



HAL
open science

Dynamique des communautés lombriciennes dans les parcelles conduites en Agriculture Biologique. Modélisation de la dynamique des populations d'*Aporrectodea caliginosa*.

Tatiana de Oliveira

► **To cite this version:**

Tatiana de Oliveira. Dynamique des communautés lombriciennes dans les parcelles conduites en Agriculture Biologique. Modélisation de la dynamique des populations d'*Aporrectodea caliginosa*.. Biologie animale. AgroParisTech, 2012. Français. NNT : 2012AGPT0044 . pastel-00944744

HAL Id: pastel-00944744

<https://pastel.hal.science/pastel-00944744>

Submitted on 11 Feb 2014

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.



Doctorat ParisTech
THÈSE

pour obtenir le grade de docteur délivré par

**L'Institut des Sciences et Industries
du Vivant et de l'Environnement
(AgroParisTech)**

Spécialité : Agronomie - Ecologie

présentée et soutenue publiquement par

Tatiana DE OLIVEIRA

le 14 juin 2012

**Dynamique des communautés lombriciennes dans les parcelles
conduites en Agriculture Biologique.**

Modélisation de la dynamique des populations d'*Aporrectodea caliginosa*.

Directeur de thèse : **Jean ROGER-ESTRADE**

Co-encadrement de la thèse : **Michel BERTRAND**

Jury :

Mme Nathalie COLBACH, Directrice de Recherche, INRA

Mme Joann WHALEN, Professeur, Université de McGill

M. Manuel BLOUIN, Maître de conférences, Université Paris XII

Mme Laetitia FOURRIÉ, Ingénieur, ITAB

M. Jean ROGER-ESTRADE, Professeur, AgroParisTech

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Examineur

Projet soutenu par l'attribution d'une allocation doctorale Région Ile-de-France.



Ce travail de thèse est dédié à mon père et à ma mère.

Remerciements

Tout d'abord je veux remercier mon directeur de thèse Jean Roger-Estrade pour m'avoir permis de réaliser ce projet. Je le remercie sincèrement pour ses conseils, son soutien, tout particulièrement dans la phase de rédaction du manuscrit et pour m'avoir beaucoup appris sur le métier de la recherche. Il a également su trouver les bons outils pédagogiques pour me faire progresser lors de la rédaction de cette thèse.

Ensuite, je tiens à adresser un grand merci à mon encadrant, Michel Bertrand, qui tout au long de ce long chemin qu'est la thèse, m'a toujours épaulé, a fait progresser mon raisonnement scientifique et n'a pas compté son temps lorsque je frappais à sa porte à chaque nouvelle question. J'ai également beaucoup apprécié sa présence au quotidien et son soutien moral, ainsi que ses nombreux recours à l'humour pour relativiser lorsque cela était nécessaire.

Le Conseil régional d'Île-de-France et le DIM Astréa, qui ont soutenu financièrement le projet, méritent également de figurer ici. Je les remercie de soutenir la formation des futurs docteurs et notamment celle des jeunes femmes dans la recherche. Un merci particulier à Palmira De Carvalho, chargée de mission pour le DIM Astréa, pour sa bienveillance, son sourire rassurant, son professionnalisme et sa disponibilité.

Je remercie l'école doctorale ABIES et ses professeurs pour la qualité des enseignements et de la formation doctorale.

Les membres de mon comité de pilotage, Claire Chenu, Sébastien Barot, Stephan Bellon et Thibaud Decaëns m'ont également beaucoup aidé par leurs conseils judicieux et le partage de leurs connaissances, je leur en suis reconnaissante.

Je remercie les membres de ce jury de thèse dont Nathalie Colbach, Joann Whalen, Laetitia Fourrié et Manuel Blouin, pour m'avoir fait l'honneur de bien vouloir accepter d'évaluer ce travail.

Je n'oublie pas les agriculteurs qui ont sans retenue acceptés de nous laisser échantillonner leurs parcelles. Mille mercis à Thierry Legris, Olivier Ranke, Rick Van Dooren, Christophe Vallon pour leur patience, leur disponibilité et leur curiosité. Merci également à l'équipe technique de l'écocentre de Villarceaux et à Baptiste Sanson pour leur participation et leur intérêt pour nos travaux.

Yassine Sobhi m'a apporté son aide lors de la phase de modélisation, et je lui adresse ma gratitude pour sa réactivité et sa gentillesse.

Un grand merci à Céline Pélosi pour nous avoir apporté son appui avec le modèle Wormdyn et son expertise sur les lombriciens ainsi qu'à Pascaline Moreau pour son partage des connaissances sur les modèles lombriciens en général.

Toute ma gratitude va à l'équipe technique de l'UMR d'Agronomie de Thiverval-Grignon pour leur investissement, leur ténacité sur le terrain, malgré les conditions parfois difficiles et les kilos de terre triés pendant, des heures, des journées, des semaines entières, « en vers et drilosphère ». De manière générale, je remercie infiniment tous les membres de l'équipe et garderai longtemps en mémoire tous les instants de convivialités partagés avec chacun que se soit en terrain, lors des prélèvements, ou au laboratoire.

Je remercie tout particulièrement Dominique Le Floch qui fut le responsable technique du projet.

Une pensée spéciale pour Béatrice Le Fouillen pour sa gentillesse, sa bienveillance et les amitiés partagées tout au long de ces trois années.

Un grand merci à Gilles Grandeau pour sa participation et ses « trouvailles » qui ont permis d'optimiser la méthode de prélèvement et pour sa connaissance solide et précieuse du monde agricole.

Je remercie Mathieu Bazot pour son aide et pour tout le temps qu'il a bien volontiers voulu consacrer à notre projet en addition des programmes sur lesquels il est normalement rattaché. Merci aussi à lui pour son savoir agronomique, son professionnalisme et son charisme rassurant.

Merci à Richard Gosse pour tout le travail qu'il a réalisé pour les prélèvements mais aussi pour son



apprentissage de la langue des signes.

Je n'oublie pas Damien Marchand pour son aide sur le programme lombricien et pour avoir coordonné l'expérimentation d'élevage menée en serre.

Je remercie aussi Christine Souin (notre Titine) et Véronique Tanneau pour les heures qu'elles ont consacrées à trier les blocs de sol et pour leurs sympathies et les moments conviviaux partagés pendant ces trois années.

Une pensée également pour Arnaud Butier pour sa disponibilité lorsque nous avons sollicité son aide et surtout pour sa bienveillance, son amitié et tout ce qu'elle m'a apporté. « Ne repoussez pas du pied la pirogue qui vous a aidé à traverser la rivière » (proverbe malgache). Respect Nono !

Je n'oublie pas les stagiaires qui ont participé à ce projet et ont fait avancer les travaux ; un grand merci à eux : Rémy Locquet (2009), Romain Daumur (2010), Fazia Amrouch et Cyril Germain (2011).

Je remercie aussi le groupe des étudiants de l'école Polytechnique pour leur participation à nos travaux auxquels ils ont beaucoup apporté.

Je pense également ici à tous les membres de l'UMR d'Agronomie en commençant d'abord par sa directrice Marie-Hélène Jeuffroy, et tiens à leur adresser un grand merci pour leur accueil.

Je remercie David Makowski, Marie Gosme et Arnaud Gauffreteau pour leur disponibilité et les réponses qu'ils ont pu apporter à mes questions.

D'un point de vue formation, je garderai un très bon souvenir des cours d'anglais que j'ai suivi auprès de Suzette Tanis-Plant, à qui j'exprime tous mes remerciements.

Lors de ma thèse, j'ai eu l'opportunité de participer à une activité qui me tient à cœur, l'enseignement, c'est pourquoi je voudrais remercier Safia Médiène, Eléonora Barilli et Thierry Doré pour m'avoir offert la possibilité de partager mon travail auprès de leurs étudiants.

Un merci très spécial pour la dream team sur qui j'ai toujours pu compter : Michèle Fanucci et Alain Bône. Merci à eux deux pour leur sympathie et leur bienveillance. Merci à Mimi pour sa veille protectrice et les coccinelles porte chance. Merci à Alain, compatriote de la belle région qu'est l'Auvergne, pour son humour, les nombreuses trouvailles bibliographiques (même en russe!) et pour son œil orthographique avisé lors des dernières phases de conception du manuscrit.

Une pensée pour mes « colloc' » de bureau : Julie (n°1) Gall, Julie Gombert, Inès Shili et la petite dernière mais non la moindre Diana Doisy-Zafrani.

Une dédicace toute particulière pour « Les girl's in agronomy », collègues et amies de galère, pour leur solidarité de thésardes/CDD/post-doc: Aïcha Ronceux, Céline Robert, Aurore Philibert, Claire Lesur, Eléonora Barilli, Laure Hossard, Caroline Dizien, Rim Baccar, Simona Bassu et notre petit PhD. Merci aussi à Noémie Schaller, Adrien Rusch, Marc Moraine, Lamia Belkacem, Aude Charlier et tous les stagiaires et CDD de passage à Grignon avec qui j'ai pu partager de bons moments au laboratoire. Une pensée pour les visages rencontrés à la résidence Ratineau.

Je remercie Marjolaine Deschamps pour son soutien en chimie analytique lors de l'évaluation de la concentration de la moutarde biologique.

Une pensée émue à Nadine Brisson qui n'a pas hésité à me consacrer une après-midi de son temps pour m'aider lors des calculs de bilan hydrique, je la remercie pour sa sympathie.

Je me souviendrais aussi longtemps des visages souriants de l'équipe sol : Jean-Noel Rampon, Vincent Mercier. Merci aussi à eux et à leur collègues pour leurs réponses lorsque j'avais des interrogations en lien avec leurs compétences.

Je n'ai certainement pas cité toutes les personnes qui sont intervenues dans cette thèse mais je ne les oublie pas pour autant.

D'un point de vu plus personnel, je tiens aussi à adresser toute ma gratitude à Tanya Handa et Stephan Hattenschwiler, mes encadrants de Master qui m'ont donné le gout de la recherche. Je remercie aussi Benoit Jaillard qui m'a donné l'opportunité d'entrer dans le monde de la recherche et Eric Blanchart, grand Monsieur des lombriciens.

Je remercie mes copines, celles qui ont partagé l'aventure Master : les Fenec girls : Dakis Ouedraogo, Jenny Montagne et Teresa Ortuño, celles qui ont partagé l'aventure université : Aurélie Arnaud, et Milène Teissandier et celles qui ont toujours été là : Marie Valente, Sophie Delalieux et Laure Robert.

Je ne peux que remercier énormément et très chaleureusement toute ma famille qui m'a toujours soutenu depuis le début et ce bien avant la thèse, et tout particulièrement mes parents qui n'ont jamais brimé mes penchants pour les « petites bêtes », mais qui m'ont toujours donné les capacités pour le valoriser.

Je remercie ma belle-famille, qui arrivée dans ma vie en plein dans cette belle aventure, n'ont pas manqué de me donner leur soutien et leurs encouragements.

Ma dernière pensée va à mon compagnon sans qui l'aventure, c'est certain, n'aurait pas été aussi belle, et n'aurais pas pris autant de sens. Merci à toi pour ton soutien lors des moments difficiles, ton humour qui m'a toujours permis de relativiser, ta patience qui pour sûr fut exemplaire, et maintenant j'aimerais que ce soit à ton tour de réaliser ton rêve qui sera tout autant le mien, « heureux et... ».

Table des matières

REMERCIEMENTS	4
TABLE DES MATIERES	8
CHAPITRE 1	12
INTRODUCTION GENERALE	12
1.1. Les lombriciens : des organismes ingénieurs des (agro)écosystèmes.	13
1.1.1. Effets des espèces endogées sur la composante physique du sol.	14
1.1.2. Effets sur le cycle de la matière organique.	15
1.1.3. Effets sur les communautés microbiennes.	16
1.2. Les lombriciens : plus que des ingénieurs de l'écosystème.	17
1.3. Le cycle des lombriciens et l'influence des facteurs du milieu et des pratiques culturales en Agriculture Biologique.	17
CHAPITRE 2	21
VARIABILITE DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE LOMBRICIENS AU CHAMP : ETUDE DE CINQ PARCELLES D'AGRICULTURE BIOLOGIQUE DE LA REGION ILE DE FRANCE .	21
2.1. INTRODUCTION ET PROBLEMATIQUE.....	22
2.1.1. Etude bibliographique portant sur la dynamique des populations de lombriciens.	22
2.1.2. Conclusion.	25
2.2. MATERIEL ET METHODES	27
2.2.1. Description des sites.	27
2.2.2. Méthode d'évaluation du nombre et de la diversité spécifique des lombriciens.	30
2.3. RESULTATS ET DISCUSSION	34

Table des matières

2.3.1. Analyse de la dynamique des populations des cinq parcelles du suivi:	34
a- Courbes d'évolution de l'abondance totale.	34
b- Analyse de la diversité spécifique de la communauté lombricienne	35
c- Présentation des résultats d'abondance en valeurs indicées.	40
d- Analyse de la dynamique d' <i>A. caliginosa</i> et d' <i>A. rosea</i> à Villarceaux et à Favrieux.	43
2.3.2. Discussion sur l'origine des faibles effectifs observés à Cernay La Ville.	50
 Encadré 1 : description de l'expérimentation menée en serre pour tester l'effet de la nature du sol sur la capacité à supporter une population lombricienne.	50
 CHAPITRE 3	55
ETUDE DE L'EFFET DU LABOUR D'HIVER AVEC UNE CHARRUE À VERSOIR.	55
 INTRODUCTION	56
 Short-term effects of ploughing on the abundance and dynamics of two endogeic earthworm species in organic cropping systems in northern France.	57
 Abstract	57
1. Introduction	58
 2. Materials and Methods	60
2.1. Location and site characteristics	60
2.2. Crop management and field trials	60
2.3. Earthworm sampling	61
2.4. Laboratory analyses	62
2.5. Climate	62
2.6. Statistical analysis	62
 3. Results	63
3.1. Species diversity	63

Table des matières

3.2. <i>Earthworm abundance and dynamics in the unploughed treatments</i>	63
3.3. <i>Effect of ploughing on earthworm abundance and dynamics at the two sites.</i>	64
4. Discussion	65
4.1. <i>Species diversity</i>	65
4.2. <i>Earthworm abundance and dynamics in the unploughed treatments</i>	66
4.3. <i>Effect of ploughing on earthworm abundance and dynamics</i>	67
5. Conclusions	68
Acknowledgements	69
Encadré 2 : Principales conclusions de l'expérimentation sur les effets du labour.	69
CHAPITRE 4	70
MODELISATION DE LA DYNAMIQUE DES LOMBRICIENS AU CHAMP : AMELIORATION DU MODELE WORMDYN ET ADAPTATION AU GROUPE ECOLOGIQUE DES ENDOGES.	70
4.1. MODELISATION DES LOMBRICIENS: ETAT DE L'ART	72
4.1.1. Différents modèles simulant l'évolution des populations de lombriciens.	72
4.1.2. Principes généraux de construction du modèle Wormdyn (Pelosi <i>et al.</i> , 2008).	76
4.2. WORMDYN II : MODELE DE DYNAMIQUE DE LA POPULATION D'A. <i>CALIGINOSA</i>	77
4.2.1. Description de l'espèce <i>A. caliginosa</i> et cycle de vie.	77
4.2.2. Données d'initialisation.	78
4.2.3. Présentation détaillée des équations du modèle.	78
4.3. PARAMETRISATION DE WORMDYN II.	79
4.3.1. Estimation des valeurs seuils de température et d'humidité du sol définissant les quatre classes de conditions environnementales.....	80
4.3.2. Estimation des paramètres dans les conditions optimales : $i=1$	82
4.3.3. Prise en compte de la quiescence chez <i>A. caliginosa</i>	88
4.3.4. Détermination des paramètres pour les conditions $i= 2$, $i= 3$ et $i= 4$	91

Table des matières

4.4. VALIDATION	93
4.4.1. Données utilisées pour le test.	93
4.4.2. Résultats des simulations sans fonction de densité dépendance, et analyse des écarts.	95
4.5. PRISE EN COMPTE DE LA DENSITE DEPENDANCE CHEZ <i>A. CALIGINOSA</i>.	102
4.5.1. Etat des connaissances.	102
4.5.2. Modes de représentation de la densité dépendance et de ses impacts.	104
4.5.3. Introduction de la densité dépendance dans Wormdyn	105
4.5.4. Résultats	108
4.6. ETUDE DE LA SENSIBILITE DU MODELE.	113
4.6.1. Sensibilité à la valeur initiale du nombre d'individus dans chaque stade. ...	113
4.6.2. Sensibilité à l'abondance totale initiale.	113
4.6.3. Sensibilité aux paramètres du cycle de vie d'<i>A. caliginosa</i>.	114
CONCLUSION GENERALE	117
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	122
ANNEXES	132
ANNEXE 1	133
ANNEXE 2	134
ANNEXE 3	135
ANNEXE 4	136
ANNEXE 5	137
ANNEXE 6	138
LISTE DES FIGURES	139
LISTE DES TABLES	143

Chapitre 1

Introduction générale

En Agriculture Biologique, il est communément admis que la présence de nombreux vers de terre actifs est un élément important de la capacité des sols à soutenir la production. En effet, les vers de terre ont un effet positif (i) sur la structure du sol, ce qui facilite le prélèvement de nutriments et la croissance des racines (Ehlers, 1975), (ii) sur la minéralisation de la matière organique (Lee, 1985 ; Edwards et Bohlen, 1996), ce qui accroît et accélère la quantité d'éléments minéraux mise à disposition des cultures et (iii) sur le renforcement de la résistance des plantes à certains bioagresseurs. Quelques travaux suggèrent également qu'ils jouent un rôle sur le contrôle biologique de pathogènes du sol (Stephens et Davoren, 1997 ; Stephens *et al.*, 1994a ; Blouin *et al.*, 2005 ; Kumar et Sekaran, 2005). Par ailleurs les pratiques agricoles en Agriculture Biologique, souvent caractérisées par l'emploi très mesuré de produits pesticides, par des rotations diversifiées et par des apports importants de matière organique sont *a priori* plutôt favorables aux lombriciens (Pfiffner et Mader, 1997 ; Brown, 1999 ; Bengtsson *et al.*, 2005 ; Hole *et al.*, 2005).

