Régulation des cycles saisonniers chez les Invertébrés
Dourdan (France), 20-22 février 1990. Ed. INRA, 1990 (Les Colloques de l'INRA n° 52)

154

EXEMPLAIRE RÉSERVÉ

Interpolabilité et validations des modèles écophysiologiques *versus* les cycles saisonniers. Problématique et illustration par les lombriciens

R. ALIAGA*, M.B. BOUCHE*, J. CORTEZ**, J.C. HEIDET*,
R. HAMEED** et P. SOTO*

** INRA, CEPE/CNRS, BP 5051, 34033 Montpellier*
*** CEPE/CNRS, Interactions Plantes-Sol, BP 5051, 34033 Montpellier*

Résumé

Les études écophysiologiques doivent être 1) physiologiques, *i.e.* porter sur les fonctions (cinétiques), leurs régulations et conséquences (changement d'état), 2) écologiques, *i.e.* porter sur les relations des organismes dans leur milieu et 3) scientifiques, *i.e.* réfutables. Concrètement la réfutabilité n'est possible que par la mesure des cinèses et facteurs régulateurs directement au terrain.

L'interprétation et présentation des résultats impliquent une modélisation itérative permettant des prédictions applicables sur un grand nombre de sites pour réduire les coûts d'études et accroître l'usage des résultats. Des développements techniques de mesures directes de fonctions lombriciennes (dépôts de turricules, assimilation et excrétion d'azote) et du niveau d'activité (index Mi) d'une part, et d'autre part, la réalisation de modèles mathématiques ou physiques (microcosmes) permettent de valider et de démontrer la transposition des résultats dans des situations agronomiques, environnementales et saisonnières variées. Le déterminisme des léthargies (diapauses, quiescences) est précisé.

Mots-clés : lombricien, température, humidité, photopériode, diapause, modèle, validation

I. INTRODUCTION

L'écologie est la <<... **gesammte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebeden Aussenwelt,** ...>> ou la science globale étudiant les organismes dans leur milieu (HAECKEL, 1866). Interpréter des cycles saisonniers d'activité, c'est s'intéresser à ce qui concerne les "activités" c'est-à-dire le fonctionnement, la physiologie des organiques dans un contexte écologique ; c'est typiquement un problème écophysiologique.

Cet intérêt naît de l'observation de changement de variables d'état des compartiments : diminution ou augmentation de niveau (dit "dynamique") de populations, d'oeufs pondus, de dégâts ou de polluants... Ces états changent pour des causes attribuées dans un premier temps à titre hypothétique. Relier ces effets (changements d'état) à des causes ayant entraîné ces effets implique pour une démonstration objective (liée à des objets mesurés du passage des hypothèses évoquées (= modèles conceptuels) à des démonstrations sur les cinèses d'entrée ou/et sortie ayant entraîné ces changements. Puis, pour les cycles saisonniers, de bien distinguer ce qui est circonstanciel (a-saisonnier) et ce qui est vraiment dû à un déterminisme lié aux variations intra-annuelles.

Il est en effet relativement facile d'observer des changements, d'évoquer à leur endroit des <<histoires adaptatives>> (GOULD et LEWONTIN, 1982), mais beaucoup plus difficile d'en apporter la démonstration. Il faut en effet se créer les moyens de mesurer les cinèses (vraies fonctions) entraînant les changements (d'état) des divers compartiments considérés et en outre de relier les régulations (cycliques et

non cycliques) de ces cinèses exprimées par des modèles mathématiques (= infosystèmes) validés aux transformations observées. Notons notamment que très souvent un changement est la résultante simultanément d'une entrée et sortie et qu'il faut pouvoir mesurer ces deux cinèses pour en décrire les modalités puis les régulations. Cela peut se faire par le marquage naturel de compartiments, telle la reconnaissance identifiable des larves L_1, L_2, L_3, ...etc d'un insecte dont on sait que la sortie L_1 va à L_2 (ou la mort), et L_2 à L_3 (ou la mort) ou encore un marquage métabolique isotopique permettant la mesure sur un isotope de l'entrée et sur un autre de la sortie. Remarquons que les "sorties" en systèmes écologiques peuvent être dues à deux mécanismes

1) la migration hors du système observé,

2) la sortie vers un nombre variable d'autres compartiments du système qu'il faut identifier (le stade Lx + 1, et la mort : deux compartiments dans l'exemple entomologique ci-dessus). La présente communication porte sur l'application aux lombriciens des mesures écophysiololgiques en conditions de cycles saisonniers.

