation ou l'interpolation entre stations, populations et dates différentes;

3) une comparaison d'efficacité des méthodes de capture et l'établissement de moyens de correction dans l'expression des résultats obtenus par celles-ci.

A côté de ces deux facteurs, humidité et température, classiquement évoqués comme influençant les léthargies (quiescences et diapauses), nous avons été amenés à étudier l'influence évidente d'une "horloge biologique" (Bouché, 1977) dont le facteur photopériodique n'avait pu être prouvé par Galissian (1971), mais vient finalement d'être démontré sur *Nicodrilus giardi giardi* (Ribaucourt, 1900) expérimentalement par Saussey et Debout (1984). Cette dernière espèce est très proche de *N. longus longus* étudiée ici en tant qu'anécique typique (= à diapause).

II. MÉTHODES EMPLOYÉES

Les indices utilisés ont été présentés in Bouché (1975, 1983), nous les rappelons brièvement.

2.1. L'indice de mobilité

L'activité à chaque instant, d'un stade-taxon, est appréciée par l'indice de mobilité M_i . Cet indice est la quantité d'animaux prélevés par une méthode éthologique rapportée à la quantité totale présente. Cette proportion doit être pondérée par la propension du stade-taxon à répondre à la méthode éthologique. Ces Méthodes de prélèvement sont décrites par Bouché (1969).

La méthode éthologique oblige les animaux à se déplacer sous la contrainte d'un agent chimique (le formol). La quantité prélevée sera notée "fo". La quantité totale d'animaux est appréciée par une méthode physico-éthologique: lavage d'une aliquote de l'horizon 0-20 cm après application de la méthode éthologique au même point. Elle sera notée "fo-bl₂₀".

Une méthode purement physique de lavage de l'horizon 0-60 cm est pratiquée par ailleurs. Cette méthode permet d'apprécier la biomasse totale plus précisément que la méthode physico-éthologique. Mais la variabilité spatiale interdit d'utiliser cette biomasse (notée bl₆₀) pour apprécier l'indice de mobilité, les prélèvements bl₆₀ étant prélevés à 1 m et 1,50 m des prélèvements fo et fo-bl₂₀ (hétérogénéité par non coïncidence spatiale)

Le rapport $\frac{fo}{fo-bl_{20}}$ dépend à chaque instant

- 1) de la sensibilité du stade-taxon à solution de formol et
 - 2) des conditions instantanées d'activité (température, léthargie, ...)
- La moyenne annuelle des données hebdomadaires (ou pluriannuelles)

$\frac{\overline{fo}}{fo-bl_{20}}$ = Si, mesure seulement la sensibilité du stade-taxon à la solution formulée

(plus de variations climatiques) et théoriquement l'indice de mobilité $M_i = \frac{fo}{fo-bl_{20}} \times \frac{1}{Si}$

indique à chaque instant les aptitudes instantanées d'activité des lombriciens. Notre travail a porté sur Mib (M_i fondé sur les aptitudes en biomasses).

2.2. La parcelle d'expérience

Ces indices ont été déterminés pour le taxon *N. longus longus* dans la prairie de Cîteaux (Côte d'Or, France). Cette prairie est gérée en prairie permanente avec alternance de fauche-pâturage depuis au moins 1840 et très probablement depuis Saint Bernard au XII^{ème} siècle, ce qui garantit une absence relative de perturbations.

La végétation ne possède qu'un faciès, à *Lolio-cynosuretum* (Tuxen, 1947) (Poissonnet, comm. pers.). Le sol est limoneux, à pH neutre et à C/N = 8,6. La biomasse totale lombricienne est évaluée à environ 1,5 T/ha.

2.3. Acquisition des données

Le mode d'échantillonnage décrit par Bouché (1972) est qualifié de semi-aléatoire. Chaque semaine sont prélevés:

- la biomasse par la méthode éthologique fo,
- la biomasse par la méthode physico-éthologique fo-bl₂₀,
- la biomasse par la méthode physique bl₆₀,
- l'humidité, au point de prélèvement, sur carottes

de sol prélevées à - 10 cm, - 30 cm et - 50 cm.

Quotidiennement, sont relevés, en un seul point de la prairie:

- les températures minimales et maximales à - 5 cm, - 20 cm, - 50 cm et - 100 cm,
- la nature et le type de précipitations (abri météorologique local du monastère de Cîteaux).

Chaque date est caractérisée par son quantième: numéro du jour à partir du premier jour de l'expérience.

Les données sont disponibles dans la base de données ECORDRE (Soto et Bouche, sous presse).

2.4. Mode d'expression des données

Les biomasses sont exprimées en mg.

Les températures quotidiennes de chaque horizon sont assimilées à la moyenne des températures minimales et maximales.