Cependant, force est de reconnaître que ces effets bénéfiques sont extrêmement difficiles à mettre en évidence au champ et que les impacts positifs des pratiques en agriculture biologique ne se traduisent pas forcément par des effectifs importants de lombriciens dans les champs, même plusieurs années après la conversion.

Après un bref rappel des effets attendus en Agriculture Biologique de la présence de vers de terre (et tout particulièrement des espèces appartenant au groupe écologique des endogés, au centre de cette thèse), nous discuterons des facteurs susceptibles d'influencer l'abondance des lombriciens dans les parcelles cultivées, avant de présenter les objectifs de cette thèse et la démarche adoptée.

1.1. Les lombriciens : des organismes ingénieurs des (agro)écosystèmes.

Le concept d'ingénieur de l'écosystème (défini par Jones *et al.* en 1994), s'applique particulièrement bien aux lombriciens qui modifient les composantes physiques (via leurs effets sur la porosité et l'agrégation du sol) et organiques (via leurs effets sur la minéralisation) dans un sens qui améliore les conditions d'alimentation des cultures.

Table 1.1

Répartition des effectifs de vers (individus.m⁻²) entre espèces anéciques et endogées pour différents auteurs ayant prélevé les lombriciens au champ dans différents agrosystèmes avec travail du sol (d'après Chan, 2001). Les chiffres entre parenthèses dans les colonnes de gauche indiquent le pourcentage de la population totale.

Endogés	Anéciques	Travail du sol	Références
112 (88)	15 (12)	Herse rotative au printemps et labour à l'automne	Wyss <i>et al.</i> (1992)
6.2 (96)	0.25 (4)	8 années avec labour	Edwards et Lofty (1982)
44 (80)	11 (20)	5 années avec labour	Edwards et Lofty (1982)
73 (71)	30 (29)	Travail superficiel avec outil à dents	Gerard et Hay (1979)
39 (66)	20 (34)	Travail superficiel avec outil à dents	Gerard et Hay (1979)

Cependant, ces fonctions ne sont pas réalisées de la même manière suivant le type de ver que l'on considère ; cela a conduit Bouché (1972) à définir trois groupes écologiques (annexe 1), en fonction (entre autres) de leur action sur la porosité et de leurs habitudes alimentaires, deux éléments déterminants dans leur capacité à agir sur la structure du sol et la minéralisation de la matière organique. Ces trois groupes écologiques, désormais classiquement considérés dans les études sur les lombriciens, sont ceux des espèces épigées, anéciques et endogées. Dans les parcelles cultivées, les deux groupes qui dominent la communauté des lombriciens sont ceux des espèces anéciques et endogées. Ce dernier groupe domine d'autant plus que le travail du sol est intense, et, surtout, que la parcelle est labourée. A titre d'exemple, la Table 1.1, tirée de Chan (2001), montre, à partir de données sur les effectifs d'anéciques et d'endogés estimés au champ par différents auteurs, que les vers endogés représentent plus de 80 % des effectifs en parcelles labourées et qu'ils sont encore majoritaires (quoiqu'en plus faible proportion) dans les parcelles non labourées. Dans cette thèse, basée sur un travail expérimental mené au champ dans des parcelles labourées en Agriculture Biologique du bassin parisien, nous nous sommes donc surtout intéressés aux espèces endogées.

1.1.1. Effets des espèces endogées sur la composante physique du sol.

Il convient dans ce domaine de considérer deux aspects : la création de galeries et l'effet sur l'agrégation du sol. La création de galeries permet l'oxygénation du sol et favorise l'infiltration de l'eau et des éléments minéraux qu'elle contient, améliorant les conditions de fonctionnement des racines et, dans certaines conditions, limitant l'érosion (Shuster *et al.*, 2002). La fabrication de déjections (déposées à la surface du sol ou à l'intérieur des galeries) participe au maintien la microporosité, la rugosité et l'agrégation du sol.

La littérature montre que la présence de l'espèce endogée *Aporrectodea caliginosa* entraînait une augmentation de l'infiltration et du drainage plus importante qu'avec d'autres espèces. Ceci a été attribué au fait que les endogés reconstruisent continuellement leurs galeries dans le sol. En revanche, cet entretien de la porosité peut aussi entraîner une plus forte évaporation de l'eau accélérant le dessèchement du sol (Ernst *et al.*, 2008). Il a également été montré que certaines espèces endogées pouvaient, à travers la production de turricules fragiles et de petite taille, favoriser la fermeture de la surface du sol et, partant, le ruissellement (Blanchart *et al.*, 1999). Mais d'autres espèces, produisant des turricules plus stables, améliorent la résistance du sol à la battance (Le Bayon *et al.*, 2002). Malheureusement ces espèces peuvent également limiter l'infiltration en

accroissant la densité apparente du sol (Reddell et Spain, 1991b ; Blanchart *et al.*, 1999 ; Chauvel *et al.*, 1999).

Ainsi, l'étude bibliographique révèle des effets sur le fonctionnement physique du sol qui peuvent paraître contradictoires. En fait, ces effets sur la structure du sol et leurs conséquences sur l'infiltration et le ruissellement sont difficiles à mettre en évidence et, surtout, à quantifier car ils dépendent de la composition spécifique de la communauté, de la densité des populations, de la quantité de matière organique présente, du type de sol et de climat (principalement la température et l'humidité).

1.1.2. Effets sur le cycle de la matière organique.

Quatre niveaux auxquels les vers agissent sur la matière organique peuvent être distingués (Lavelle et Martin, 1992 ; Marinissen et de Ruyter, 1993) :

- ils fragmentent puis enfouissent les débris végétaux, ce qui facilite leur décomposition. Cet effet ne concerne que les espèces anéciques et épigées ;
- les espèces endogées quant à elles ingèrent le sol et assimilent une fraction de la matière organique qu'il contient ;
- la fraction de la matière organique qui traverse le tube digestif et qui n'est pas assimilée et fragmentée durant le processus (tout type d'espèce) ;
- enfin, la fraction de la matière organique qui n'est pas digérée durant le trajet dans le tractus intestinal, retourne au sol au sein des turricules de vers, dans lesquels les bactéries minéralisatrices sont particulièrement actives. Là encore, ce processus concerne tous les vers.

Comme pour la structure du sol, les effets ne sont pas faciles à caractériser au champ. Il importe de considérer la quantité de sol qui est ingérée ; elle dépend de la densité des populations et de leur activité. Il faut aussi intégrer les relations entre les vers et la microflore du sol, l'effet des vers sur le cycle de la matière organique n'étant pas direct, mais passant par l'action des microorganismes du sol, eux-mêmes affectés par la présence des vers.

1.1.3. Effets sur les communautés microbiennes.

Les vers de terre modifient la structure des communautés microbiennes et l'activité des microorganismes du sol (Brown, 1995 ; McLean et Parkinson, 2000 ; Scheu *et al.*, 2002) à travers quatre mécanismes :

- l'incorporation de matière organique dans le sol (concerne surtout les anéciques) ;
- la modification de la structure du sol, qui change les caractéristiques de l'habitat des microorganismes ;
- le transport horizontal et vertical des microorganismes ingérés.
- l'ingestion du sol. En passant dans le tractus digestif, certains des microorganismes du sol sont activés. Brown *et al.* (2000) font l'hypothèse qu'au contact du mucus et grâce aux conditions que fournit l'abri du tube digestif, certains microorganismes, en dormance jusque là faute de carbone assimilable et de conditions favorables de température et d'humidité, reprennent une activité. Les vers y trouvent leur intérêt dans une relation de mutualisme entre eux et les microorganismes, ces derniers leur permettant de digérer plus facilement la matière organique du sol.

Cependant, si la stimulation des bactéries dans le tractus intestinal a été souvent rapportée, les effets à long terme de la présence de vers sur la quantité de bactéries actives dans le sol fait largement débat : certaines études montrent que la biomasse bactérienne augmente (Burtelow, 1998 ; Li *et al.*, 2002 ; Groffman *et al.*, 2004) alors que d'autres font état d'une diminution (Hendrix *et al.*, 1998 ; Groffman *et al.*, 2004).

En conclusion, si les vers de terre ont un effet indéniable (et plutôt positif) sur les caractéristiques physique et chimique du sol (ce sont bien des ingénieurs de l'écosystème), cet effet est difficile à quantifier et à mettre en relation avec les caractéristiques de fonctionnement du sol (stockage du carbone, minéralisation, régime hydrique).

Il en est de même lorsque l'on considère leur effet sur les caractéristiques de fonctionnement des cultures (rendement, état sanitaire). Les vers de terre influencent en effet la croissance et la santé des plantes, par des mécanismes autres que ceux passant par les modifications des caractéristiques du sol évoquées ci dessus.

1.2. Les lombriciens : plus que des ingénieurs de l'écosystème.

Trois mécanismes sont invoqués pour expliquer cet effet sur les plantes :

- des travaux ont montré que la présence de lombriciens avait un effet sur le contrôle biologique de certains bioagresseurs (Dash *et al.*, 1980 ; Yeates, 1981 ; Senapati, 1992 ; Stephens *et al.*, 1994a,b ; Clapperton *et al.*, 2001 ; Lavelle *et al.*, 2004) ; ainsi, deux espèces endogées de vers de terre (*Aporrectodea rosea* et *A. trapezoides*) ont réduit la sévérité du piétin-échaudage, une maladie des céréales due à un champignon tellurique (Stephens et Davoren, 1997). Par ailleurs, Blouin *et al.*, (2005) ont montré que la présence de *Millsonia anomala* réduisait la sévérité des attaques de nématodes phytophages (*Heterodea sacchari*) sur des pieds de riz ;

- la présence de vers endogés stimulerait les symbioses entre les plantes et certains microorganismes (Reddell et Spain, 1991a,b ; Gange, 1993 ; Pedersen et Hendriksen, 1993). Cependant, ce processus est très peu documenté ; le mécanisme passerait par la contribution des vers à la dissémination des spores de mycorhizes (Gange, 1993) ou la stimulation de la nodulation par des bactéries du genre *Rhizobium* (Doube *et al.*, 1994) ;

- enfin, l'interaction entre les vers et les bactéries pourraient entraîner une stimulation de la production de régulateurs de croissance par les plantes (Muscolo *et al.*, 1998 ; Canellas *et al.*, 2002).

Au champ, l'influence des vers sur la croissance des plantes est probablement le plus souvent une combinaison de ces différents mécanismes. Là encore, ces effets dépendent largement de la densité de vers et de la structure des communautés. La plupart des auteurs suggèrent également que ces effets sont très variables au cours du temps. En effet, les lombriciens sont des organismes très sensibles aux variations des conditions de température et d'humidité dans le sol.

1.3. Le cycle des lombriciens et l'influence des facteurs du milieu et des pratiques culturales en Agriculture Biologique.

Le cycle de vie des lombriciens comprend plusieurs phases (Bouché, 1972). Nous reviendrons plus précisément sur la description du cycle de vie de l'espèce endogée *A. caliginosa*. Il y a deux grandes périodes de reproduction et de production de cocons : le printemps et l'automne. En hiver, avec l'apparition du froid, l'activité des individus baisse et ils migrent vers des couches plus profondes. En été, le dessèchement du sol pousse les individus à réduire leur activité voire même à entrer dans des phases d'arrêt complet de celle-ci. Ces phases de repos, également appelées

léthargies, peuvent être immédiatement réversibles lorsque le facteur inducteur du stress disparaît. On parle alors de quiescence ou de diapause facultative. Les vers cessent de se nourrir et rentrent simplement dans un état de torpeur. En revanche, lorsqu'il s'agit de diapause obligatoire, les vers se replient en boule dans des logettes creusées dans le sol, ralentissant leur métabolisme et cessant toute activité. Les vers restent alors dans cet état même après le retour de conditions favorables et ce jusqu'à ce que le processus soit terminé. Ces périodes sont d'avantage sous la dépendance de facteurs environnementaux (stress comme sécheresse ou blessure importante dans le cas de la diapause obligatoire) que de la saison elle-même.

Lorsqu'on cherche à décrire l'abondance des vers de terre dans les premiers décimètres de sol, on s'attend donc à obtenir des courbes qui présentent alternativement des phases de diminution et des phases de reprise des abondances. Au début du printemps une augmentation progressive des abondances amène les populations à un pic avant l'été, dû aux éclosions de cocons. Puis une diminution estivale des abondances fait diminuer les effectifs présents en surface, les vers émigrant vers des couches plus profondes du sol et s'immobilisant dans des logettes. Ce comportement toutefois, ne touche pas trop les espèces endogées, qui migrent peu. A l'automne, une reprise des abondances entraîne l'apparition d'un nouveau pic d'abondance, puis à l'entrée de l'hiver, le froid fait disparaître un grand nombre d'individus, entraînant une baisse des populations. Ainsi une chute des abondances observée à partir d'une série d'échantillonnages sur le terrain ne signifie pas systématiquement une mortalité des vers mais peut résulter d'une migration ou une entrée en léthargie.

Pour analyser les facteurs qui jouent sur la présence et l'activité des vers de terre, il convient de distinguer les facteurs du milieu physique (type de sol, structure, humidité, salinité, acidité, température, oxygénation) et les ressources trophiques (matière organique enfouie et en cours de décomposition pour ce qui concerne les endogés).

L'analyse de la variation des niveaux de population et d'activité est donc rendue difficile par l'existence d'interactions complexes au sein d'une même catégorie de facteurs (interaction entre la température et l'humidité par exemple) et entre ces deux catégories de facteurs (effet de la température sur la décomposition de la matière organique par exemple). Les lombriciens sont des organismes vivants très sensibles aux conditions du sol. Leur tégument, fragile et enclin à la déshydratation, les oblige à vivre dans un milieu dont le taux d'humidité reste suffisamment élevé

pour limiter la perte en eau. De plus, ils ne régulent pas leur propre température et sont donc très dépendants de celle du sol. Chaque espèce a donc des optimums de température et d'humidité en-deçà ou au delà desquels l'activité sera stoppée. Des conditions trop extrêmes pourront même induire une mortalité des individus. Lee (1985) d'après Grant (1955) rapporte ainsi une température létale du sol de 26°C pour des individus de l'espèce *A. caliginosa*. Holmstrup et Overgaard (2007), dans une expérimentation menée au laboratoire exposant des individus d'*A. caliginosa* à différentes températures négatives, ont montré qu'après 4 semaines d'exposition à -5°C, la mortalité était de 54%. Ces seuils seront discutés en détail dans le chapitre consacré à la modélisation (paragraphe 4.3.1.). Ils suggèrent que la plage de température permettant la survie des vers est étendue.

La mise en culture d'un écosystème naturel ou un changement de système de culture entraînent une modification des conditions de vie des vers qui, parfois très rapidement, modifie l'abondance et la structure spécifique des communautés.

Dans les parcelles conduites en Agriculture Biologique, l'exportation de la récolte (et, éventuellement, d'une partie des résidus de culture), diminue la quantité de ressource trophique fournie aux lombriciens (par rapport à une situation « naturelle » où l'absence d'exportation garantit un retour quasiment complet de la matière organique produite par les plantes). Cependant, cela est compensé soit par l'apport d'amendements organiques exogènes, soit par la fertilisation qui entraîne un accroissement de la biomasse totale produite et donc de la quantité de résidus qui retournent au sol après la récolte. Par ailleurs, le travail du sol modifie profondément les conditions de vie des vers (Holland, 2004 ; Chan, 2001), jouant à la fois sur la structure du sol (et donc sur les propriétés qui influencent son réchauffement, son régime hydrique, son aération) et sur la localisation de la matière organique. Les autres pratiques culturales ont également un rôle : l'irrigation ou le chaulage par exemple ont des effets positifs sur l'abondance (Edwards et Lofty, 1977 d'après Edwards, 2004 ; Noble et Mills, 1974 d'après Edwards, 2004).

Les effets du système de culture sont donc compliqués à mettre en évidence. Il se dégage cependant un certain nombre de tendances à la lecture de la bibliographie sur le sujet, en ne considérant que celles qui se rapportent à l'Agriculture Biologique.