II. MESURE DES CINESES

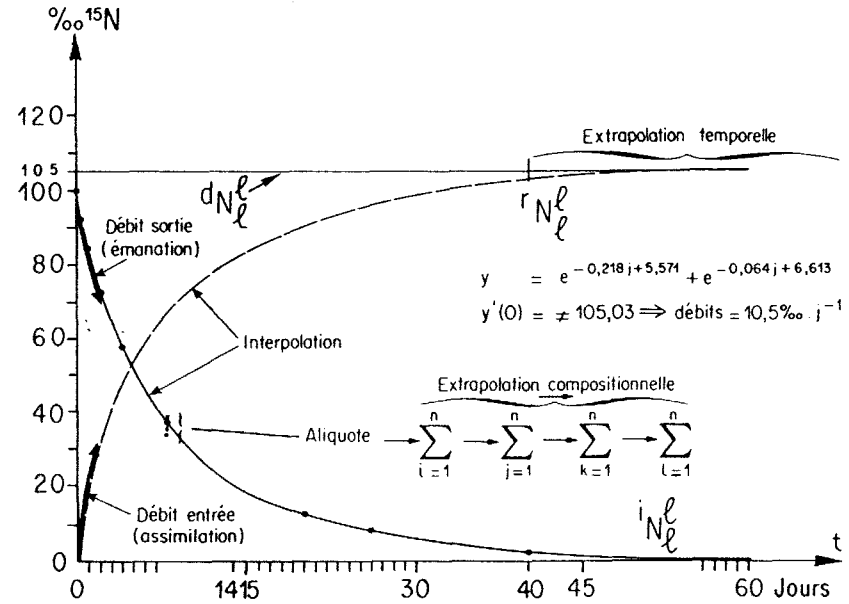

Figure 1 - *Modalité des calculs de débit à partir du marquage isotopique (départ de ^{15}N substitué par ^{14}N = entrée) pendant 40 jours. Modalité d'ajustements à la fonction y(f.t) permettant le calcul du débit y'(o) et l'interpolation pendant la période et l'extrapolation hors la période. L'extrapolation compositionnelle étant le résultat depuis les aliquotes d'une espèce adulte aux ensembles d'individus de la même espèce, ou aux individus d'espèces de même catégorie écologique, ce qui permet la transposition à d'autres sites que le lieu initial d'étude (d'après Bouché, 1990).*

La problématique initiale de ces travaux remonte au Programme Biologique International (1966-1975) dont le bilan en faune du sol fut dressé à Uppsala (1976). L'un d'entre nous dut constater que les mesures de bilan énergétique ou "flux" (sic) d'éléments établis pendant cette période au niveau de la faune du sol, était des hypothèses : une parallèle de l'écologie mais pas de l'écologie (= non réfutable) (BOUCHE, 1977) ; il proposa de sélectionner dans le modèle conceptuel REAL les seuls paramètres mesurables (BOUCHE et KRETZSCHMAR, 1977 ; BOUCHE, 1980a) et de clarifier les concepts compartimentaux et de débit d'éléments (BOUCHE, 1978).

Il fallut ensuite réellement développer les techniques d'étude *in situ*, avec la mise au point de techniques de marquage pour identification des animaux, ce fut la mise au point de coloration sans conséquences physiologiques décelables (MAZAUD, 1979), permettant une première appréciation des migrations et mortalité (MAZAUD et BOUCHE, 1980). FERRIERE entreprit ensuite le marquage isotopique du compartiment lombricien au laboratoire (présenté *in* BOUCHE, 1983) puis au terrain, ce qui permit non seulement d'établir les débits d'entrée et sortie (FERRIERE et BOUCHE, 1985) mais aussi le passage à d'autres compartiments (transfert, plantes) (BOUCHE et FERRIERE, 1986 ; FERRIERE, 1986). La modélisation permettant les calculs de débits (**fig. 1**) fut affinée (SAMIH, 1988). Enfin, les modèles issus de données écologiques *in situ* ou physiologiques en laboratoire ou serre, furent validés (**fig. 2**). Cette validation porte simultanément sur les hypothèses vérifiées suivantes :

- les débits des isotopes ^{14}N et ^{15}N qui doivent être rapportés à la biomasse (à taux de N constant,
- les débits mesurés en modèles physiques (microcosmes de laboratoire) qui sont finalement validés *in situ*,
- le concept trans-spécifique et transgénérique de catégorie écologique (BOUCHE, 1971), jusque là seulement validé sur une base morphométrique (SIMS, 1980 ; BOUCHE, 1980b) a ainsi sa première confirmation écophysiologique. En clair les résultats obtenus sur *Nicodrilus longus longus* Ude s'interpolent avec ceux obtenus avec *Lumbricus terrestris*,
- le modèle développé à partir d'un champ, d'une gestion agronomique, d'un sol, etc... s'interpole avec un autre champ, une autre gestion, ... : il est transposable,
- la régulation thermique, prise isolément, suit un $Q_{10} = 1,65$.