L'humidité du sol est exprimée en termes de potential hydrique (pF), déterminé par une méthode osmotique, (méthode de J. de Crécy, comm. pers.; Heidet, 1983) sur des aliquotes de sol en mottes non remaniées. Nous noterons pF, pF_{.10}, pF_{.30}, pF_{.50} pour indiquer leurs horizons d'observation.

A chaque date de prélèvement, est associée la durée du jour de cette date en heures et centièmes d'heures selon la formule:

$$D_j = \beta x - \alpha \text{ avec } \cos x = - \operatorname{tg} \delta \cdot \operatorname{tg} \rho$$

$$\text{et } \delta = 0.33281 - 22.984 \cos (\Omega J) - 0.3499 \cos (2\Omega J) - 0.1398 \cos (3\Omega J) + 3.7878 \sin (\Omega J) + 0.03205 \sin (2\Omega J) + 0.07187 \sin (3\Omega J)$$

$$\beta = 0.12 \text{ si } x \text{ est en grades}$$

$$= 0.13 \text{ si } x \text{ est en degrés}$$

x est la mesure de l'arc décrit par le soleil entre son lever et son passage au méridien au lieu de l'expérimentation.

α est un terme correctif dû au relief entre le point considéré et l'horizon:

c'est l'éventuelle "ouverture ou fermeture" du site en fonction du relief.

A Cîteaux, α est estimé à 1 minute.

ρ est la latitude; à Cîteaux elle est égale à 52.37 grades.

δ est la déclinaison du soleil.

J est le numéro du jour à partir du 1er janvier (= 1).

$\Omega = \frac{2\pi}{365.25}$, le soleil décrivant sa trajectoire en 365.25 jours.

L'ensemble des données qui ont été utilisées provient d'une étude ayant duré 95 semaines (du 6/08/68 au 26/05/70) et est ordonné selon une *matrice diachronique* décrite au Tableau 1.

2.5. Méthode d'ajustement mathématique des fonctions

Divers auteurs ont, préalablement à notre travail, tenté de modéliser ces données. Mais ceux-ci ne disposaient pas de la puissance de calcul nécessaire et des logiciels adaptés. Bouché (1983) a expliqué les courbes d'activité de *N. longus longus* par une régulation saisonnière. Mazaud (1979) a déterminé des valeurs les plus favorables de potentiel hydrique (à - 10 cm) et de température (à - 10 cm) grâce à une analyse non paramétrique.

Pour notre part, nous avons utilisé le logiciel SAS (Statistical Analysis System) (Anonyme, 1982) implanté au CNUSC (Centre national universitaire sud de calcul) et principalement la procédure de régression non linéaire basée sur une méthode d'itérations successives (Ralston et Jennrich, 1978). Dans cette procédure, le critère de validité de l'ajustement est la Somme des Carrés des Ecarts (SCE) entre les valeurs observées et les valeurs calculées. Un ajustement sera considéré comme plus performant qu'un autre s'il minore la SCE.

L'hypothèse de départ est la suivante:

la mobilité est une fonction de la température, du potentiel hydrique et de la photopériode. Ce facteurs n'étant pas indépendants (lorsque la durée du jour est longue, l'été, le sol est chaud et sec, at inversement). La mobilité peut s'écrire selon l'équation (1):

$$Mib = f(\theta) \cdot g(pF) \cdot h(DJ)$$

Nous savons par ailleurs que la diapause (liée à la photopériode) n'intervient pas durant l'hiver et que le potentiel hydrique n'est pas limitant lorsque le sol est à la capacité de rétention. Dans la matrice initiale, nous avons alors sélectionné 39 quantièmes répondant aux conditions suivantes: $DJ \leq 10,1$ et $pF_{-10} \leq 3$. (Dans ce cas particulier, le potentiel hydrique a été déterminé par Vannier, selon une méthode osmotique atmosphérique). Sur cette première sous-matrice ainsi définie, nous avons testé un certain nombre de modèles mathématiques en ne retenant que ceux pouvant avoir une signification biologique. Il eut été par exemple possible d'obtenir de meilleurs ajustements avec une fonction polynômiale, mais <<elle ne fournit généralement aucune interprétation valable>> (Dagnélie, 1984). La majorité de ces modèles proviennent des travaux de Parton *et al.* (1972), de Jolivet (1982) et de Lowy et Manchon (1980).

Nous avons donc déterminé, dans cette première étape, $f(\theta)$ (provisoire), puis nous avons sélectionné 38 quantièmes supplémentaires où n'intervient pas le potentiel hydrique ($pF \leq 3$), mais probablement la durée du jour. Sur cette deuxième sous-matrice, composée des 39 quantièmes initiaux et de 38 quantièmes supplémentaires, nous avons préalablement fixé $f(\theta)$ selon la première étape. Nous avons alors testé différents modèles mathématiques de $h(DJ)$.