- la mise en culture diminue le nombre de vers et la diversité spécifique. En région de grande culture tempérée, le nombre d'espèces différentes que l'on trouve dans les parcelles cultivées est rarement supérieur à la dizaine (Roger-Estrade *et al.*, 2010).

- pour une quantité de ressource organique donnée, le travail du sol, de part l'importance des changements qu'il induit sur le sol et la matière organique, est la technique culturale qui a le plus d'effet sur les populations lombriciennes (Edwards et Bohlen, 1996 ; Jordan *et al.*, 1997 ; Kladvko, 2001).

- les effets du travail du sol sont très différents suivant le groupe écologique que l'on considère (Chan, 2001). Ainsi, le labour défavorise le groupe des anéciques ; mais son effet sur le groupe des endogés est beaucoup plus discuté (Boström, 1995 ; Berner *et al.*, 2008 ; Rosas-Medina *et al.*, 2010).

L'ensemble de ces considérations souligne l'importance de l'abondance des populations lombriciennes dans l'intensité et la nature de leurs effets sur le sol et les plantes. Il met également en avant le manque de connaissances sur l'évolution de cette abondance au cours du temps et, surtout, sur les facteurs qui l'influencent au champ, qu'ils soient environnementaux (température, humidité du sol) ou liés aux pratiques culturales.

L'objectif de cette thèse est de mieux comprendre, dans le contexte de l'Agriculture Biologique, comment varie au champ l'abondance des lombriciens (et tout particulièrement des espèces endogées), afin d'améliorer le modèle WORMDYN (Pelosi *et al.*, 2008) qui simule la dynamique des populations lombriciennes dans les parcelles cultivées.

Pour cela, notre recherche s'est déroulée en trois étapes.

Tout d'abord, nous avons procédé, pendant 2 ans, à un suivi des populations de vers dans 5 parcelles en Agriculture Biologique d'Île de France. La présentation détaillée de ce suivi et l'analyse des courbes fait l'objet du deuxième chapitre de cette thèse.

Ensuite, compte-tenu de l'importance qu'a cette pratique sur la dynamique des populations lombriciennes, nous avons mis en place un essai destiné à mieux comprendre l'effet du labour sur la dynamique des populations de vers endogés. L'analyse des résultats obtenus a fait l'objet d'une publication, et constitue le troisième chapitre de ce mémoire.

Enfin, la dernière partie de notre travail (chapitre 4) a porté sur l'amélioration du modèle WORMDYN que nous avons adapté au cas de l'espèce endogée la plus fréquemment rencontrée dans notre étude, *A. caliginosa*, et auquel nous avons ajouté un module permettant d'intégrer l'effet de la densité-dépendance sur la dynamique des populations de cette espèce.

CHAPITRE 2

**VARIABILITE DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE
LOMBRICIENS AU CHAMP :
ETUDE DE CINQ PARCELLES D'AGRICULTURE BIOLOGIQUE
DE LA REGION ILE DE FRANCE.**

INTRODUCTION ET PROBLEMATIQUE

Frontier et Pichod-Viale (1991) ont défini plusieurs modalités d'étude d'une population. Pour cela on peut suivre des descripteurs tels que l'abondance totale de la population ou l'abondance des différentes classes d'âge. Ces auteurs distinguent les descriptions "statiques" (à un instant donné) des descriptions "cinétiques" (au cours du temps). Dans cette dernière catégorie rentre ensuite en jeu la notion d'explication des fluctuations observées au cours du temps par des "forces". Ainsi, s'il ne s'agit que de l'étude de la variation des abondances dans le temps sans faire appel aux déterminants de ces variations, il s'agira alors de l'étude de la *cinétique des populations* proprement dite. L'étude de la *dynamique des populations* demande quant à elle de s'intéresser aux causes possibles des variations démographiques observées au cours du temps, tels que les phénomènes de reproduction, de mortalité ou de migration. Les auteurs associent l'étude de la dynamique des populations à la modélisation de la population puisque pour eux, décrire la dynamique d'une population revient à prévoir les variations constatées.

C'est ce type de démarche que nous avons adoptée dans cette étude. En nous plaçant dans ce cadre conceptuel et en adoptant une démarche résolument déterministe, nous avons fait l'hypothèse qu'il nous serait possible d'expliquer les variations de population observées sur le terrain en tenant compte des spécificités du cycle de vie des vers, des fluctuations des conditions de température et d'humidité et du contexte agricole des parcelles (techniques, cultures pratiquées).

2.1.1. Etude bibliographique portant sur la dynamique des populations de lombriciens.

Parmi les travaux portant sur l'étude de la dynamique des populations de lombriciens et l'évolution de la composition des communautés dans les parcelles cultivées, on peut distinguer deux grands types d'approche : l'approche expérimentale et l'étude en situation agricole, où les vers de terre sont étudiés dans les conditions de la pratique agricole.

L'approche expérimentale. Nous avons sélectionné uniquement les auteurs qui ont réalisé des expérimentations au champ en utilisant les populations naturelles de vers présentes. Les études qui ensemençaient leurs essais avec des populations pour contrôler strictement le niveau au départ de

l'expérience n'ont pas été retenues dans cette analyse puisque éloignées de notre démarche qui cherche aussi à prendre en compte la variation du niveau d'abondance par site. Parmi les expérimentations sélectionnées, un certain nombre ne se donnent pas pour objectif d'étudier les variations de l'abondance de lombriciens (ou de la composition spécifique de la communauté) mais comparent l'effet des traitements à un moment donné, considérant que la population (ou la communauté) est arrivée à un certain équilibre.

C'est le cas par exemple de l'essai de Peigné *et al.* (2009), en France près de Lyon, qui compare l'abondance, la biomasse et la diversité spécifique de la population de vers pendant deux à trois ans pour deux types de travail du sol dits "conventionnels" (labour traditionnel et labour superficiel), deux types de travail du sol dits "conservatifs" (travail réduit et semis direct et/ou travail très superficiel) et ceci sur trois sites d'agriculture biologique. Réalisant une à deux mesures par an selon le site (à l'automne et au printemps), leurs travaux montrent que quel que soit le type de travail du sol, les populations de vers diminuent et que cette diminution est essentiellement due au groupe des anéciques.

De même, Eriksen-Hamel *et al.* (2009), au Canada, sur une expérimentation de long terme (plus de 15 ans), comparent l'effet de plusieurs types de travail du sol (travail conventionnel, travail réduit et sans travail du sol) croisés avec divers niveaux d'apports de résidus (élevé et faible), sur la population de lombriciens. Réalisant une seule observation à l'automne (octobre 2006), ils concluent qu'associer une gestion du travail du sol à la gestion des apports en résidus permet d'augmenter la croissance des vers car la quantité de carbone organique du sol et par conséquent l'apport en substrat organique pour les vers augmente. Cependant, leurs observations ne portent que sur 1 point de prélèvement et ne permettent pas de montrer si cet effet est persistant dans le temps.

Dans quelques essais, les auteurs ont suivi l'évolution des populations en réalisant plusieurs mesures dans l'année. Ils ne comparent plus le niveau de l'abondance à un moment donné, mais l'effet des traitements sur la dynamique des populations. Ainsi, Leroy *et al.* (2008) se sont intéressés à l'influence de la nature des amendements organiques en réalisant une expérience factorielle, comparant cinq types d'amendement (fumier, lisier de bovin, et trois composts). Leurs résultats montrent que les vers préfèrent en priorité le fumier et le lisier puis les composts. Les traitements sans fertilisation ont eu les abondances de vers les plus faibles. Au niveau de la dynamique, leur suivi leur a permis d'identifier que les traitements avec fumier et avec un type de compost (lisier bovin +

résidus de culture) étaient ceux pour lesquels la dynamique avait le plus varié au cours du temps enregistrant un fort accroissement des abondances (populations qui ont plus que doublé). Les dynamiques enregistrées pour les autres types d'amendements ont montré une croissance constante des abondances dans des proportions plus restreintes.

Whalen *et al.* (1998) dans l'Ohio, aux USA, ont comparé l'influence de la fertilisation organique (fumier) à celle d'apports d'engrais de synthèse sur l'abondance et la biomasse d'une population de vers et l'importance des changements saisonniers sur le recrutement des juvéniles. Leurs observations ont été réalisées pendant deux ans, à raison d'un prélèvement tous les mois. Leurs résultats montrent que les apports organiques ont un effet plus positif que celui des fertilisants inorganiques sur le nombre et la biomasse des deux espèces majoritaires de vers (*Lumbricus terrestris* et *Aporrectodea tuberculata*). Comme précédemment, ils observent que la nature des amendements a un effet sur les niveaux d'abondance et de biomasse des populations de vers.

Johnson-Maynard *et al.* (2007) ont suivi la dynamique des populations sur une période de trois années consécutives, sur un essai réalisé dans l'Idaho (USA) comparant des blocs suivis en travail conventionnel et sans travail du sol. Chaque année, ces auteurs ont évalué les populations sur deux mesures, une réalisée en mai et l'autre en juillet. Chacun de leur point de mesure repose sur deux répétitions par parcelle (48 points au total des deux traitements par date de mesure). Leurs résultats soulignent l'effet positif à court terme de l'absence de travail du sol sur les abondances de lombriciens et sur la production de cocons. Ces auteurs ont aussi montré qu'une forte abondance de la population au printemps et de la production de cocons ne permettent pas de compenser la diminution de population estivale due aux conditions climatiques défavorables.

Boström et Lofs (1996) ont cherché à décrire la dynamique des lombriciens pendant une année, sur un pas de temps mensuel dans une région centrale de Suède (Uppsala). Leurs courbes de dynamiques ont été constituées à partir de 6 points d'observation, à raison d'un prélèvement par mois de juin à octobre plus un point à l'automne précédent. Ils ont fait la distinction entre adultes, juvéniles et cocons et se sont attardés plus spécifiquement sur la dynamique de l'espèce *A. caliginosa* qui est majoritairement représentée dans leur étude. Ils observent une augmentation importante de la proportion de juvénile au printemps et des effectifs stables d'adultes puis une diminution des effectifs des deux classes d'âge durant le mois d'août. Cette diminution correspond à

l'influence des conditions d'humidité du sol, faibles en cette période et est confirmée par le grand nombre de vers retrouvés en état de repos métabolique (estivation).

Pour conclure, les résultats de ces essais donnent des informations précieuses sur l'effet de techniques culturales et ont le mérite de permettre de décortiquer l'influence de chaque facteur. Toutefois, les expérimentations en essais contrôlés conduisent à étudier des dynamiques influencées par les conditions du système et elles n'intègrent sûrement pas toute la complexité rencontrée dans une parcelle d'agriculteur. De plus, les mesures réalisées avec une fréquence d'échantillonnage annuelle ou bisannuelle ne suffisent pas à prendre en compte la dimension dynamique du sujet. Ainsi, lorsque que l'on s'intéresse plus à la compréhension de la dynamique en elle-même qu'aux facteurs de variations les uns après les autres, il vaut mieux travailler en parcelle d'agriculteur et avec une fréquence d'échantillonnage adaptée.

L'approche en parcelles d'agriculteur. Peut-être en raison de la difficulté de cet exercice, c'est à ce niveau que les références bibliographiques sont les plus rares. Parmi celles-ci, Bhaduria *et al.* (1997) ont comparé la dynamique des populations des vers de trois localités (toutes localisées à 2 Km les unes des autres dans le centre de la région Himalayenne en Inde). Ils ont montré l'influence de la rotation des cultures sur les fluctuations saisonnières des populations étudiées. Les prélèvements ont été effectués mensuellement sur deux années consécutives. Leurs résultats montrent que les dynamiques observées sont dépendantes de l'espèce et que la température et l'humidité sont déterminantes pour expliquer les variations d'abondances saisonnières, ce qui conforte notre hypothèse de départ. Ils mettent également en évidence l'effet positif de l'enfouissement des résidus de cultures par le labour associé à l'apport de fumure organique sur les abondances de vers.

2.1.2. Conclusion.

Il ressort de l'analyse de ces quelques travaux, plusieurs points de méthode.

Les variables mesurées sont différentes d'une étude à l'autre. Si dans la plupart des travaux l'abondance des individus est utilisée, on trouve également la biomasse. Cette variable est utilisée comme un élément d'information complémentaire rendant compte des conditions de nutrition des populations, de leur structure en classe d'âge ou en groupes écologiques. Elle ne peut cependant être utilisée séparément de l'abondance. Enfin, la diversité spécifique d'une communauté permet de

faire à un moment donné le bilan de la proportion de chaque espèce. Cette variable (exprimée à travers plusieurs types d'indices sur lesquels nous reviendrons) est souvent utilisée pour comparer la capacité d'accueil des écosystèmes ou bien l'effet de diverses pratiques ou agrosystèmes (Metzke *et al.*, 2007 ; Schmidt *et al.*, 2001).

Les méthodes pour évaluer les populations sont variables, d'ailleurs plus au plan de la stratégie d'échantillonnage qu'au plan de la technique de prélèvement. Trois techniques de prélèvements sont utilisées:

- l'utilisation d'un irritant (formol ou moutarde par exemple) stimulant la remontée des vers en surface (Peigné *et al.*, 2009),
- le tri manuel d'un bloc de sol (Boström et Lofs, 1996 ; Bhaduria *et al.*, 1997 ; Johnson-Maynard *et al.*, 2007),
- une méthode couplée qui emploie un irritant (formol ou moutarde) associé à du tri manuel des blocs de sols prélevés (Whalen *et al.*, 1998; Leroy *et al.*, 2008 ; Eriksen-Hamel *et al.*, 2009, Pelosi *et al.*, 2009).

Les stratégies d'échantillonnage varient d'un prélèvement unique réalisé à un temps t pour comparer des traitements (Eriksen-Hamel *et al.*, 2009) à un suivi mensuel sur une (Boström et Lofs, 1996) à deux années (Bhaduria *et al.*, 1997 ; Whalen *et al.*, 1998). Il existe aussi des stratégies intermédiaires mettant en place des fréquences d'échantillonnage moins soutenues dans l'année (2 à 5 points) mais sur une période plus longue de suivi (trois années ; Johnson-Maynard *et al.*, 2007 ; Leroy *et al.*, 2008 ; Peigné *et al.*, 2009).

Les dates de prélèvement sont cruciales. Ainsi, par exemple, Rosas-Medina *et al.* (2010), dans une étude menée dans des limons de la région centrale de Mexico, ont testé, entre autres, l'effet de la date de prélèvement sur l'abondance lombricienne dans une étude cherchant à comparer l'effet de quatre types de travail du sol (travail superficiel, labour, décompactage 1 passage et 2 passages) couplé au cycle de culture du maïs (levée, récolte et post-récolte) à deux profondeurs de suivi (0-15 et 16-30). Les trois dates de prélèvements choisies (printemps, automne et hiver) ont eu un effet significatif sur la population, les auteurs ayant recensé un nombre d'individu nul en avril, maximum en novembre (135 individus.m⁻²) et moyen en janvier (45 individus.m⁻²). Ceci souligne l'importance de réaliser plusieurs points d'observation au cours de l'année pour éviter de surestimer ou sous estimer le niveau d'abondance en individus d'un milieu donné. De plus, il faut tenir compte de la saisonnalité

Table 2.1

Description caractéristique de la texture et de la composition des sols des sites de l'étude. Les résultats sont évalués sur 25 cm de profondeur.

Sites		ViB	ViM	Fa	Cv	Cb
argile (<2µm)	g/kg	191	166	212	158	162
limons fins (<2/20µm)	g/kg	260	262	277	301	299
limons grossiers (<2/20µm)	g/kg	462	490	435	468	473
sables fins (<50/200µm)	g/kg	78	74	61	51	43
sables grossiers (<200/2000)µm	g/kg	9	8	15	22	23
pH		8.1	7.18	7.49	6.89	7.06
Carbone	g/kg	9.89	10.5	12.12	11.83	11.65
Azote	g/kg	0.97	1.09	1.19	1.13	1.10
C/N	g/kg	10.22	9.64	10.25	10.47	10.62
Matière organique	g/kg	17.08	18.17	20.97	20.97	20.15

Table 2.2

Densités apparentes des sols des sites de l'étude.

Sites	Côtes des horizons (cm)	Densité apparente moyenne (g cm ⁻³)	Densité apparente moyenne sur 30 cm de sol
ViB	0-10	1.36	
	10-20	1.37	
	20-30	1.50	1.41
ViM	0-10	1.47	
	10-20	1.55	
	20-30	1.60	1.54
Fa	0-10	1.34	
	10-20	1.32	
	20-30	1.34	1.33
Cv	0-10	1.36	
	10-20	1.26	
	20-30	1.44	1.35
Cb	0-10	1.41	
	10-20	1.34	
	20-30	1.50	1.42

du cycle de vie des lombriciens. Lorsque l'étude ne porte que sur un nombre limité d'observations ou que celle-ci ne vise qu'à obtenir un point de comparaison entre traitements, la stratégie est de choisir un moment de l'année connu pour ses niveaux d'abondances élevés en vers (ex : printemps et automne). C'est ce que Leroy *et al.* (2008) ont fait dans leur étude visant à comparer l'effet de différents types de matière organique en choisissant des dates de mesures en mai et octobre pour la première année et juin et septembre pour la seconde.