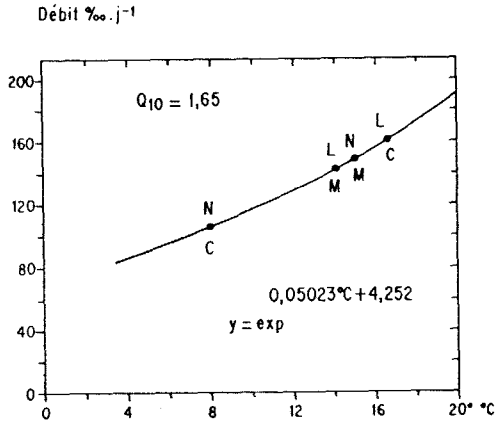

Figure 2 - *Validation au champ (C) des débits mesurés en microcosmes (M), transposabilité transgénérique en anéciques (L = Lumbricus terrestris, N = Nicodrilus longus longus) et transposabilité interstationnelle (NC = Citeaux, Côte d'Or ; LC = Lavérune, Hérault). En conditions d'activité seule la température régule les débits (4 débits calculés depuis 4 ajustements fondés sur 81 mesures isotopiques ; cf. fig. 1) (d'après Hameed, 1989).*

III. REGULATION

Les cinèses entrée et sorties (assimilation et émanation) du compartiment lombricien dépendent de l'activité lombricienne, ou si l'on préfère, de leur activité métabolique. Cette activité est sujette à des arrêts visibles par un enroulement en logettes caractéristiques des postembryons (juvéniles et adultes). Dès 1892, VEIJDOVSKY s'intéressait à la description qualitative de ce phénomène qui sera étudié par divers auteurs (KORSCHELT, 1912, 1925 ; HARMS, 1912), mais c'est AVEL (1928) qui, profitant de la remarquable aptitude de ces animaux à supporter des manipulations chirurgicales, apportera une contribution decisive dans la clarification des processus auxquels sont liés les rythmes d'activité sexuelle et les pouvoirs de régénération. A sa suite MICHON (1954) et GALISSIAN (1971) notamment apporteront des éléments expérimentaux sur ces propriétés également liées au jeûne et aux cycles d'activité constante (amphodynames) ou saisonniers (hétérodynames). SAUSSEY, notamment en 1966, mais par toute une série d'observations devrait clarifier les concepts relatifs aux types d'arrêt d'activité que j'ai repris (1972), et qu'il a complété en soulignant l'importance de la diapause non

seulement dans la régénération après traumatismes mais aussi la post-croissance (SAUSSEY, 1971) (croissance du nombre de segments au-delà du nombre initial à l'éclosion du cocon)

Ces approches essentiellement expérimentales en laboratoire précisant la nature des arrêts d'activité (= léthargies) montrèrent que toutes les espèces n'étaient pas également pourvues des diverses propriétés observées. Les résultats expérimentaux différaient parfois sensiblement. Cela tenait à la faiblesse des concepts taxonomiques et à la non identité des conditions expérimentales, y compris de variables non décrites car supposées sans importance, tel l'éclairage.