Table 1. Matrice d'informations utilisées pour étudier l'action des facteurs d'ambiance sur l'activité Mib et pour effectuer l'ajustement de Mib à ces facteurs

Quant.	T _{-5cm} Min	T _{-5cm} Max	T _{-20cm} Min	T _{-20cm} Max	T _{-50cm} Min	T _{-50cm} Max	T _{-100cm} Min	T _{-100cm} Max	pF _{-10cm}	pF _{-30cm}	pF _{-50cm}	FO mg	FO-BL mg	Duree jour (h)
618	19.0	23.0	18.0	22.0	16.5	18.0	16.5	16.5	3.68	3.38	2.58	0	44550	14.47
625	20.0	24.0	18.5	22.5	17.0	18.0	17.0	17.0	3.99	2.31	2.32	0	20930	14.14
631	19.0	25.0	17.0	21.0	17.0	18.0	17.0	17.0	2.63	2.93	1.60	25040	57210	13.84
639	22.0	26.0	20.0	22.0	17.5	20.0	17.0	17.0	3.37	3.46	2.97	15320	67810	13.42
.
.
.
.
.
1262	11.0	14.0	11.0	12.0	10.0	10.3	10.0	10.2	1.88	-0.48	-1.92	9500	20500	14.71
1269	12.5	17.0	12.0	14.0	11.0	11.2	11.0	11.2	1.79	0.72	0.55	12920	12920	15.00
1276	14.5	19.0	14.5	16.0	11.5	11.7	11.5	11.7	2.20	1.11	-0.37	2140	2140	15.24

Lorsque $h(DJ)$ a été déterminé (deuxième étape), nous avons de nouveau testé le modèle $f(\theta)$ en fixant $h(DJ)$ au préalable, la deuxième sous-matrice comportant une gamme de données plus importante que la première. Puis ces opérations, en fixant un des modèles au préalable et en testant l'autre et inversement, se sont répétées jusqu'à ce que la SCE ne soit plus minorable. Nous avons ainsi obtenue des estimations de $f(\theta)$ et $h(DJ)$ nécessaires pour aborder la dernière étape tenant compte du pF.

En fixant au préalable $F(\theta)$ et $h(DJ)$, selon le calcul antérieur, nous avons testé $g(pF)$ sur la totalité de la matrice. Après avoir obtenu l'ajustement mathématique de $g(pF)$ minorant la SCE, nous avons effectué le même type de rétroactions sur $f(\theta)$ et $h(DJ)$, puis le retour sur $g(pF)$, etc. Ces itérations aboutissant à un ajustement minimisant finalement la SCE globale de l'ajustement de la fonction.

III. RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1. Le facteur température

Nous devons choisir a priori la température d'un horizon (- 10 cm, ou -30 cm, ou - 50 cm, ou - 100 cm), pour rechercher le meilleur ajustement possible. En fait, ces essais se sont avérés peu satisfaisants. Nous savons, grâce à Ranc (1979), interprété par Bouché (1983), que les lombriciens assurent une certaine autorégulation thermique en se déplaçant en moyenne dans les horizons pour tendre vers une température de 12 ou 13°C. Nous avons donc entrepris une opération de "sélection de la température" dans le gradient thermique du sol en tenant compte de ce comportement de mobilité jouant sur Mib. Mib passe par un optimum thermique que nous avons calculé (Opt) et qui s'est avéré être 12,05°C vérifiant ainsi la mesure de Ranc. La mobilité optimale est de 1,675 si la température est de 12°C. Pour les autres températures, nous avons calculé l'écart à l'optimum en valeur absolue dans les divers horizons. Nous avons exprimé une température "optimisée" $\theta_0 = 12 - |T - 12|$, T étant la température dans l'horizon T_5 , T_{20} , T_{50} , T_{100} . Après avoir essayé toutes les combinaisons possibles, ce sont les informations relatives aux horizons - 3- cm (mesures obtenues par interpolation linéaire entre les mesures - 20 cm et - 50 cm) et - 100 cm qui ont permis d'obtenir le meilleur ajustement. Nous n'avons enfin retenu entre ces deux niveaux (- 30 et - 100 cm) qu'une seule température optimisée en prenant la plus proche de l'optimum (12°C) en supposant que les lombriciens choisissent en moyenne cet horizon optimal. Dans ce cas: $f(\theta_0) = e^{0.086 \theta_0 - 0.499}$

3.2. Le facteur humidité

Ici encore, nous devons comprendre le comportement lombricien face à un choix dans le gradient d'humidité. Après divers essais c'est finalement une combinaison linéaire du potentiel hydrique à - 10 cm et du potentiel hydrique à - 30 cm qui a été pris en compte dans cet ajustement:

$$pF_r = (0.61 pF_{.10} - 0.19 pF_{.30})/0.43$$

La mobilité dépend alors d'une fonction linéaire du potentiel hydrique du sol entre deux seuils critiques estimés respectivement à $pF_{r1} = 3.4$ et $pF_{r2} = 3.8$.