Cette revue bibliographique nous a conduit au choix d'un suivi de la dynamique des populations naturelles de vers dans plusieurs parcelles d'agriculteurs, toutes situées dans un périmètre permettant de considérer comme situées dans un environnement pédoclimatique similaire. Cette approche a présenté l'avantage de travailler dans des conditions réelles de mise en culture des parcelles. De plus, les populations étudiées étaient résidentes du milieu. Nous avons préféré cette démarche à celle consistant à faire varier chaque facteur indépendamment les uns des autres dans une étude factorielle.

Néanmoins cette approche a limité le nombre de cas d'étude. Cela nous a contraint à réaliser un compromis entre le nombre de parcelles échantillonnées et le nombre d'observations réalisées sur chaque parcelle pour une année donnée. Nous avons choisi de réaliser nos prélèvements sur une période allant du printemps (avril en 2009 et 2010) à l'entrée de l'hiver (octobre/novembre en 2009 et novembre/décembre en 2010). Nous avons mis en œuvre la méthode couplée irritant/tri manuel des blocs de sols échantillonnés, la moutarde étant l'irritant choisi. Cette méthode apparaît comme étant la plus fiable de par la complémentarité de l'efficacité du tri et de l'irritant. Nous avons choisi d'étudier les variables abondance d'individus par unité de surface du sol, la répartition entre stades et la diversité spécifique.

Nous allons dans ce chapitre tout d'abord réaliser une analyse globale des abondances totales présentes sur chaque parcelle. Puis nous étudierons plus particulièrement la composition spécifique des communautés avant de détailler la dynamique des populations des deux espèces endogées révélées comme les plus présentes : *A. Caliginosa* et *A. Rosea*.

MATERIEL ET METHODES

2.2.1. Description des sites.

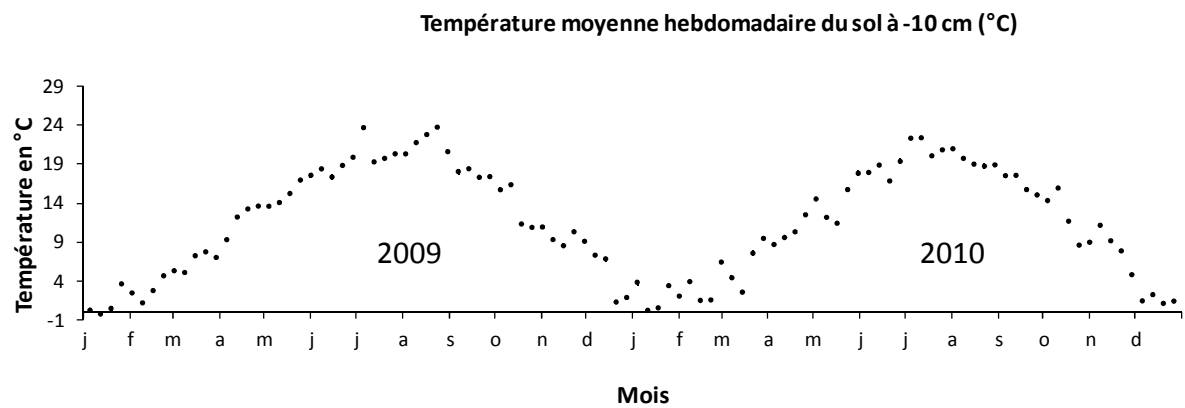


Figure 2.1

Températures moyennes hebdomadaires du sol (-10 cm) en °C (Station météorologique de Thiverval-Grignon).

Localisation. L'expérimentation s'est déroulée sur deux années consécutives sur cinq sites localisés à l'ouest de Paris (annexe 3). Les cinq sites étaient localisés de telle sorte que la distance maximum entre deux parcelles soit de 70 km. Les parcelles ont été choisies de manière à avoir (i) des sols comparables, (ii) une même culture, le blé d'hiver, en première année, (iii) une date de conversion à l'agriculture biologique similaire (2003) sur l'ensemble des parcelles.

Sur le premier site, à Villarceaux (F-95710) localisé à 55 km de Paris, deux parcelles ont été sélectionnées dans notre échantillon, la parcelle "ViM" et la parcelle "ViB"(49° 7' 51" N, 1° 42' 53" E pour ViB ; 49° 7' 50" N, 1° 43' 15" E pour ViM ; altitude 130 m). Ces deux parcelles étaient situées sur la même exploitation et gérées par l'Ecocentre de Villarceaux (<http://www.bergerie-villarceaux.org/>). La première, faisait partie des huit parcelles d'une expérimentation sur la mise au point de systèmes de culture biologique en grande culture sans élevage conduite sur ce site (essai de la Motte), tandis que la seconde faisait partie des parcelles du domaine de la bergerie, conduites en agriculture biologique, mais sans visée expérimentale. Sur le second site, à Longnes près de Favrieux, sur le lieu-dit de Mirbel (F-78980 ; 48° 55' 26" N, 1° 33' 24" E ; altitude 130 m), a été échantillonnée la parcelle "Fa". Enfin, deux parcelles, "Cv" et "Cb", étaient situées à Cernay la ville (F-78720 ; 48° 39' 28" N, 1° 59' 36" E pour Cb et 48° 39' 31" N, 1° 59' 31" E pour Cv ; altitude 145 m).

Propriétés du sol. Les cinq sols sont, d'après la base mondiale de référence de ressource des sols de la FAO, de type haplic luvisol (IUSS Working Group WRB. 2007), avec un horizon de labour qui laisse apparaître un horizon à texture dominante limono-argileuse. Les principales caractéristiques de la couche travaillée (0-30 cm) sont présentées dans la Table 2.1.

La densité apparente du sol de chaque site a été évaluée avec la méthode d'échantillonnage des cylindres (Table 2.2). Les cylindres utilisés présentaient un volume de 100 cm³ ; sur chaque parcelle, les prélèvements ont été faits du 22 au 30 juillet 2009, en prenant 4 répétitions. A chaque emplacement le cylindre a été placé à 3 profondeurs (0-10 cm ; 10-20 cm et 20-30 cm). Le résultat est la moyenne de ces 12 mesures.

Ces valeurs, indiquées dans la Table 2.2 sont dans la gamme des valeurs classiquement trouvées pour ce type de sol en parcelle agricole, allant de 1,2 à 1.6 g.cm⁻³. L'analyse de variance révèle une différence significative entre sites (F=3.945, p=0.03). Le sol est significativement plus tassé à ViM, Cb et ViB qu'à Cb et Fa.

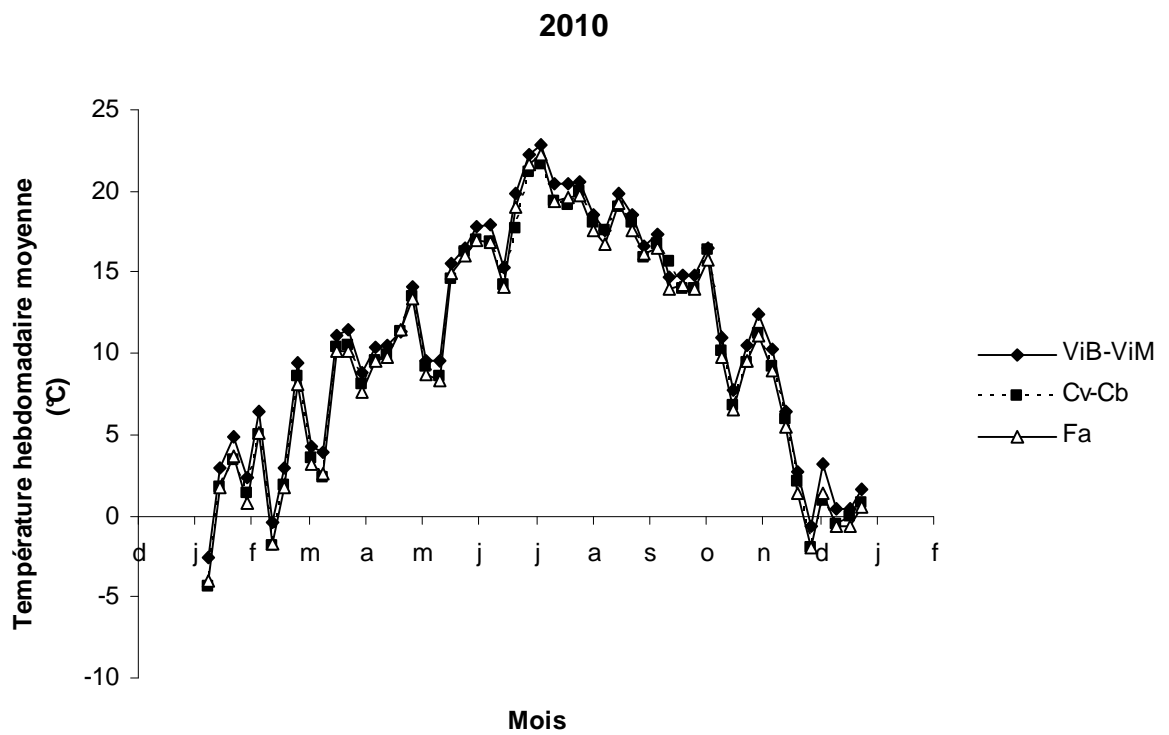
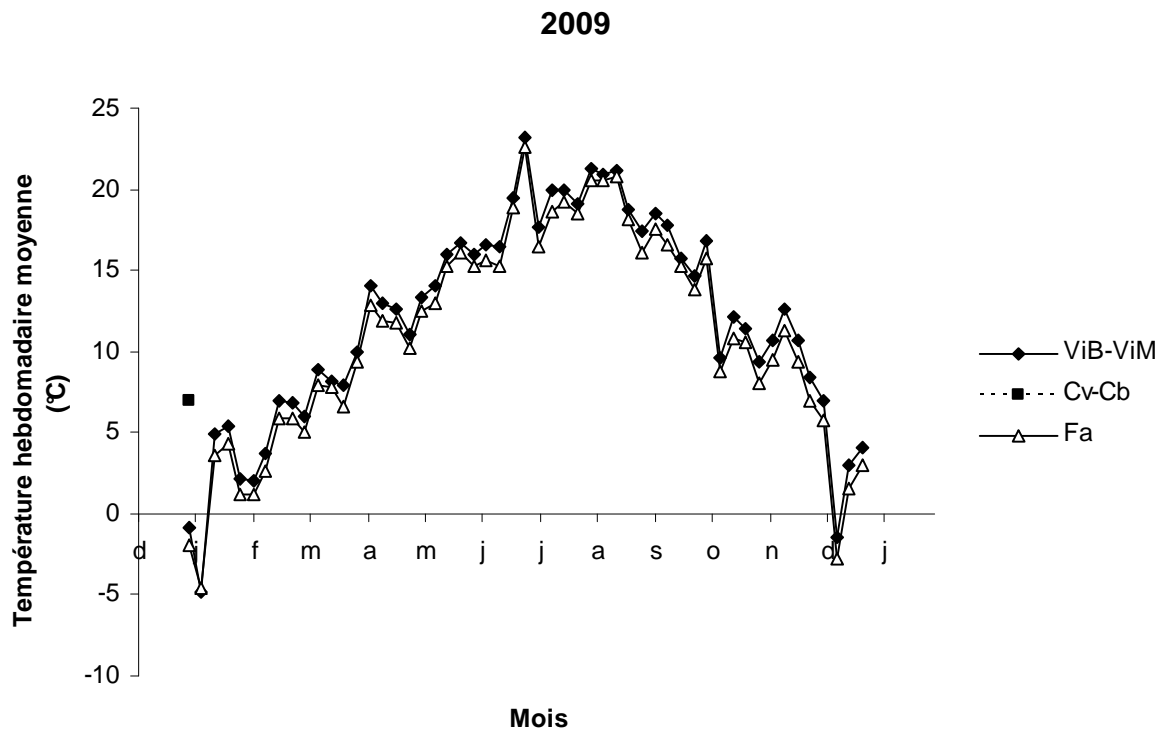


Figure 2.2

Température moyenne hebdomadaire (°C). Stations MétéoFrance de Maganville pour Fa, de Choisel pour Cb-Cv et de Buhy pour ViB-ViM.

Itinéraires techniques. Les parcelles sur lesquelles nous avons réalisé les observations étaient toutes conduites selon les règles de l'agriculture biologique. Ainsi, aucune de ces parcelles n'a reçu d'intrants de synthèse depuis l'année 2001. Ceci comprend à la fois les engrais azotés de synthèse et les pesticides. En revanche, cela se traduit par une augmentation du travail du sol pour lutter contre les adventices et pour enfouir les apports organiques. Une grille de synthèse de l'itinéraire technique de chaque parcelle est présentée Table 2.3 (présentée plus loin dans le texte dans la partie consacrée à l'analyse de la dynamique des populations).

Les techniques de travail du sol pratiquées sont : le labour avec une charrue à versoirs, le binage, le déchaumage et le décompactage. En ce qui concerne les apports de matière organique, en 2009 et 2010, deux parcelles n'ont rien reçu : ViM (La motte III) qui n'a reçu aucun apport depuis le printemps 2006 et la parcelle ViB (La haute borne) qui n'a reçu aucun apport depuis le printemps 2007. Les autres parcelles ont reçu du compost de déchets verts et des fientes de volailles compostées, en 2009 et 2010. Des apports plus épisodiques de compost de ferme provenant de l'élevage bovin et ovin de Villarceaux ont eu lieu dans le passé sur la parcelle ViB mais ont été stoppés en 2006. Sur Cb et Cv ont également été apportées des fumiers de volailles jusqu'en 2006, fumiers qui sont de nature plus pailleuse que les fientes compostées. Enfin ont été apportés en septembre 2008 sur le site Cb des farines d'équarrissage.

En ce qui concerne les résidus de récolte, pour les parcelles cultivées en blé en 2009, toutes les pailles ont été exportées. En 2010, les pailles de céréales ont été exportées après récolte (ViB et ViM) et les résidus de féverole (Cb) ont été enfouis. La parcelle Fa a reçu une culture de maïs dont les tiges ont été broyées et enfouies. Enfin, en septembre 2009 un engrais vert (mélange pois/avoine) a été mis en place à Fa et enfoui en février 2010, avant le maïs.

Conditions climatiques. Plusieurs sources d'informations ont été utilisées pour obtenir les données climatiques. En ce qui concerne la température du sol, les données n'étant pas disponibles sur les stations Météo-France proches des lieux de suivi, nous avons utilisé la température fournie par le poste climatique de Thiverval-Grignon, qui occupe une position centrale vis-à-vis des cinq sites de notre étude (Figure 2.1). La comparaison des températures de l'air obtenues sur les trois stations proches des lieux de suivi (Figure 2.2) montre qu'il y a peu de différence entre sites, ce qui suggère que les températures du sol sont comparables entre sites et à celles de Thiverval-Grignon.