L'étude écologique *in situ* des activités avait été amorcée par l'observation de la saisonnalité des dépôts de turricules qualitativement expliquée par leurs relations avec les variations saisonnières des pluies et températures atmosphériques (STOECKLI, 1928 ; DREIDAX, 1931). La mesure de l'activité par l'indice Mi exprimant la motricité sous l'action d'un excitant (le formol) permettant une capture partielle en surface par rapport à une capture quasi totale (méthode éthophysique, BOUCHE et GARDNER, 1984), a été proposée et pratiquée par BOUCHE (1975). C'est HEIDET qui utilisant une série triannuelle de données hebdomadaires sur le rapport Mi et des données sur les conditions de tension hydrique, exprimées en pF (ou Megapascal MPa), et thermique, acquises à différents niveaux dans le sol, a mis en évidence les relations régulant activités et facteurs. En outre, la photopériode surimpose sa régulation, quelles que soient les conditions hydrothermiques. Enfin, l'ajustement le plus fin (le meilleur) fut obtenu en "délocalisant" la température d'un horizon précis du sol, c'est-à-dire en tenant compte du fait que les lombriciens s'ajustent journellement à la température optimale offerte par le gradient du sol, ce qui décrit un comportement souterrain (BOUCHE, 1987) et explique l'homogénéité de la température corporelle observée par RANC (1980) et BOUCHE (1983) et la régularité des résultats d'observation de débit d'azote *in situ* par FERRIERE (1986) (voir ci-dessus II.). SAUSSEY et DEBOUT devaient apporter la preuve expérimentale de l'action de la photopériode (1984) tandis que je me suis assuré auprès de MICHON et GALISSIAN de raisons expérimentales expliquant les apparentes discordances entre les auteurs avant qu'ils ne songent à ce paramètre.

Enfin, les facteurs régulateurs agissent de façon diversifiée en fonction du mode de vie, et dans une certaine mesure de la phylogenèse (par exemple, les *Lumbricus*, même épianéciques, ont "perdu" l'aptitude de diapause ou/et de régénération. En d'autres termes, le patrimoine génétique a inscrit (ou perdu l'inscription) des aptitudes d'ajustement des individus lombriciens en tant que sous-systèmes du sur-système où ils s'inscrivent.

Le modèle de HEIDET, établi sur l'activité "formol" Mi, a été récemment appliqué à l'autre critère d'activité *in situ* où, pour la première fois, nous connaissions simultanément température et humidité : il s'est avéré être le meilleur modèle validant celui-ci (**fig. 3**). Nous comprenons donc beaucoup mieux les ajustements des

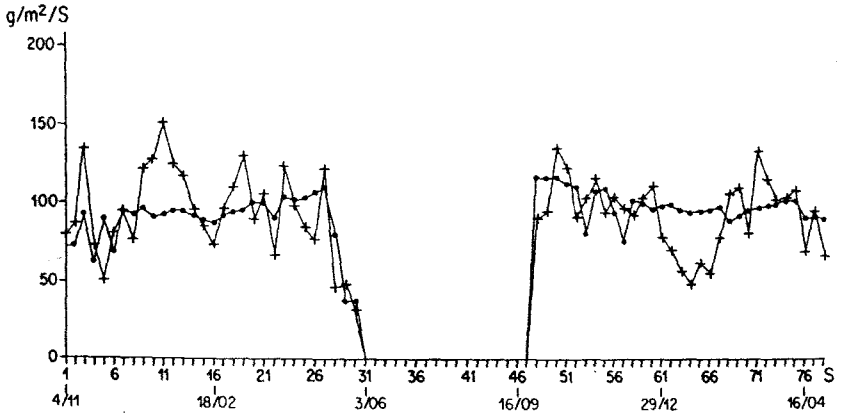

Figure 3 - *Simulation du niveau d'activité des lombriciens (croix) rapportée à celle de la production de turricules (rond) observée in situ (d'après Al Addan, 1990).*

L'explication totale, accessible et améliorable par informatique en temps réel, a été entreprise dans le Système-Expert-Orienté-Objet ROLUMBRIC rendant accessible au non spécialiste l'information dont nous disposons sur le rôle, et la régulation fonctionnelle de ce groupe zoologique.

Summary : Interpolations and validations of ecophysiological models *vs* seasonal cycles. Problematics and examples about earthworms.

Ecophysiological studies must be 1) physiological, *i.e.* dealing with functions (kinetics), regulations of functions and their consequences (changes on state variables), 2) ecological, *i.e.* on relations of organisms in their milieu and 3) scientific, *i.e.* falsifiable. To get such a falsiability it is necessary to measure functions, and factors regulating them, in field.