Si $3.4 < pF_r < 3.8$	$g(pF_r) = -2.1$	$(pF_r - 3.4) + 1.06$
Si $pF_r \leq 3.4$	$g(pF_r) = 1.06$	
Si $pF_r \geq 3.8$	$g(pF_r) = 0.19$	

3.3 La photopériode

Les processus physiologiques qui régulent la diapause se déclenchent évidemment bien avant celle-ci. Compte tenu de ce délai, la diapause coïncide avec un temps précis correspondant à un seuil: la mobilité est maximale si la durée du jour est inférieure au seuil estimé de 15.3 h; elle est nulle si la durée du jour est supérieure à ce seuil.

3.4 L'ajustement final optimal (figure 1)

En définitive:

$$Mib = f(\theta_0) \cdot g(pF_r) \cdot h(DJ) \quad (2)$$

où θ_0 est une température optimisée définie ci-dessus, avec:

$$f(\theta_0) = e^{a\theta_0 + b} \quad \begin{array}{l} a = 0.086 \\ b = -0.5 \end{array}$$

où pF_r est un potentiel hydrique résultant de l'équation:

$$\begin{array}{l} pF_r = (0.61 pF_{.10} - 0.19 pF_{.30})/0.43 \text{ et} \\ g(pF_r) = 1.018 \quad \text{si } pF_r \leq 3.4 \\ g(pF_r) = 0.19 \quad \text{si } pF_r \geq 3.8 \\ g(pF_r) = -2.1 (pF_r - 3.4) + 1.06 \quad \text{si } 3.4 < pF_r < 3.8 \end{array}$$

où $h(DJ) = 1$ si $DJ < 15.3$ et $h(DJ) = 0$ si $DJ > 15.3$.

La SCE totale est de 28.54, la somme des carrés des valeurs observées étant de 150.56.

Pour juger de la qualité des valeurs calculées par l'équation (2) par rapport aux données observées, nous noterons d'abord que idéalement si l'on exprime les valeurs calculées (x) en fonction des valeurs observées, (y), pour un ajustement parfait, ces valeurs s'ordonneraient selon une droite d'équation $y = ax + b$ (où $a = 1$ et $b = 0$). Nous avons donc comparé les valeurs $y = f(x)$ réellement calculées selon l'équation (2): celles-ci sont corrélés à la droite idéale ($y = x$) selon le coefficient $r = 0.66$. La loi de la résiduelle (valeur observée - valeur calculée) a une probabilité $p = 0.91$ d'être normale (voir l'histogramme : figure 2). La normalité de la résiduelle est un indice de la pertinence du modèle, car il ne subsiste alors qu'un phénomène aléatoire.

3.5. L'ajustement final pratique

L'étude analytique de l'action des facteurs nous renseigne sur la complexité des modalités de celle-ci dues notamment au comportement souterrain des anéciques (Bouché, 1987). Notre objectif (cf. Introduction) est également d'obtenir un ajustement pour servir aux simulations du modèle REAL II (Sous Modèle Activité) et pour servir de moyens de correction de la technique éthologique "au formol". Nous devons donc nous appuyer sur des données thermiques et hydriques relativement accessibles car peu de protocoles expérimentaux permettent de disposer d'autant de données que ceux que nous avons utilisés précédemment. Ainsi, nous avons testé les meilleurs ajustements de l'activité de *N. longus* en fonction d'une seule température et d'un seul potentiel hydrique, relativement facile à mesurer (humidité à - 10 cm et température à - 20 cm).

$$Mib = f_2(\theta) \cdot g_2(pF) \cdot h(DJ)$$

où $f_2(\theta)$ est une logistique de la température à - 20 cm:

$$f_2(\theta) = \frac{1.53}{1 + 0.685 e^{-0.108 T_{20}}}$$

MOBILITE DE NICODRILUS LONGUS LONGUS

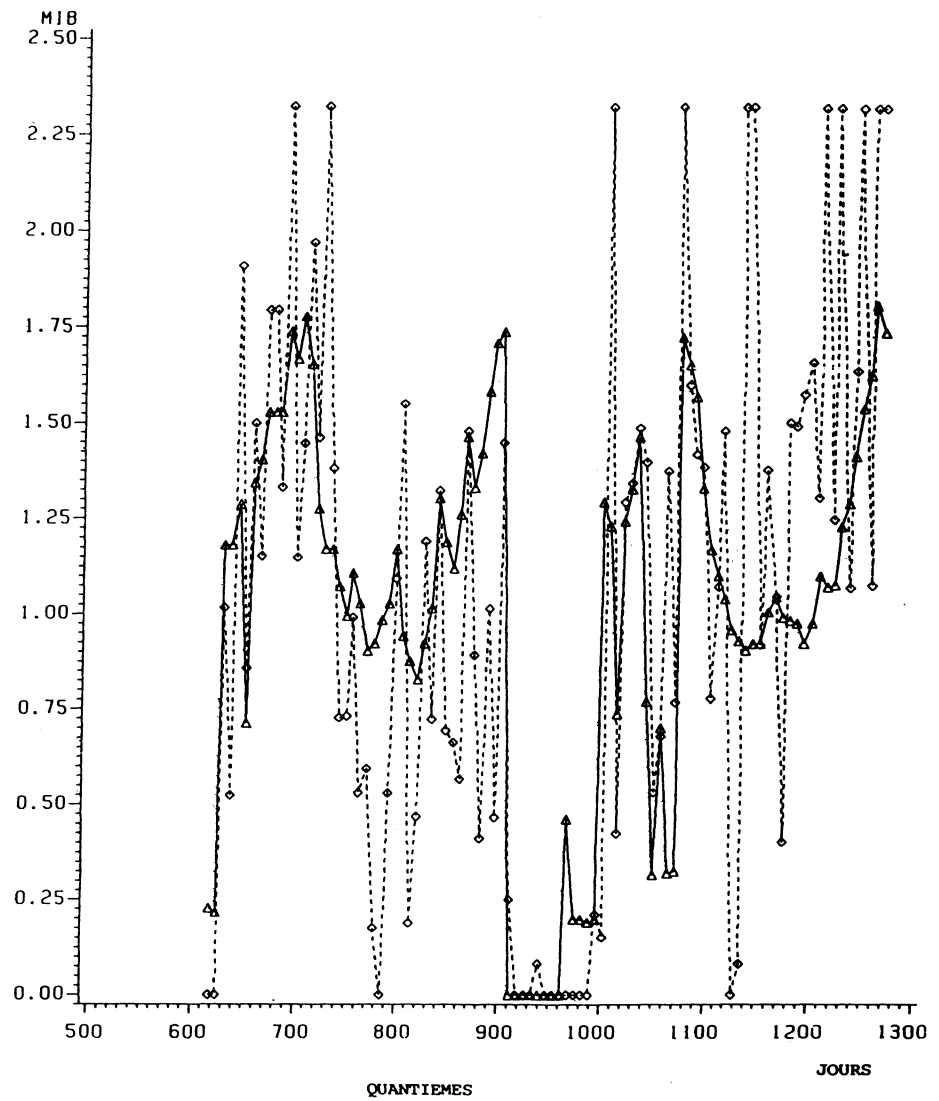


Fig. 1. Activité de *N. longus* observée *in situ* grâce à l'indice Mib (carrés et tirets). Son extrême hétérogénéité reflète notamment les aleas d'un échantillonnage journalier faible (4 prélévats formol, 4 prélévats fo-bl₂₀ par jour). Valeurs obtenues par l'ajustement optimal final (triangles et traits pleins).