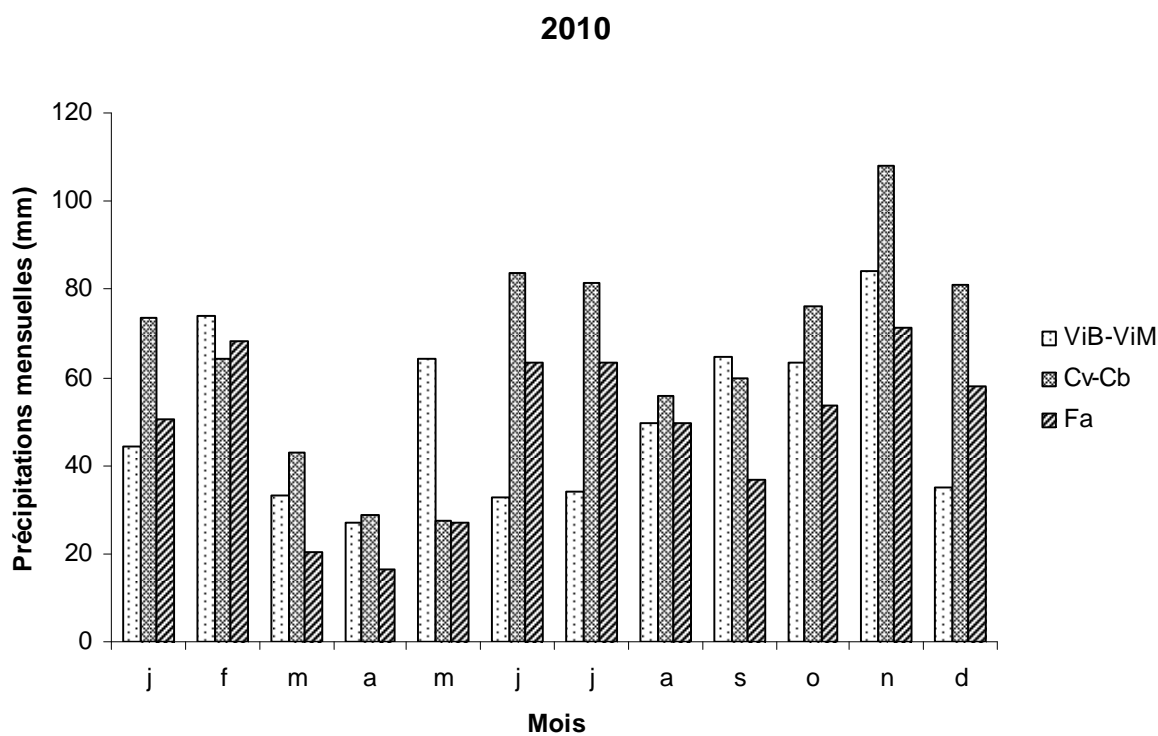
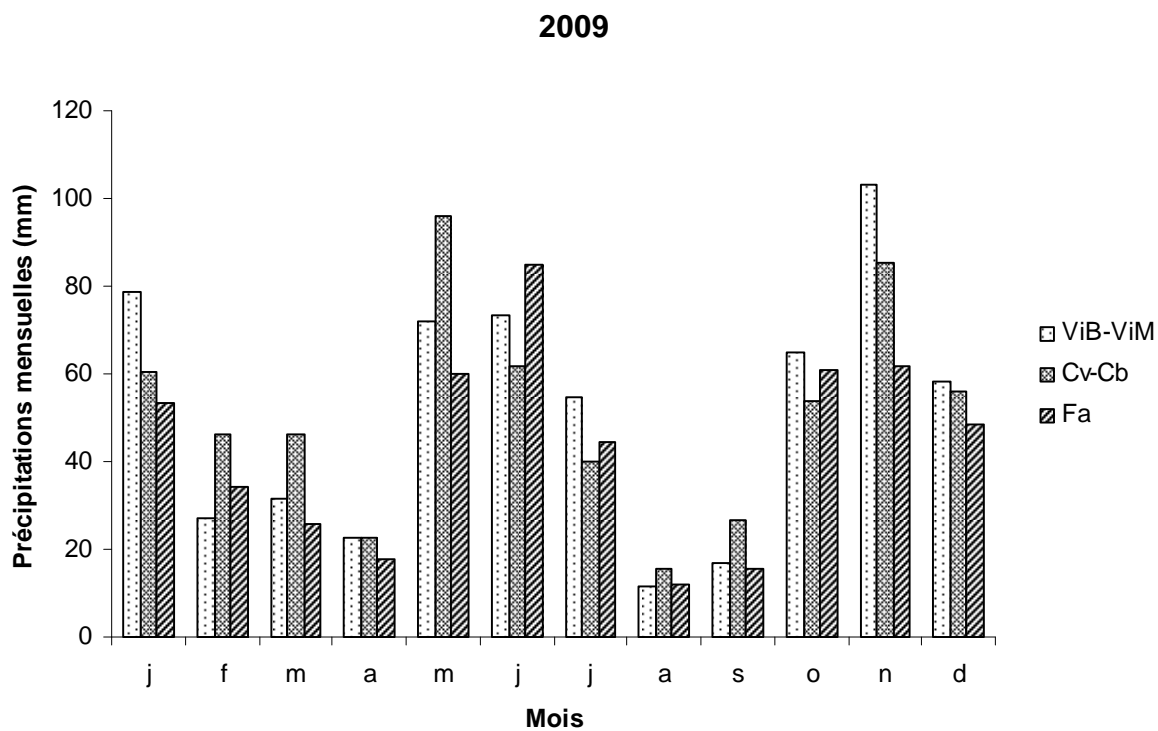


Figure 2.3

Pluviométries mensuelles (mm) enregistrées par les stations MétéoFrance de Magnanville pour Fa, de Choisel pour Cb-Cv et de Buhy pour ViB-ViM.

La pluviométrie a été obtenue sur les trois stations météorologiques les plus proches de nos parcelles : Buhy, Magnanville et Choisel. Les valeurs mensuelles en 2009 et 2010 sont présentées dans la Figure 2.3.

2.2.2. Méthode d'évaluation du nombre et de la diversité spécifique des lombriciens.

Afin d'obtenir nos courbes de dynamiques des populations de vers, nous avons réalisé pour chaque parcelle des prélèvements entre les mois d'avril et de novembre 2009 ainsi qu'entre les mois de mars et de novembre 2010 avec une fréquence d'échantillonnage allant de trois semaines à un mois. La période s'étalant du printemps à l'automne a été privilégiée puisqu'elle correspond à la période de plus grande activité des vers. Les prélèvements ont été stoppés en hiver puisque cette période correspond, d'après la littérature, à une période de repos de l'activité.

La méthode de prélèvement choisie correspond à la méthode couplée d' "utilisation d'un irritant + tri manuel" (Pelosi *et al.*, 2009). L'irritant utilisé est la moutarde commerciale biologique (pour ne pas compromettre la certification agriculture biologique des parcelles utilisées). Sur la base des travaux de Pelosi *et al.* (2009), nous avons associé l'utilisation de l'irritant à un tri manuel systématique de tous les blocs de sols échantillonnés.

Avec la moutarde non biologique, Pelosi *et al.* (2009) recommandent une concentration de 15g de moutarde par litre d'eau. Pour être en conformité avec cette recommandation, nous avons d'abord évalué le pouvoir irritant de notre moutarde biologique, ("moutarde de Dijon", 350g, Bonnetterre, 1, place des Planteurs, F-94538 Rungis Cedex ; certifiée par Ecocert SAS). Nous avons conclu à un pouvoir moins irritant de notre moutarde, que celle utilisée par Pelosi *et al.* (2009). Ceci nous a conduit à relever la concentration à 50g de moutarde par litre d'eau. La solution irritante a été préparée juste avant le départ pour les parcelles afin de ne pas dépasser un délai de 4 heures entre la préparation de la solution et son application sur le sol.

Le protocole expérimental a consisté à échantillonner des blocs de sol de 40 cm x 40 cm de côté et 30 cm de profondeur, soit une surface de 0.16 m² et un volume de 0.048 m³ de sol. La profondeur de 30 cm a été choisie afin d'échantillonner toute la profondeur de labour. Afin de délimiter la surface de prélèvement et contenir la solution irritante versée sur le sol, des cadres

métalliques ont été utilisés. Ces cadres d'une hauteur de 15 cm ont été enfoncés dans le sol sur 1 à 2 cm afin de maintenir une enceinte hermétique aux fuites de liquide sur les cotés. Nous avons appliqué deux fois 3 litres de solution irritante à 10 minutes d'intervalle soit 6 litres par cadre en 20 minutes. Pendant le temps écoulé entre le premier versement et les 20 minutes d'attente, les vers remontés en surface ont été collectés dans des piluliers, afin d'éviter de perdre ou abimer les vers lors de l'étape de creusement et extraction du bloc de sol. Au bout des 20 minutes d'attente, le bloc de sol a été extrait du sol et trié manuellement afin de collecter les vers restants tels que les juvéniles et les petits endogés incapables de remonter en surface sous l'action de l'irritant. Le tri en 2009 a principalement eu lieu au laboratoire, après transport des échantillons. En 2010, la méthode a été optimisée, ce qui a permis de réaliser l'étape de tri directement au champ. Nous avons réalisé 10 répétitions à chaque point d'observation en 2009. Ce nombre a été réduit à 5 répétitions en 2010 après avoir vérifié que ceci n'avait pas de conséquence notable sur la puissance des tests statistiques. Les cadres étaient tous équidistants de 10 m les uns des autres. Entre chaque date d'observation, les prélèvements ont été décalés afin d'éviter d'échantillonner à nouveau des surfaces risquant d'être dépourvues de leurs vers par un prélèvement antérieur. A chaque prélèvement, une mesure de l'humidité du sol a été réalisée. Pour ce faire la méthode gravimétrique a été utilisée. Le calcul de l'humidité pondérale qui en découle a été réalisé à partir de la moyenne de 4 échantillons de sol par date. Les résultats sont présentés Figure 1.3.

Traitement des échantillons au laboratoire. Les vers ont tous été conservés dans une solution de formaldéhyde à 4%. Avant leur conservation, les vers ont été lavés à l'eau pure, puis pesés. Trois classes d'âge, les juvéniles (Juv), les sub-adultes (SA) et les adultes (A), ont été distinguées selon un critère anatomique : l'état de développement de l'appareil génital externe de chaque individu (cf planche morphologique en annexe 2). En effet d'après le cycle du développement des vers, un individu adulte correspond à un individu ayant atteint le niveau maximal de développement de son appareil de reproduction à savoir présence des organes d'accouplement puis présence des organes de ponte. Ceci correspond (Bouché *et al.*, 1972, Fraser *et al.*, 1996) à la présence complète des pores mâles, du puberculum et du clitellum. Les juvéniles correspondent alors aux individus ne présentant aucune trace d'apparition de l'un de ces organes. Les sub-adultes sont des individus possédant les organes d'accouplement mais pas ceux de ponte (les pores mâles et le puberculum).

Cependant, au cours de leur vie, les individus adultes peuvent perdre leur clitellum et régresser au stade sub-adulte lorsqu'ils ne sont plus en phase reproductive. Ce phénomène

relativement rare et qui se produit lors d'évènements climatiques extrêmes (Bouché, 1972), n'a pu être pris en compte dans notre étude. Chaque individu a été identifié selon son âge, son espèce puis classé selon son groupe écologique d'appartenance. Les identifications ont été réalisées selon les planches de classification de Bouché (1972) et des clés d'identification de Sims et Gerard (1999). Cependant, parmi les individus récoltés, figuraient un certain nombre de juvéniles indifférenciés, trop petits pour pouvoir être attribués à une espèce. Cette fraction de la population juvénile, variable suivant les échantillons, a pu représenter jusqu'à 36 % des individus récoltés sur l'ensemble d'une année pour une parcelle et jusqu'à 70 % pour certaines dates d'observation sur une parcelle.

Suivant l'exemple de Whalen *et al.* (1998), nous avons réattribué cette fraction au prorata des juvéniles d'*A. caliginosa* et *A. rosea* en s'appuyant sur les règles de décision suivantes:

1. ces juvéniles indifférenciés ne peuvent pas être des juvéniles d'anéciques ou d'épigés car ces derniers, de part leur forte pigmentation et leur plus grande taille sont toujours reconnaissables (les juvéniles indifférenciés en question sont incolores ou à la rigueur rosés) ; ces juvéniles appartiennent obligatoirement à la fraction des endogés ;

2. Parmi les endogés présents sur nos parcelles, on compte les espèces *Aporrectodea caliginosa*, *Aporrectodea rosea*, *Aporrectodea icterica* et *Allolobophora chlorotica*. Parmi ces espèces les juvéniles indifférenciés ne peuvent être des *A. chlorotica* car ces vers ont une morphologie et une pigmentation suffisamment caractéristique pour être identifiés même pour des tailles faibles (couleur verte typique) ;

3. Parmi les trois espèces possibles restantes, la proportion des *A. icterica* notamment adultes est très faible ce qui rend raisonnable de ne pas attribuer une fraction de ce pool de juvéniles indifférenciés à cette espèce ;

4. Il reste donc les espèces *A. caliginosa* et *A. rosea* qui de par leur présence dominante dans les effectifs et leur possible confusion de morphologie à ce stade très précoce correspondent aux espèces les plus vraisemblables pour la réattribution des juvéniles indifférenciés.

Calcul des indices de diversité. Nous avons retenu quatre indices, classiques en écologie, pour évaluer la diversité spécifique de la communauté lombricienne.

L'indice de diversité de Simpson a été calculé selon la formule suivante (Bhadoria *et al.*, 1997) :

$$1-\check{D} = \sum [ni(ni-1)/(N(N-1))] \quad (1)$$

Où : n_i = nombre total d'individus de l'espèce i dans l'échantillon

N = nombre total d'individus dans l'échantillon

S = nombre d'espèces dans l'échantillon

$1-\check{D}$ = indice de diversité de Simpson

La dominance a été calculée selon la définition donnée par Bhadoria *et al.* (1997) :

$$\text{Dominance} = N_i/N \quad (2)$$

Où : N_i = nombre total d'individus de l'espèce i dans l'échantillon

N = nombre total d'individus dans l'échantillon

L'indice de Shannon a été calculé selon la formule suivante:

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i \quad (3)$$

Où : p_i = proportion de l'espèce i par rapport au nombre total d'espèces (S) dans l'échantillon soit $p_i = n_i/N$

n_i = nombre total d'individus de l'espèce i dans l'échantillon

N = nombre total d'individus dans l'échantillon

L'équitabilité ou "evenness" est calculée selon la formule suivante, (Mulder *et al.*, 2004) :

$$E = H'/H'_{\max} \quad (4)$$

Où H'_{\max} = valeur maximum que peut prendre l'indice de Shannon

$H'_{\max} = \log_2 S$.

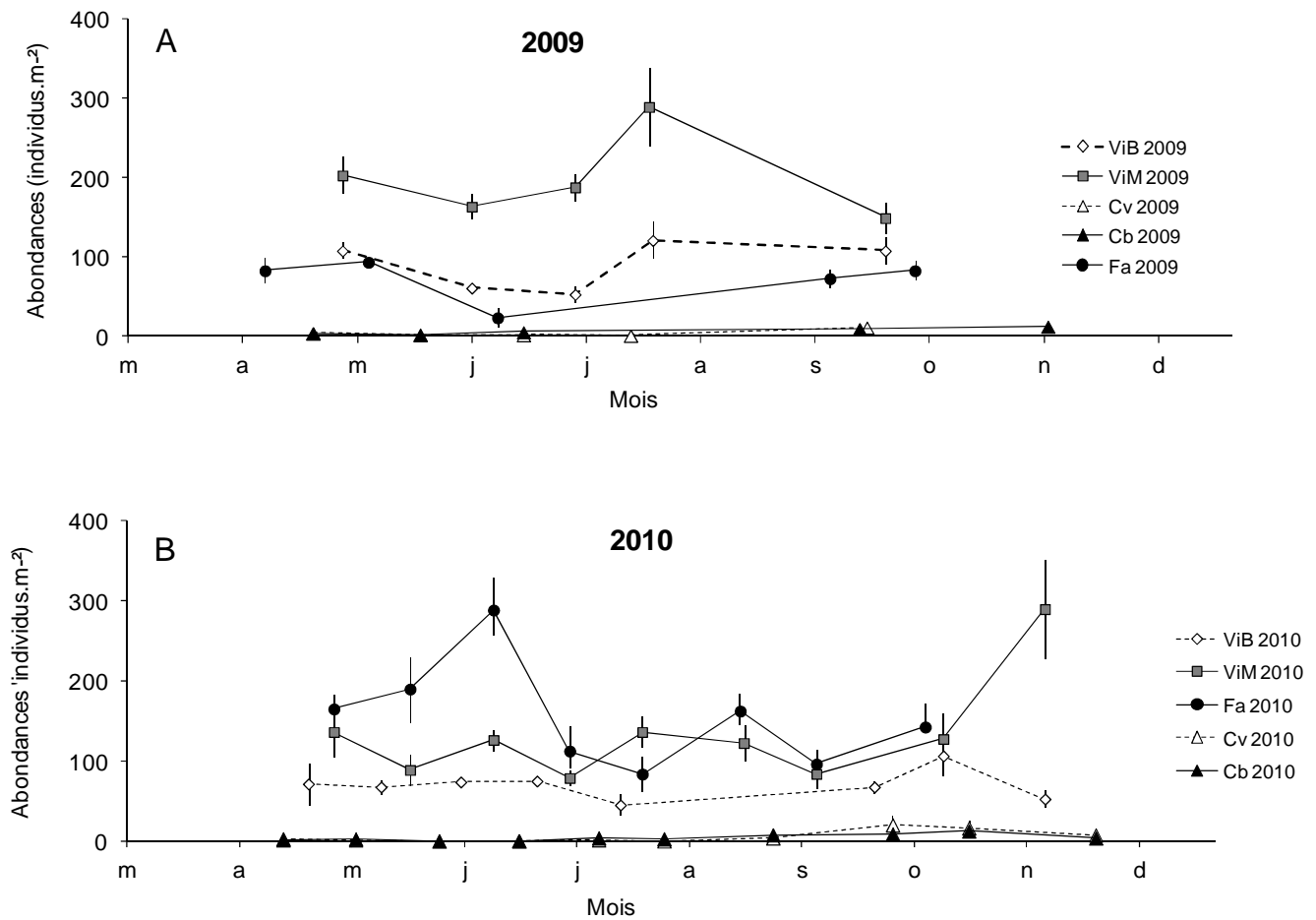


Figure 2.4

Dynamique des abondances de lombriciens observées sur les cinq parcelles du suivi au cours des deux années d'échantillonnage, 2009 (A) et 2010 (B).

RESULTATS ET DISCUSSION

2.3.1. Analyse de la dynamique des populations des cinq parcelles du suivi:

a- Courbes d'évolution de l'abondance totale.

Par abondance, nous entendons ici le nombre de vers actifs dans une épaisseur de sol de 40 cm. Ces chiffres ne comprennent donc pas les vers inactifs (diapause, quiescence) ni ceux qui, tout en étant actifs, ont migré vers des couches profondes. Ceci étant, les endogés sont reconnus comme ne migrant pas ou très peu (Bouché, 1972).