The representation and interpolation of results lead to an iterative modelization. Predictions, then possible, have to be applicable on a wide spectrum of situations to minimize the costs of studies and optimize uses of results. Improvment of direct measures on earthworm functions (top soil casting, nitrogen assimilation and excretion) and level of activity (Mi index) has been made. Both mathematical and physical models were built. Validations and transpositions (applications in various sites and land managements) are demonstrated in seasonal cycle conditions. Lethargy (diapause, quiescence) regulations are then specified.
Key-words : earthworm, temperature, moisture, photoperiod, diapause, model, validation

V. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AL ADDAN, F., 1990 - Thèse doct. d'univ., USTL Montpellier.
BOUCHE, M.B., 1971 - *In* P. Pesson "La vie dans les sols", Ed. Gauthier-Villars, 187-209.
BOUCHE, M.B., 1975 - *In* "Progress in soil zoology". C.R. Vème coll. int. zool. sol, Ed. Academia, Prague, 571-582.
BOUCHE, M.B., 1977 - *In* U. Lohm et T. Persson "Soil organisms as components of ecosystems". Proc. VIth Int. coll. soil zool., Ecol. bull. (Stockholm), 25, 157-163.
BOUCHE, M.B., 1978 - Bull. écol., 9, 4, 289-299.
BOUCHE, M.B., 1980a - Pedobiologia, 20, 3, 197-211.
BOUCHE, M.B., 1980b - Pedobiologia, 20, 4, 227-229.
BOUCHE, M.B., 1983 - *In* Ph. Lebrun et al. "New trends in soil biology". C.R. VIIIème Coll. int. zool. sol, Louvain la Neuve, Belgique, 321-333.
BOUCHE, M.B., 1987 - *In* A.M. Bonvicini Pagliari et P. Omodeo (eds) "On earthworms". Selected Symposia and Monographs, UZI, 2 Mucchi Modena, 159-169.
BOUCHE, M.B., 1990 - Masson (ed) Paris, 1-572.
BOUCHE, M.B. et G. FERRIERE, 1986 - C.R. acad. sci. Paris, 302, III, 2, 75-80.
BOUCHE, M.B. et R.H. GARDNER, 1984 - Rev. écol. biol. sol, 21, 1, 37-63.
BOUCHE, M.B. et A. KRETZSCHMAR, 1977 - *In* U. Lohm et T. Persson. Ecol. bull. (Stockholm), 25, 402-408.
DREIDAX, L., 1931 - Arch. Pflanznbau, 7, 413-467.
FERRIERE, G., 1986 - Thèse doct. d'Etat ès-Sciences, Univ. Lyon I, 23/06/86, 1-148 + Ann.
FERRIERE, G. et M.B. BOUCHE, 1985 - C.R. acad sci. Paris, 301, III, 17, 789-794.
GALISSIAN, A., 1971 - Thèse Univ. Provence, CNRS AO.5711, 1-243.
GOULD, S.J. et R.C. LEWONTIN, 1982 - La Recherche, 13, 139, 1494-1502.
HAECKEL, E., 1866 - Generelle Morphologie der Organismen. Tomes 1 et 2. Ed. G. Reiner, Berlin.
HAMEED, R., 1989 - Thèse doct. Univ., USTL, Montpellier, 18/12/89, 1-156.
HARMS, W., 1912 - Arch. f. Entw. mech., 34, 80-165.
KORSCHELT, E., 1914 - Zool. Angz., 43, 537-548.
KORSCHELT, E., 1925 - Zool. Anz., 54, 53-86.
MAZAUD, D., 1979 - Thèse doct.-ing., Sciences agron., INA Paris-Grignon, 1-178 + Ann. (1-80).
MAZAUD, D. et M.B. BOUCHE, 1980 - *In* D.L. Dindal "Soil biology as related to land use practices", Ed. EPA Washington, EPA-560/13-80-038, 687-701.
MICHON, J., 1954 - Thèse Univ. Poitiers, Fac. sci., 1-192.
RANC, D., 1980 - DEA Ecologie microbienne, Univ. Claude Bernard, Lyon I, 1-54.
SAMIH, M., 1988 - Thèse doct. spéc. Mathématiques Pures et Appliquées, USTL, Montpellier, 27 juin 1988, 1-105.
SAUSSEY, M., 1966 - Mém. soc. linn. Normandie (N.S.), zool., 3, 1, 1-176.
SAUSSEY, M. 1971 - Bull. soc. linn. Normandie, 102, 93-104.
SAUSSEY, M. et G. DEBOUT, 1984 - C.R. acad. sci. Paris, 299, III, 2, 35-38.
SIMS, R.W., 1980 - Pedobiologia, 20, 3, 212-226.
STOECKLI, A., 1928 - Landwirtschaftl. Jahrb. Schweiz, 42, 1-121.
VEIJDOVSKY, F., 1892 - Zool. Anz., 15, 171-184.