HISTOGRAMME DE LA RESIDUELLE

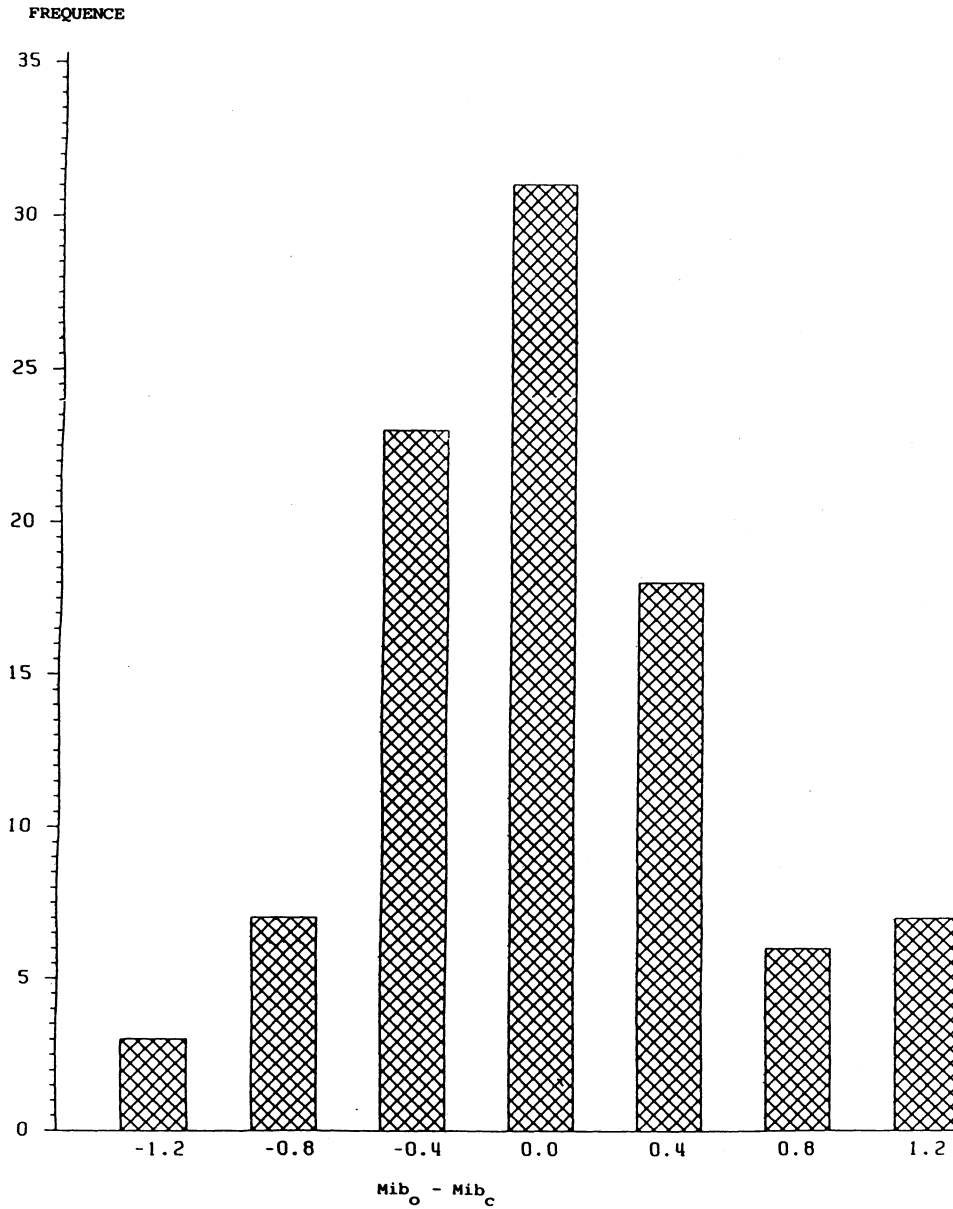


Fig. 2. Fréquences des écarts des points observés (Mib_o) autour de la valeur calculée dans l'ajustement optimal final (Mib). Les écarts sont regroupés par classes de ± 0,2 unité Mib.

où $g_2(\text{pF})$ est une loi exponentielle décroissante du potentiel hydrique à - 10 cm après un seuil S_1 ,

$$\begin{aligned} \text{Si } \text{pF}_{-10} \leq 3.1 & \quad g_2(\text{pF}) = 1.06 \\ \text{Si } \text{pF}_{-10} > 3.1 & \quad g_2(\text{pF}) = 1.6 e^{-1.236 (\text{pF}_{-10} - 3.1)} \end{aligned}$$

où $h(\text{DJ}) = 1$ si $\text{DJ} < 15.3$ et $h(\text{DJ}) = 0$ si $\text{DJ} > 15.3$.

La somme des carrés des écarts est alors de 36.25.

IV. INTERPRÉTATION

La diapause est déclenchée par la photopériode et s'exprime lorsque la durée du jour est supérieure à 15.3 h. Cette photopériode correspond, à Cîteaux, à la période du 28 mai au 18 juillet. Si le déclenchement coïncide avec le 28 mai, la sortie de la diapause souterraine dépend de la durée de son élimination endocrinologique et non pas de la photopériode.

Il est probable que *N. longus* reçoit le message photopériodique auparavant. Le récepteur est encore inconnu (il s'agit probablement des cellules nerveuses photosensitives) mais nous savons qu'il agit sur la régulation endocrine des anéciques (Galissian, 1971).

N. longus possède un optimum thermique (= 12°C) qui est cohérent avec les résultats de Ranc (1979), interprétés par Bouché (1983). Le fait que l'activité de *N. longus* soit une fonction exponentielle de la température est en accord avec ce que nous connaissons des réactions physiologiques des lombriciens (Maldague, 1970; Ferrière et Bouché, 1985). Cette fonction induit une valeur du Q_{10} de 2.34.

L'effet de la température sur *N. longus* suit bien comme classiquement une loi exponentielle bornée. Notons que pour *N. longus*, le domaine est particulièrement étroit (2°C < θ < 12°C). Notons enfin que ce domaine d'application en "basse température", lié à un Q_{10} relativement élevé (= 2.34) pourrait témoigner d'une aptitude de poikilotherme utilisant au mieux l'effet thermique en saison froide pluvieuse (avec nourriture de litière abondante), qui s'oppose bien à l'économie d'énergie permise par la diapause "programmée" par la photopériode (Galissian, 1971, montre une telle économie chez *Scherotheca gigas rhodana* var. *galissiani*).