Les niveaux des abondances moyennes observés permettent de distinguer deux groupes de parcelles : celles présentant des effectifs très faibles (cas de Cb et Cv avec moins de 12 individus.m⁻² en moyenne sur toutes les observations d'une année) et celles ayant des effectifs moyens voire élevés (cas de ViB, ViM et Fa avec 70 à 200 individus.m⁻²). En 2009 les parcelles étaient classées par abondance décroissante de la manière suivante : ViM > ViB > Fa > Cb ~ Cv (Figure 2.4A). En 2010 (Figure 2.4B) le classement est devenu Fa > ViM > ViB > Cb ~ Cv.

Ce changement de classement est lié à la parcelle Fa qui présente une forte recrudescence des abondances, qui ont plus que doublé d'une année sur l'autre, passant de 70 à plus de 150 individus.m⁻².

Ces niveaux de population sont dans la gamme de ceux que l'on trouve en agriculture biologique dans des parcelles de grande culture. Ainsi, Peigné *et al.* (2009) trouvent 120 individus.m⁻² dans un limon de la région de Lyon pour une parcelle non labourée sur laquelle est produit du blé et de l'orge. Pour les parcelles Cv et Cb, le très faible nombre de vers est plus surprenant, surtout pour des parcelles converties depuis autant de temps à l'Agriculture Biologique.

Table 2.4

Diversité spécifique de chaque parcelle pour les deux années d'observation. La présence d'une espèce est signalée par le symbole "x" et l'absence par le symbole "-".

	ViB		ViM		Fa		Cv		Cb	
	2009	2010	2009	2010	2009	2010	2009	2010	2009	2010
<i>A. caliginosa</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>A. rosea</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>A. chlorotica</i>	x	x	x	x	x	x	x	-	x	x
<i>A. icterica</i>	x	x	x	-	x	x	x	x	x	x
<i>L. terrestris</i>	x	x	x	-	x	x	x	x	x	x
<i>L. longa</i>	x	x	x	-	x	-	x	x	-	x
<i>A. giardi</i>	-	-	-	-	x	x	-	x	-	-
<i>L. castaneus</i>	x	x	x	x	x	x	-	-	-	x
<i>L. rubellus</i>	-	x	-	-	-	-	-	x	-	-
Nombre total d'espèces observées	7	8	7	4	8	7	6	7	5	7

Table 2.5

Indice de diversité de Simpson (1- \check{D}), de Shannon (H') et indice d'équitabilité (E) par site et pour chaque année d'observation.

sites	ViB	ViM	Fa	Cv	Cb
2009					
$\sum ni$	90.6	198.8	71.5	16.9	12.4
N	7	7	8	6	5
1- \check{D}	0.44	0.23	0.36	0.61	0.80
H'	1.38	0.77	1.29	2.31	2.13
H'max	2.81	2.81	3.00	2.58	2.32
E	0.49	0.28	0.43	0.89	0.92
2010					
$\sum ni$	72.4	132.1	155.1	14.2	10.4
N	8	4	7	7	7
1- \check{D}	0.55	0.16	0.58	0.67	0.78
H'	1.47	0.44	1.55	1.93	2.23
H'max	3	2	2.81	2.81	2.81
E	0.49	0.22	0.55	0.69	0.80

$\sum ni$: somme des abondances moyennes de toutes les espèces ; N : nombre d'espèces ; H'max correspond à la valeur maximale pouvant être prise par l'indice de Shannon dans chaque situation. ; H'max = $\log_2 S$.

Compte tenu des écarts d'effectifs entre parcelles, pour pouvoir mieux comparer les dynamiques sur un même graphique, en s'affranchissant de la contrainte de l'échelle, nous avons choisi de présenter les données en valeurs indicées dans la partie 2.3.1.c.

b- Analyse de la diversité spécifique de la communauté lombricienne.

Sur l'ensemble des cinq parcelles suivies, neuf espèces de lombriciens ont été rencontrées en 2009 et 2010 (Table 2.4). Les espèces *Lumbricus rubellus* et *Lumbricus castaneus* représentent le groupe écologique des épigés. Les espèces *Lumbricus terrestris*, *Aporrectodea giardi* et *Aporrectodea longa* appartiennent au groupe des anéciques. Enfin, *Aporrectodea caliginosa*, *Aporrectodea rosea*, *Aporrectodea icterica* et *Allolobophora chlorotica* font partie du groupe des endogés.

La diversité spécifique de chaque parcelle est un peu plus réduite, aucune parcelle ne présentant la totalité des 9 espèces retrouvées. La diversité oscille suivant les cas entre 4 et 8 espèces (Figure 2.5). Cette gamme de valeurs est cohérente vis-à-vis des résultats que l'on peut observer dans la littérature concernant la richesse spécifique des communautés lombriciennes en parcelles cultivées.

Peigné *et al.* (2009), dans leur étude menée dans la région lyonnaise, comparant l'effet de quatre types de travail du sol sur deux à trois ans de suivi et dans des conditions d'expérimentations voisines des nôtres (en agriculture biologique et sur des sols limoneux sableux), ont trouvé sur la globalité de leur suivi 9 espèces de lombriciens différentes avec des assemblages par sites allant de 6 à 7 espèces au maximum. Les espèces rencontrées dans cette étude étaient pour 8 d'entre elles similaires aux espèces que nous avons trouvées dans notre propre suivi. Il s'agit pour la neuvième espèce d'*Aporrectodea nocturna*, un anécique aussi couramment rencontré en France. Irmiler (2010) a mené une étude, en Allemagne (Sud-est du Schleswig-Holstein), sur l'effet de la conversion en Agriculture Biologique sur le développement des populations de vers. Il a suivi sur 7 ans les conséquences du passage d'un système conduit en agriculture conventionnelle à un système conduit en agriculture biologique. Durant ce suivi, 9 espèces de vers ont été identifiées dont 7 communes aux espèces de notre suivi. Ils ont également rapporté que l'espèce *A. caliginosa* était la plus fréquente (62% des individus dont 80% des juvéniles). Pfiffner et Luka (2007), sur trois années de comparaison

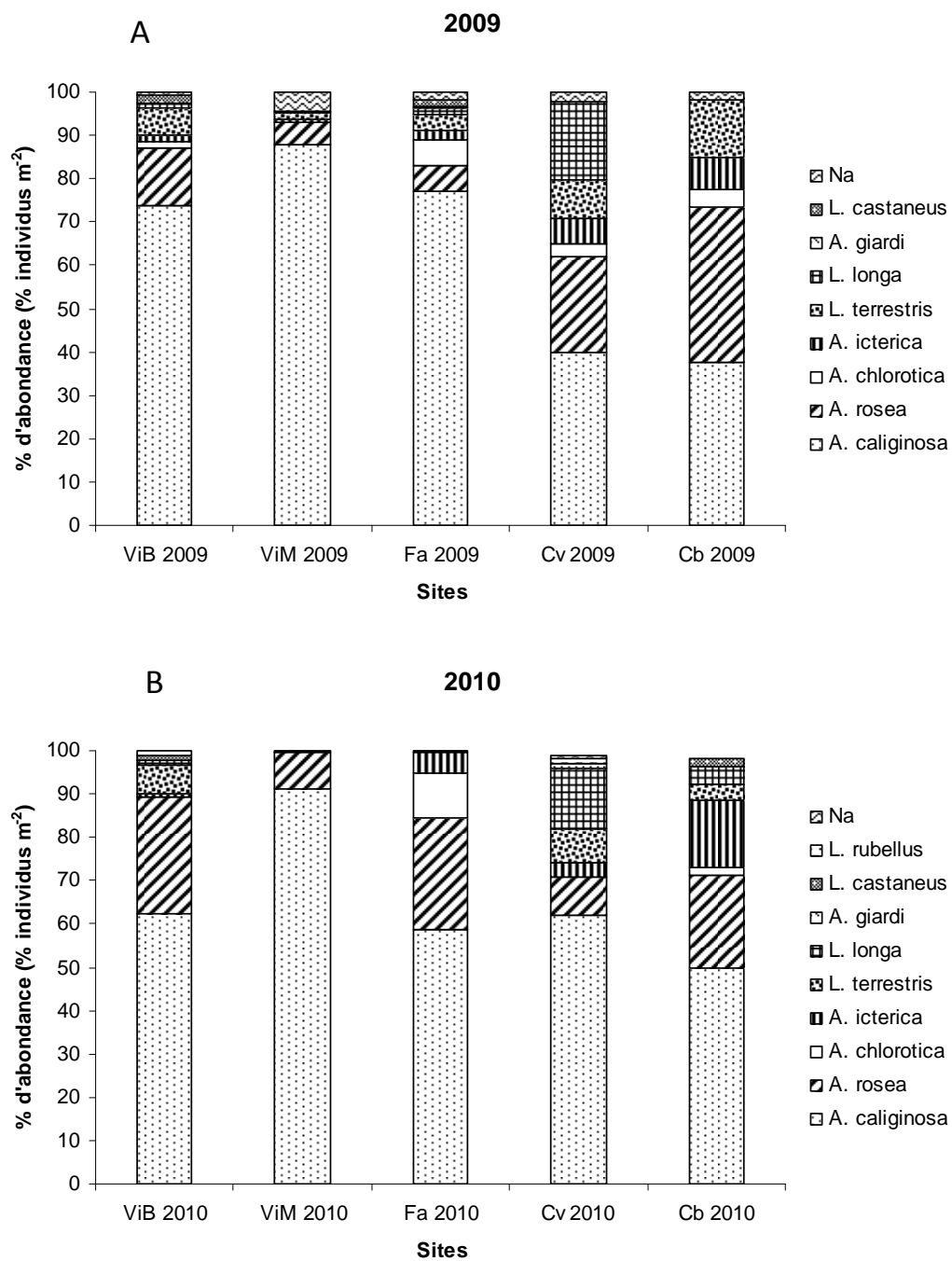


Figure 2.5

Diversité spécifique de chaque parcelle pour les deux années d'observation (2009 en A et 2010 en B). Les résultats sont présentés en pourcentage de la part de chaque espèce. ouest de la Suisse, ont trouvé un panel de 12 espèces différentes. Dans le système conduit en agriculture biologique se retrouve la même dominance de l'espèce *A. caliginosa* (*Nicodrilus caliginosus* dans leur étude avec 273 individus.m⁻²) avec le maximum d'abondance atteint par cette espèce suivi de peu en troisième position par l'espèce *A. rosea* (207 individus.m⁻²).

entre un système à faibles intrants contre un système en agriculture biologique réalisé sur six sites du Nord-

Nous pouvons donc considérer que le nombre d'espèces trouvées dans notre étude se situe dans une gamme moyenne sachant que certaines études, telles que celle de Fraser *et al.* (1996), n'ont trouvé que 5 espèces au total (dont *A. caliginosa* est majoritaire à 80%) dans leur suivi réalisé sur 108 parcelles de la plaine de Canterbury en Nouvelle-Zélande. Aussi, cette gamme de diversité spécifique, ne dépassant pas la douzaine d'espèce apparaît être comme un maximum pour tous les systèmes cultivés, quelle que soit leur localisation géographique ce qu'illustre l'étude de Bhaduria *et al.* (1997) sur des parcelles d'agriculture du centre de l'Himalaya en Inde où les auteurs ont trouvé 5 espèces au total sur leur trois sites d'observation, espèces différentes de celles que l'on peut trouver dans les systèmes cultivés en Europe. Egalement dans l'étude de Marinissen (1992) où l'auteur n'a observé que 3 espèces (dont *A. caliginosa* majoritaire) dans des limons calcaires des Pays-Bas localisés sur des parcelles représentant différentes gestions de systèmes cultivés (conventionnel versus intégré).

La richesse spécifique dans notre étude a varié d'une année sur l'autre, de manière différente pour chaque parcelle. Ces variations se traduisent soit par de "réelles" apparitions ou disparitions d'espèces d'une année sur l'autre, soit par des apparitions ou disparitions résultant selon toute vraisemblance de la forte variabilité entre échantillons. Si on retient comme critère pour discerner ces deux cas le fait que l'espèce soit présente dans la majorité des échantillons, on a observé une seule apparition réelle, sur la parcelle Cb où l'espèce *A. longa* est apparu en 2010 alors qu'elle n'était pas présente en 2009. En ce qui concerne les apparitions ou disparitions résultant probablement de l'échantillonnage, on a pu observer :

- pour la parcelle ViB en 2010 l'apparition de *L. rubellus* (sachant qu'il s'agit d'une espèce appartenant au groupe des épigés, dont on connaît la faible présence dans les systèmes cultivés) ;
- pour la parcelle ViM, la disparition en 2010 des espèces *L. terrestris*, *A. longa* et *A. ictérica* observées en 2009;
- pour la parcelle Fa, on note en 2010 la disparition d'une des deux espèces anéciques présentes (nom de l'espèce);
- pour la parcelle Cv, l'espèce *A. chlorotica* présente en 2009 n'a pas été échantillonnée en 2010 ; en revanche, cette année-là, deux espèces sont apparues : *A. giardi* (anécique) et *L. rubellus* (épigée) ;
- pour la parcelle Cb, une espèce supplémentaire a été échantillonnée en 2010 : *L. castaneus*.

Table 2.6

Dominance de chaque espèce pour chaque parcelle de l'étude (2009 en A et 2010 en B). Les espèces dont l'indice est à 0 ne sont pas présentes dans l'échantillon.

A		2009			
	ViB	ViM	Fa	Cv	Cb
<i>A. caliginosa</i>	0.733	0.876	0.796	0.315	0.387
<i>A. rosea</i>	0.138	0.053	0.046	0.304	0.258
<i>A. chlorotica</i>	0.012	0.002	0.050	0.033	0.048
<i>A. icterica</i>	0.015	0.008	0.018	0.087	0.081
<i>L. terrestris</i>	0.065	0.014	0.036	0.054	0.202
<i>L. longa</i>	0.009	0.001	0.010	0.185	0.000
<i>A. giardi</i>	0.000	0.000	0.006	0.000	0.000
<i>L. castaneus</i>	0.020	0.003	0.015	0.000	0.000
<i>L. rubellus</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Na	0.009	0.045	0.022	0.022	0.024

B		2010			
	ViB	ViM	Fa	Cv	Cb
<i>A. caliginosa</i>	0.616	0.911	0.587	0.574	0.487
<i>A. rosea</i>	0.221	0.087	0.259	0.099	0.185
<i>A. chlorotica</i>	0.001	0.001	0.102	0.000	0.027
<i>A. icterica</i>	0.004	0.000	0.047	0.029	0.110
<i>L. terrestris</i>	0.053	0.000	0.002	0.110	0.083
<i>L. longa</i>	0.009	0.000	0.000	0.150	0.027
<i>A. giardi</i>	0.000	0.000	0.001	0.008	0.000
<i>L. castaneus</i>	0.009	0.001	0.002	0.000	0.013
<i>L. rubellus</i>	0.009	0.000	0.000	0.010	0.000
Na	0.000	0.000	0.000	0.020	0.068

Le nombre d'espèces trouvées par parcelle ne permet pas de rendre complètement compte de la diversité spécifique puisque cette indication ne tient pas compte de l'abondance relative de chaque espèce. En effet, les parcelles peuvent avoir un nombre d'espèces élevé mais le maximum de l'abondance peut n'être supporté que par une ou deux espèces seulement. Pour mieux rendre compte de cet aspect de biodiversité de nos parcelles, nous avons utilisé trois indices fréquemment utilisés en écologie pour quantifier la biodiversité (au sens diversité spécifique du terme). Il s'agit des indices de Simpson, Shannon et d'équitabilité (Table 2.5).

L'indice de Simpson permet de mesurer la probabilité que deux individus sélectionnés au hasard appartiennent à la même espèce, avec un indice qui tend vers 0 lorsque la diversité augmente. D'après cet indice, on trouve un classement des parcelles selon leur degré de diversité croissante comme il suit :

- en 2009 : Cb < Cv < ViB < Fa < ViM ;
- en 2010 : Cb < Cv < Fa < ViB < ViM.

Pour les deux années, la parcelle la plus diverse est ViM.

L'indice de Shannon apporte une information complémentaire à l'analyse de la biodiversité de nos parcelles donnée par l'indice de Simpson. En effet, l'indice de Simpson apporte un poids plus fort aux espèces à faible contribution c'est-à-dire aux espèces dites rares. L'indice de Shannon rend compte de l'hétérogénéité du milieu avec un indice qui tend vers $\log_2 S$ lorsque l'hétérogénéité augmente. Le classement des parcelles selon l'indice de Shannon devient :

- en 2009 : ViM < Fa < ViB < Cb < Cv ;
- en 2010 : ViM < ViB < Fa < Cv < Cb.

Les parcelles les plus hétérogènes sont donc celles où l'effectif est le plus faible : Cb et Cv.

L'indice d'équitabilité rend compte de l'abondance relative de chaque espèce. Plus cet indice tend vers 1 et plus les espèces ont des abondances identiques dans le peuplement donc un tirage des espèces dans l'échantillon équiprobable. On constate donc en 2009 comme en 2010 que les parcelles Cb et Cv sont les plus équitables. Les parcelles Fa, ViB et ViM sont, respectivement dans le sens croissant, les parcelles dont le peuplement est quantitativement le plus contrasté. On constate également que d'une année sur l'autre, la parcelle ViB a conservé le même degré de diversité. Ceci n'est pas le cas pour les autres parcelles pour lesquelles l'équitabilité a soit augmenté (cas de ViM, Cv et Cb) soit diminué (cas de Fa).

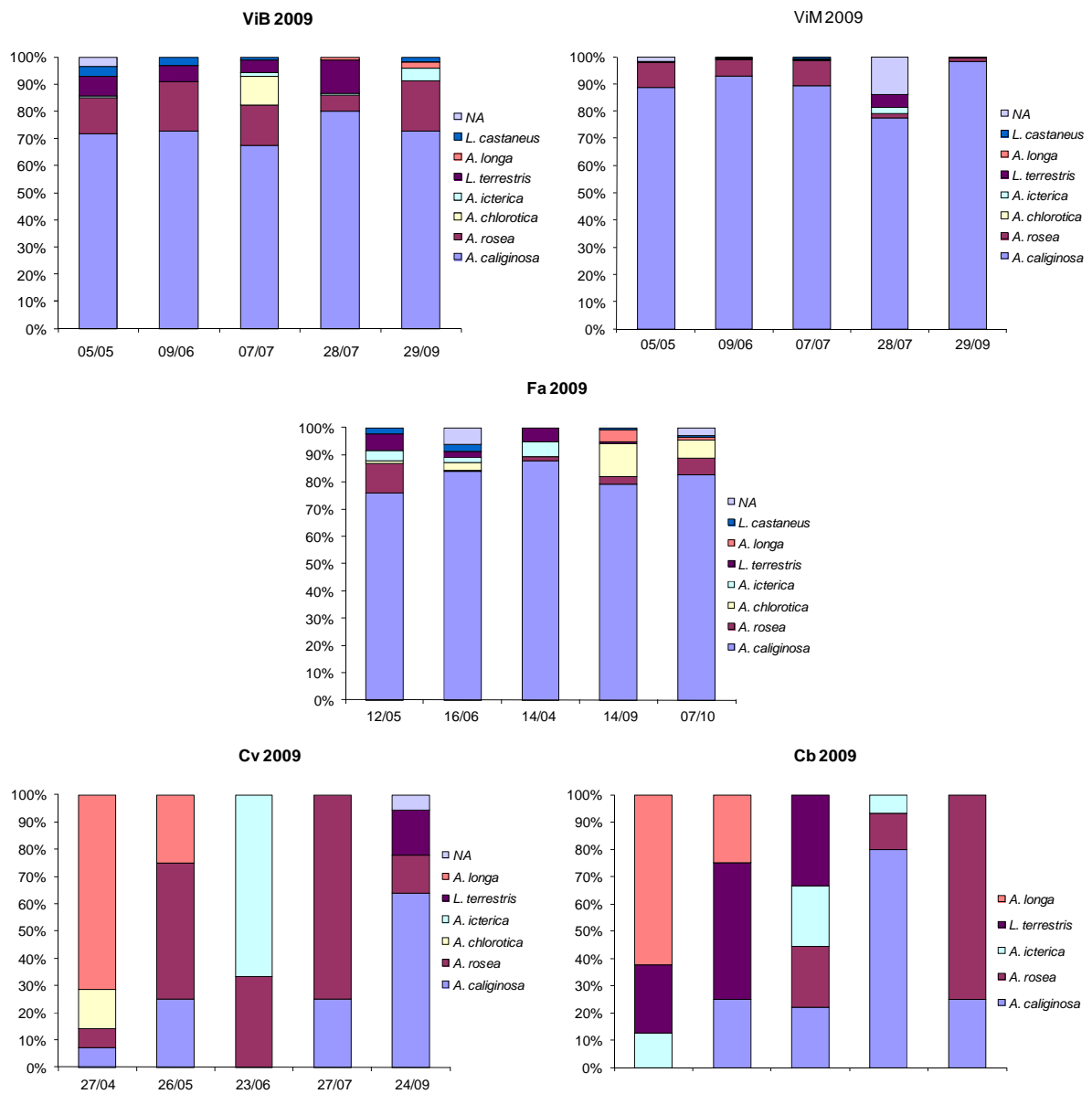


Figure 2.6

Répartition des espèces en pourcentages par date et par parcelle en 2009.

Les informations apportées par ces trois indices montrent que nous avons deux types de parcelles. Les parcelles ViB, ViM et Fa se caractérisent par une faible équitabilité, un classement parmi les parcelles les plus diverses selon l'indice de Simpson et les moins diverses pour l'indice de Shannon. Les parcelles Cv et Cb, qui ont une forte équitabilité, ont un classement de par l'indice de Simpson qui les place parmi les parcelles les moins diverses et selon l'indice de Shannon selon les espèces les plus diverses. Ceci révèle pour ViB, ViM et Fa un nombre d'espèces dites rares plus élevé que celui des parcelles Cv et Cb. Par ailleurs, la majorité de l'abondance sur ces parcelles est portée par un nombre plus faible d'espèces que pour Cv et Cb. Les parcelles Cv et Cb sont selon l'indice de Shannon les plus diverses car la totalité de leur effectif est portée de manière plus uniforme et mieux réparti sur le nombre d'espèces présentes même si ce nombre est en majorité plus faible que pour les parcelles ViB, ViM et Fa. Les deux parcelles Cv et Cb qui présentent des abondances faibles n'ont donc pas perdu des espèces par rapport aux parcelles à abondance élevée, mais sur ces parcelles les espèces normalement très abondantes ne le sont pas.

Nous avons constaté sur les cinq sites étudiés en 2009 comme en 2010, une dominance des endogés (Figure 2.5 A et 2.5 B). Ce résultat est conforme à la littérature concernant les systèmes cultivés. Cette dominance est majoritairement supportée par les espèces *A. caliginosa* et *A. rosea*.

Binet *et al.* (1997) ont réalisé une expérimentation au champ dans la région de Rennes ayant pour objectif de déterminer l'effet sur la localisation et l'abondance de vers de trois apports de matière organique (sans, avec lisier porcin et avec fumier) et de la circulation des engins agricoles (compaction du sol). Dans ces essais, conduits en culture de maïs, les auteurs ont trouvé une dominance des endogés et parmi ce groupe écologique une dominance de l'espèce *A. caliginosa* (56 à 83%). Baker *et al.* (2002) ont également constaté une dominance des espèces endogées et notamment de l'espèce *A. caliginosa* lorsqu'ils ont étudié le phénomène de compétition entre les espèces résidentes en Australie du sud avec des espèces introduites dans cette région comme *A. longa*. Boström and Iofs (1996) trouvent dans leur étude décrivant sur une année la dynamique des populations lombriciennes en région centrale d'Uppsala en Suède, une majorité de vers représentée encore une fois par l'espèce *A. caliginosa* à 86% des effectifs.

La prépondérance de l'espèce *A. caliginosa* tout au long du suivi est confortée par les résultats du calcul de dominance effectué pour toutes les espèces pour chaque site x année qui sont présentés dans la Table 2.6 A (2009) et 2.6 B (2010). Le principe de ce calcul donne une valeur de

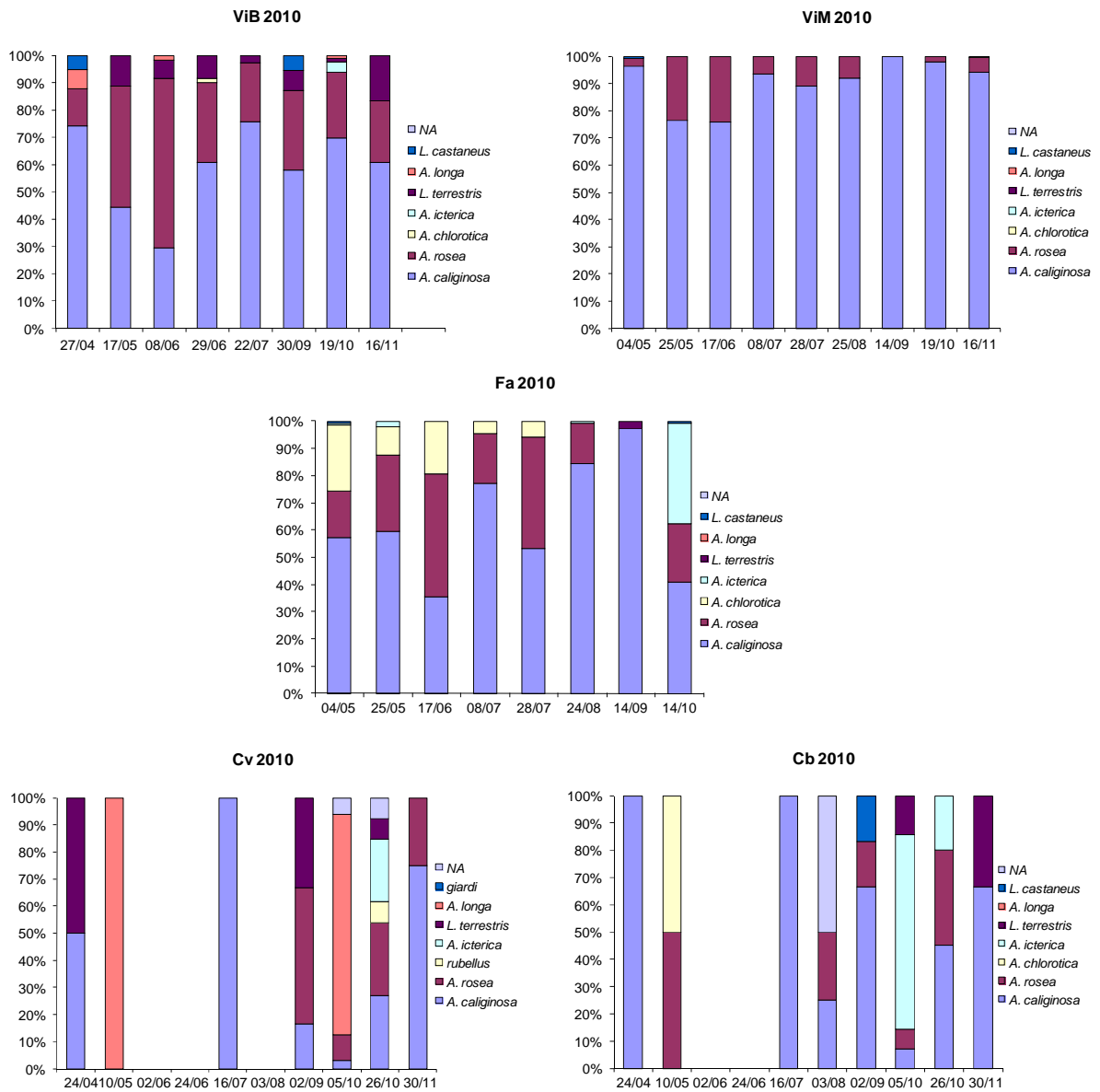


Figure 2.7

Répartition des espèces en pourcentages par date et par parcelle en 2010.

dominance croissante lorsque l'indice tend vers 1. Dans toutes les situations, *A. caliginosa* ressort toujours comme l'espèce dominante (dominance comprise entre 0.315 et 0.911). *A. rosea* apparaît comme la seconde espèce dans ce classement pour 8 cas sur 10 à l'exception des parcelles Fa en 2009 et Cv en 2010. Dans ces deux derniers cas, pour Fa en 2009, l'espèce *A. chlorotica* prend la deuxième position mais tout de même suivie par *A. rosea*, et pour Cv en 2010 *A. longa* devient la seconde espèce majoritaire, *A. rosea* n'apparaissant qu'en quatrième position.

Enfin, nous avons également observé une variation de la composition spécifique pour une même parcelle et entre dates d'observation (Figure 2.6 et Figure 2.7). Cette variation se traduit par une apparition épisodique de certaines espèces, très faiblement représentées. Il s'agit par exemple de l'apparition d'*A. chlorotica* à la 3^{ème} date d'observation (en juillet), d'*A. icterica* à la 5^{ème} date (en septembre) et d'*A. longa* à la 5^{ème} et 6^{ème} date sur la parcelle ViB en 2009. En 2010, *A. chlorotica* est également apparue une seule fois sur ViB au cours du suivi, à la 4^{ème} date d'observation (en juin). L'espèce *A. longa* est apparue à trois reprises (avril, juin, octobre). A ViM, en 2009, on a noté une faible quantité d'*A. chlorotica* en juin et l'apparition de *L. terrestris* et d'*A. icterica* à la quatrième date d'observation (fin juillet). En 2010, cette parcelle n'a présenté qu'une apparition de *L. castaneus* (en avril). Sur la parcelle Fa en 2009 on a observé les espèces *A. chlorotica* (en avril, mai et septembre) et *A. longa* (en septembre). Les parcelles Cb et Cv, en 2009 comme en 2010, ont présenté le plus de variations de leur composition spécifique d'une date d'observation à l'autre.

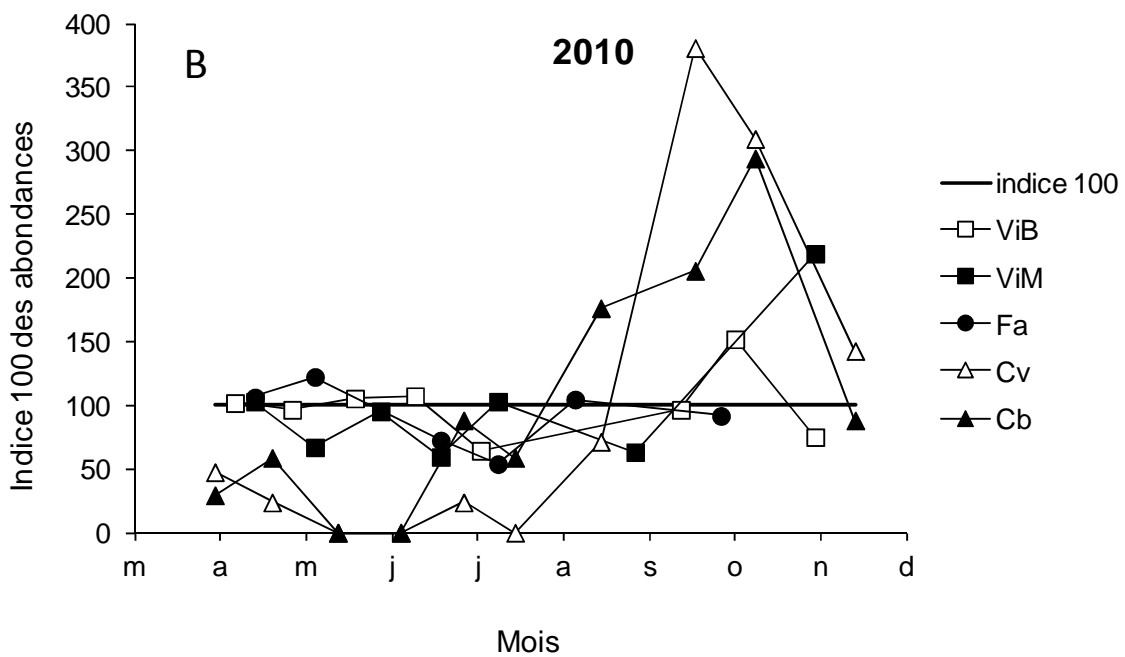
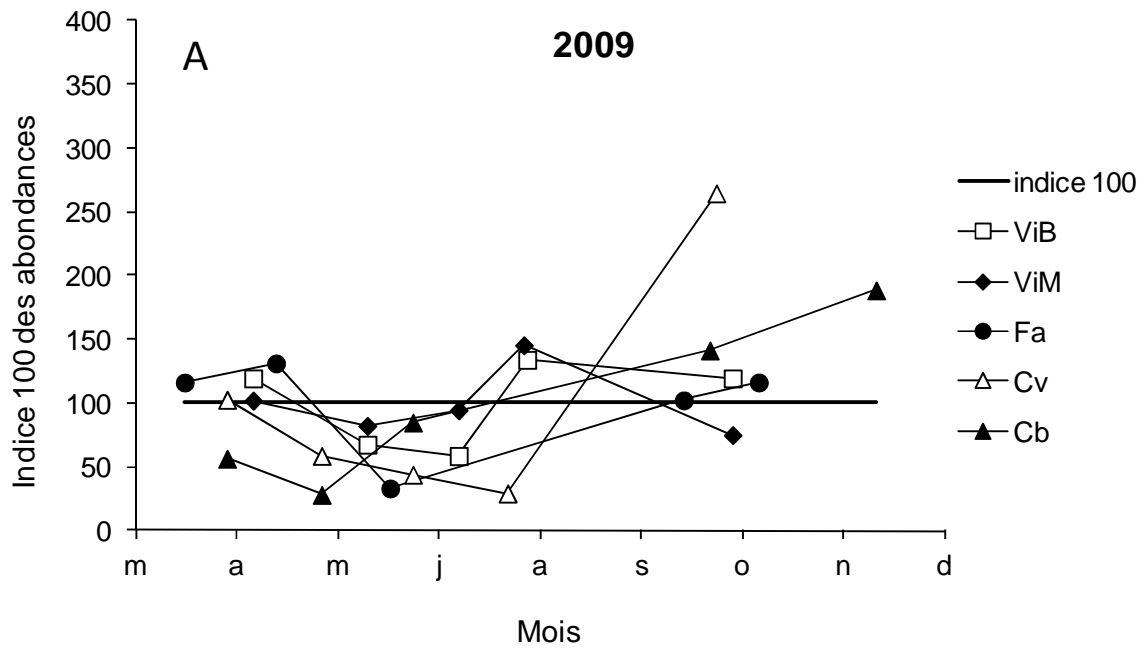


Figure 2.8

Dynamique des abondances de lombriciens rapportées en indice 100 pour l'année 2009 (A) et 2010 (B). Les valeurs indicées ont été obtenues en relativisant les valeurs d'abondances par la moyennes de toutes les dates et ceci pour chaque parcelle.

c- Présentation des résultats d'abondance en valeurs indicées.