Le potentiel hydrique du sol intervient sur la mobilité de *N. longus* par deux valeurs. Celle de l'horizon superficiel que l'animal doit traverser pour aller se nourrir à la surface, et celle d'un horizon plus humide où il se réfugie. Lorsque l'horizon superficiel est sec, le stress hydrique est atténué par l'humidité de l'horizon plus profond. En deça du seuil ($\text{pF} = 3.4$), le potentiel hydrique n'intervient pas sur l'activité de *N. longus*. Au delà du seuil $\text{pF} = 3.8$, *N. longus* résiste au stress hydrique par léthargie.

V. CONCLUSION

Nous avons donc montré l'existence d'un seuil photopériodique lié à la chronologie des processus d'entrée en diapause chez *N. longus*. Nous avons aussi montré l'existence de deux critiques du potentiel hydrique d'un sol; un seuil en-deça duquel *N. longus* est indifférent au potentiel hydrique; un seuil au-delà duquel *N. longus* résiste par léthargie. Nous avons enfin montré l'existence d'un preferendum hygrothermique qui explique la profondeur du réseau de galeries en prairie.

Enfin, le sous-modèle SMA obtenu nous permet d'extrapoler certaines données ponctuelles sans trop de risques d'erreur. En effet, à toute mesure d'un débit (azote, carbone,

phosphore, quantité de sol, etc.), si l'on détermine le gradient de température et de potentiel hydrique, nous pouvons appliquer l'équation:

$$Da = \frac{Dt \cdot 365 \cdot B}{Mib_t}$$

Da : débit annuel

D_t : mesure du débit à l'instant et aux conditions de température et de potentiel hydrique mesurées

Mib_t : indice de mobilité calculé par le modèle précédent, aux conditions de température et de potentiel hydrique, lors de la mesure du débit

B : biomasse totale présente. Cette biomasse peut être estimée par une mesure instantanée, en lui appliquant les équations démographiques déterminées par Sandron (1984)

Par exemple, Bouché et al. (sous presse) à partir de données de Ferrière et Bouché (1985) a estimé la quantité d'azote métabolique débitée par *N. longus* adulte à : 250 kg/ha par an dans une prairie permanente.

RESUME

Les recherches sur le rôle des lombriciens (activité pédogénétique, nutrition des plantes, stimulations microbiennes et racinaires, ...) en conditions agro-écologiques sont rares et laborieuses. Leur synthèse et leur vérification sont possibles par modélisation factuelle des données écologiques (modèle REAL) mais nécessitent des extrapolations et interpolations à (ou entre) différentes dates dans l'année ou lieux d'études. Celles-ci sont possibles si l'on connaît pour une biomasse donnée, l'influence des principaux facteurs d'ambiance sur chaque mode de vie lombricien (catégories écologiques). L'indice de mobilité permet de comparer l'influence des facteurs d'ambiance sur l'activité motrice lombricienne in situ. Les ajustements de ces données de terrain aux facteurs d'ambiance sont présentés pour l'anécique typique *Nicodrilus longus longus* (Ude). La température est apparue comme une fonction de type exponentiel, l'incidence de la photopériode comme un seuil tandis que le potentiel hydrique (pF) s'ajuste sur une fonction de type linéaire entre deux seuils. Les anéciques ayant une vie subverticale, un comportement de choix dans le sol, des conditions hygrothermiques optimales sont mises en évidence.

SUMMARY

Earthworm activity regulation: influence of field temperature, photoperiod and soil moisture on the mobility indice of *Nicodrilus longus longus* (Ude) (Lumbricidae; Oligochaeta)

Researches on role of earthworms (soil formation activity, plant nutrition, microbial and root stimulation, ...) in agro-ecological conditions are rare and tedious. Synthesis and validation in various fields and seasons of rôle estimations are possible thanks to the building of factual ecological models (as REAL). Such models require extrapolations and interpolations to (or between) various dates through the year and fields of studies. These operations are possible only if we know, *in situ*, for a given biomass, influences of some

driving factors as temperature, photoperiodism, and water stresses, on each ecological types. The mobility index allows comparison of various driving factors on crawling activity of earthworm observed *in situ*. The fitting of these field data to driving factors are given for the anecic *Nicodrilus longus longus* (Ude). The temperature fits better with an exponential function, photoperiod acts as a bound and water potential (pF) fits as a linear function between two limits. Due to the subvertical way of life of anecics, these animals show a behaviour of choice into the hygrothermic gradient of the soil.

REMERCIEMENTS

Les résultats présentés ici résultent d'un travail de longue haleine ayant nécessairement un caractère collectif. Nous tenons à remercier les Frères de l'Abbaye de Cîteaux, pour leur accueil et pour les données météorologiques qu'ils nous ont fournis; Régine Aliaga, M. Beugnot, R.H. Gardner, F. Sarrantino, P. Soto, pour leur collaboration technique dans l'acquisition, le traitement et la mise en forme des données, enfin J. de Crécy pour ses informations relatives à l'expression du pF et Madame Marie Mermier pour nous avoir fourni la formule du calcul de la durée du jour, basée sur la périhélie.

RÉFÉRENCES/BIBLIOGRAPHIQUES

- Anonyme. 1982. *SAS User's guide: statistics*. Ed. 1982, SAS. Institute inc., Cary, North Carolina (USA), pp. 1-584.
- Bouche, M.B. 1969. In: *Problèmes d'écologie: léchantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*, Lamotte, M. et F. Bourlière (eds.), Masson, Paris, pp. 273-287.
- Bouche, M.B. 1972. Lombriciens de France. Ecologie et systématique. Ed. INRA, Ann. zool. - écol. anim., NS, 72-2, pp. 1-671.
- Bouche, M.B. 1975. In: *Progress in Soil Zoology*, C.R. Vème Coll. int. zool., éd. Academia, Prague, pp. 571-582.
- Bouche, M.B. 1977. In: *Soil organisms as Components of Ecosystems*, U. Lohm et T. Persson. Proc. VIth Int. coll. soil zool. Ecol. Bull. (Stockholm), 25: 122-132.
- Bouche, M.B. 1983. In: *New Trends in Soil Biology*, C.R. 8ème Coll. int. zool. sol, Louvain la Neuve (Belgique) pp. 321-333.
- Bouche, M.B. 1987. In: *On Earthworms*, A.M. Bonvicini et P. Omodeo (eds.), Mucchi Modena, 159-169.
- Bouche, M.B., G. Ferriere et P. Soto. sous presse—Estimation du rôle des lombriciens dans la décomposition et la nutrition azotée en prairie. Même colloque.
- Bouche, M.B. en prép. L'écogramme REAL II (Rôle Ecologique et Agronomique des Lombriciens).
- Crety, J. de. 1975. *Ann. agron.*, 26(6): 651-669.
- Dagnelie, P. 1975. *Théories et méthodes statistiques*. Volume 2: *Applications agronomiques*. Ed. Les Presses agronomiques de Gembloux (Belgique), pp. 1-463.
- Ferriere, G. et M.B. Bouche. 1985. Première mesure écophysiological d'un débit d'élément dans un animal endogé: le débit d'azote de *Nicodrilus longus longus* (Ude) (Oligochaeta, Lumbricidae) dans la prairie de Cîteaux. C.R. Acad. Sci. Paris.
- Gallissian, A. 1971. Diapause et régénération postérieure chez le lombricide *Eophila dollfussi* (Tétry). Thèse Univ. Provence, n° CNRS A.O. 5711, 1-243.
- Heidet, J.C. 1983. Essai de biostimulation de sols par introduction de lombriciens. DEA Ecologie terrestre, USTL Montpellier, 1-37.
- Jolivet, E. 1982. Introduction aux modèles mathématiques en biologie. Act. scient. et agron. INRA, Masson, Paris, n° 11, 1-151.
- Lowy, R. et P. Manchon. 1980. *Journal Soc. stat. de Paris*, NS édité par le CNAM, 1-51.
- Maldague, M.E. 1970. *Inst. nat. étude agron. Congo, sér. sci.* 112: 1-245.
- Mazaud, D. 1979. Evaluation des méthodes de marquage permettant le repérage des lombriciens au terrain; premières applications. Thèse Doct. ing., Sci. agron., INA Paris-Grignon, 1-178 + ann. 1-80.
- Parton, W.J. and G.S. Innis. 1972. Some graphs and their functional forms. Technical report n° 153, Grassland Biome, US Inst. Biol. Program, Fort Collins, Colorado, pp. 1-40.

- Ralston, M.L. and R.I. Jennrich. 1978. *Technometrics* 1: 7-14.
- Ranc, D. 1979. Mesure écologique de la température des lombriciens: une nouvelle technique miniaturisée basée sur la vitesse d'hydrolyse du saccharose. Mémoire thèse ENITA Dijon, pp. 1-47.
- Sandron, P. 1984. Essai d'interprétation de la démographie de lombriciens: étude au niveau de trois types écologiques dans la perspective de leur utilisation. Mémoire fin d'études Ing. Agron. Univ. Libre de Bruxelles, Lab. syst. et évol. anim., juil. 1984, 1-123 + Ann.
- Saussey, M. et G. Debout. 1984. C.R. Acad. Sci. Paris, Série III, 2: 35-38.
- Soto, P. et M.B. Bouche. Sous presse—ECORDRE: Une application des bases de données relationnelles à l'écologie.