Analyse générale

L'indice 100 correspond, pour chaque parcelle, à la moyenne des abondances totales observées pour une année donnée. Les données sont présentées à la Figure 2.8 A et 2.8 B. Cette manière de représenter les données fait apparaître une tendance générale d'évolution.

En 2009 (Figure 2.8 A), l'allure générale de la dynamique se caractérise tout d'abord par une première phase de décroissance des abondances depuis le début des observations en avril jusqu'au mois de juin. Puis, une seconde phase de stabilité relative apparaît de juin à début août. Enfin, les effectifs ont tendance à remonter en fin d'année du mois d'août jusqu'au mois de novembre.

Par contre, en 2010 (Figure 2.8 B), l'allure est un peu différente : la décroissance des effectifs au printemps est moins marquée, voire inexistante, et semble se prolonger un peu plus tard jusqu'en août. Puis une augmentation des abondances a lieu jusqu'à mi-octobre/mi-novembre. Enfin une phase de décroissance des effectifs, assez brutale, a lieu jusqu'à la fin de la période d'observation, fin novembre, à l'entrée de l'hiver, période que nous n'avons pas observée en 2009.

Ces évolutions étaient attendues, excepté l'absence de pic au printemps que nous nous attendions à observer venant de l'éclosion de cocons émis l'année précédente. Cela suggère que celle-ci est intervenue avant le mois d'avril 2009 et de mai 2010, début de nos observations. La décroissance au printemps peut s'expliquer par l'assèchement progressif du sol et/ou la diminution de la disponibilité en matière organique liée à la minéralisation des résidus. En été, l'activité est au plus bas du fait de la sécheresse et reprend à l'automne, après enfouissement des résidus de récolte et avec l'augmentation de l'humidité du sol. Enfin en hiver le froid diminue les populations.

Ces évolutions sont conformes aux données de la littérature concernant les endogés en climat tempéré, et en particulier à celles de Bouché, (1972) qui dans son chapitre consacré aux variations saisonnières des abondances, souligne l'existence de deux pics de production de juvéniles et la forte mortalité en été.

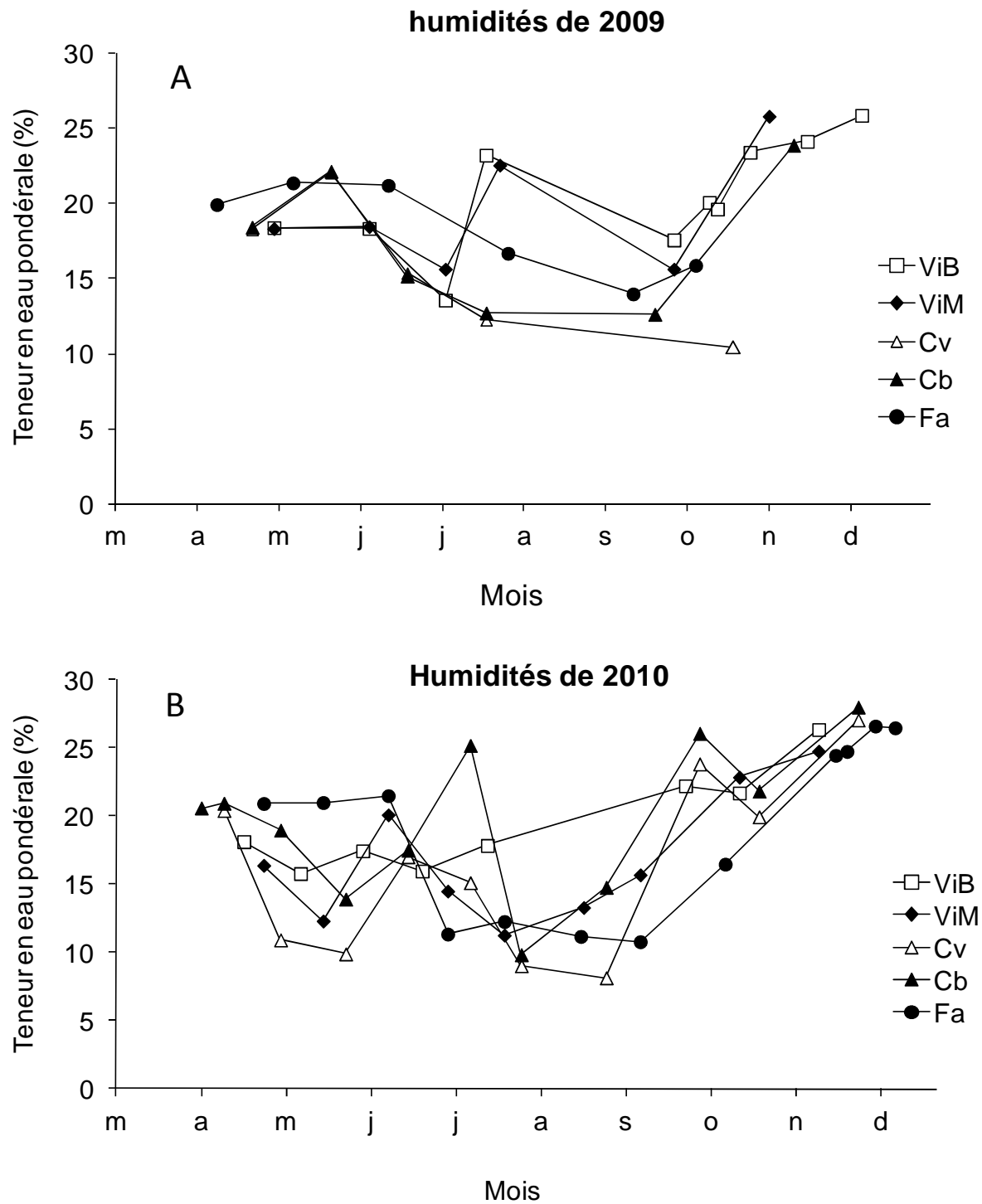


Figure 2.9

Teneurs en eau pondérales moyennes de l'horizon 0-30 cm en 2009 (A) et 2010 (B). Résultats exprimés en %. Chaque point est la moyenne de quatre répétitions.

L'évolution de la teneur en eau du sol dans les parcelles en 2009 montre des dynamiques dont les dates de transitions ne correspondent pas forcément aux dates de transition du suivi des abondances (Figure 2.9 A). D'avril à juin, on observe une stagnation voire une légère augmentation des teneurs en humidité du sol. Ceci ne correspond pas aux allures de dynamiques observées pour cette période. De juin à juillet on observe une diminution de la teneur en eau du sol. Cette diminution aurait pu correspondre à la première phase de la dynamique observée en 2009 or les dates sont trop tardives. La teneur en eau du sol n'apparaît pas comme le facteur déterminant des allures de dynamiques lombriciennes.

En 2010, l'allure générale des dynamiques de teneur en eau du sol, comme en 2009, ne correspond pas aux variations d'abondances lombriciennes (Figure 2.9 B). Le schéma général de la dynamique des lombriciens montre une phase en fin de période d'observation (novembre et décembre) de diminution des abondances. Ceci est en contradiction avec les teneurs en eau du sol qui, du mois d'août au mois de décembre, augmentent de manière constante. En ce qui concerne les autres phases de la dynamique, il faut considérer les parcelles individuellement puisqu'elles ne présentent pas de comportement général.

Analyse parcelle par parcelle

Chaque parcelle s'écarte plus ou moins du schéma général qui vient d'être décrit (Figure 2.4).

Pour les parcelles Cb et Cv, les fluctuations d'une date à l'autre sont plus marquées. Cela tient à la faiblesse des effectifs de ces parcelles : quelques individus supplémentaires entraînent une forte augmentation en pourcentage.

En 2009, la parcelle Cb a vu ses abondances augmenter dès la fin du mois de mai et ce progressivement jusqu'en novembre avec une amplitude du même ordre que pour Cv (Figure 2.4 A). La parcelle Cv présente une phase initiale où les effectifs, très faibles, restent stables jusqu'à juillet, puis une dernière phase plus longue et plus prononcée de recrudescence. Cette phase est la plus forte sur l'ensemble des parcelles, avec des populations qui ont plus que doublé.

En 2010, les parcelles Cv et Cb ont toutes deux montré une évolution similaire à la dynamique générale (Figure 2.4 B). Ces parcelles sont d'ailleurs celles pour lesquelles le pic d'abondance observé à l'automne en 2010 se manifeste le plus nettement.

A Villarceaux, les deux parcelles s'écartent un peu plus de la tendance générale (Figure 2.4).

En 2009 (Figure 2.4 A), l'évolution observée dans la parcelle ViB présente les trois phases du schéma général, avec des transitions entre phases positionnées aux mêmes dates : les abondances diminuent jusqu'en juin, stagnent jusqu'en juillet et augmentent à nouveau jusqu'à début août. Mais, dans cette parcelle, les effectifs ne sont pas restés stables en été : ils ont légèrement augmenté et une phase supplémentaire de diminution des populations apparaît à la fin de 2009.

Sur la parcelle ViM, en 2009, l'évolution observée ne suit le schéma général que jusqu'à l'entrée de l'été : stabilité d'avril à juin suivie d'une remontée en juillet (un peu plus tôt que pour les autres parcelles). En revanche, à l'automne, les effectifs chutent au lieu de remonter. Cependant, sur cette parcelle, une sixième mesure d'abondance a révélé une recrudescence des effectifs en novembre.

En 2010 (Figure 2.4 B), la parcelle ViB était en adéquation avec la dynamique générale décrite pour cette année. La parcelle ViM était également en adéquation avec la dynamique générale jusqu'en novembre mais en fin de période d'observation, les abondances n'avaient toujours pas amorcé la phase de diminution.

A Favrieux, la dynamique des populations s'est écartée nettement du schéma général en 2010.

En 2009 (Figure 2.4 A), on observe bien la phase de diminution (entre la deuxième et troisième date de prélèvement) au printemps, et à l'automne on retrouve la croissance de la population attendue. En revanche, pendant l'été, la population croît mais l'écart important entre les dates de prélèvement masque peut-être la phase de plateau. Sur cette parcelle la première date d'observation est très précoce (14 avril) et l'augmentation des effectifs entre la première et la deuxième date suggère l'existence d'un pic de production de cocon tôt au printemps.

En 2010 (Figure 2.4 B), l'allure décrite par la parcelle Fa a présenté deux variations majeures par rapport au schéma général : la décroissance des abondances de mai à juillet été bien plus marquée que pour les autres parcelles. Les deuxième et troisième phases du cycle de 2010, caractérisées par une augmentation puis une diminution des abondances, n'ont pas été visibles pour cette parcelle.

Les humidités de 2009 montrent des comportements similaires entre les parcelles localisées sur les mêmes sites (ViB avec ViM, Cb avec Cv, Fa restant indépendant, Figure 2.9 A).

En 2010, chaque parcelle présente des variations de teneur en humidité dans le sol qui lui sont propres (Figure 2.9 B). Ceci peut s'expliquer par la nature de la plante de couverture qui joue sur cette teneur en eau en captant et en évapotranspirant plus ou moins vite l'eau contenue dans le sol. En 2009, la nature du couvert était la même puisque toutes les parcelles avaient du blé tandis qu'en 2010 chaque parcelle avait une culture différente des autres. Ainsi nous pouvons émettre l'hypothèse que la diminution des humidités de la parcelle Fa en 2010 vis-à-vis de 2009 provient de la présence du maïs, plante qui accroît la consommation d'eau l'été.

Conclusion

Cette analyse révèle que dans chaque parcelle on a une tendance générale d'évolution des populations, marquée en particulier par un pic d'abondance à l'automne, une diminution l'hiver et une stabilité pendant l'été. Mais ce schéma général n'est que partiellement suivi et plusieurs facteurs éloignent l'évolution réelle des effectifs de ce schéma général dans chacune des parcelles.

Pour tenter de mieux cerner l'effet des facteurs en cause, nous avons analysé plus finement les dynamiques des deux espèces les plus présentes : *A. caliginosa* et *A. rosea*. En effet, les effectifs des autres espèces sont bien plus faibles et ne permettent pas une telle analyse. Les effectifs trop faibles de Cernay la ville nous ont également amené à exclure ces deux sites de l'analyse. Les facteurs étudiés sont l'humidité du sol et l'itinéraire technique (présenté en détail Table 2.3). Le facteur température, n'ayant au cours de notre suivi pas varié suffisamment, a également été éliminé de l'analyse.

d- Analyse de la dynamique d'*A. caliginosa* et d'*A. rosea* à Villarceaux et à Favrieux

***A. caliginosa* en 2009.**

On constate que la dynamique est sensiblement variable d'une parcelle à l'autre même s'il existe quelques similitudes (Figure 2.10 A).

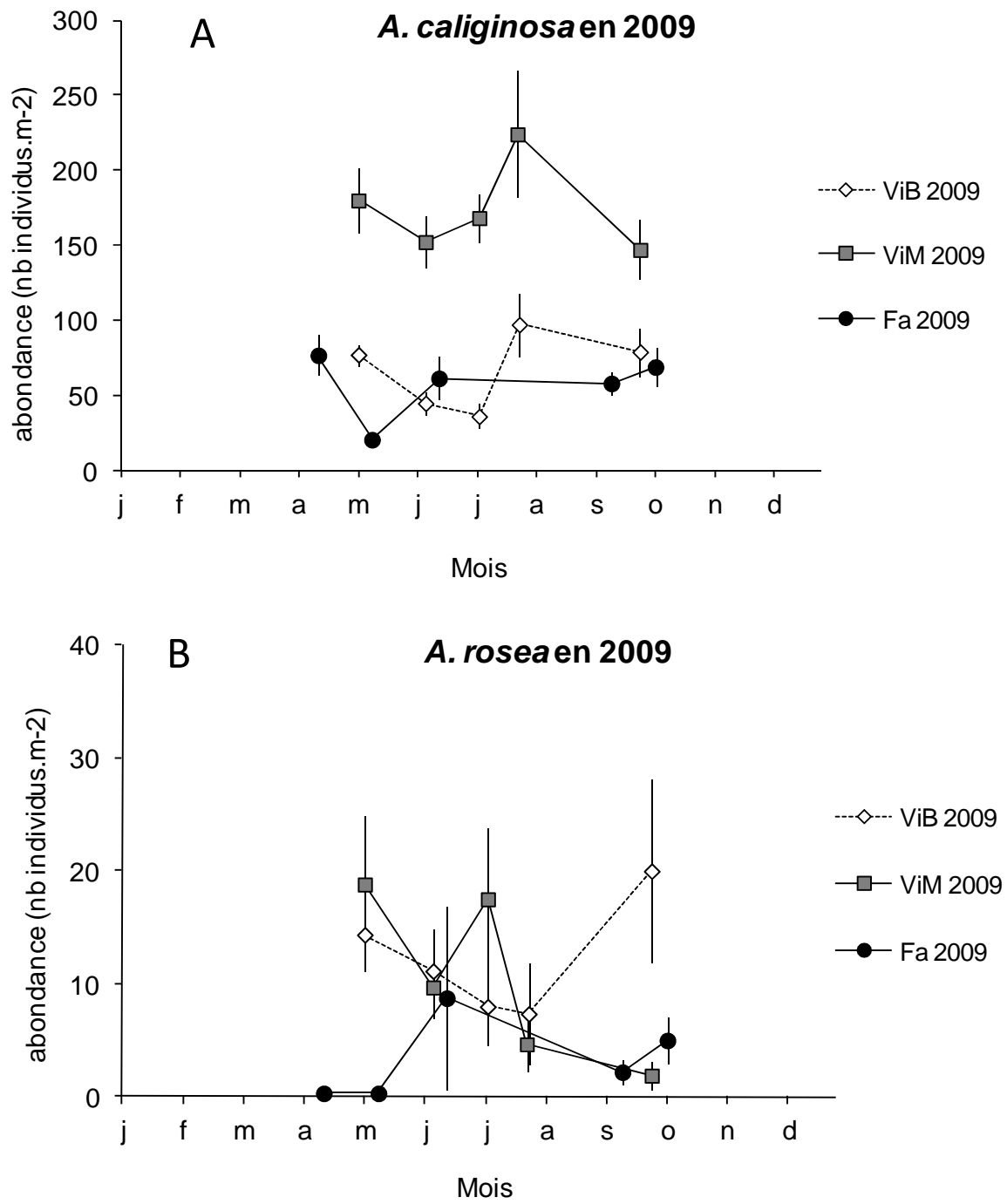


Figure 2.10

Dynamique des abondances d'*A. caliginosa* (A) et d'*A. rosea* (B) sur les parcelles ViB, ViM, et Fa en 2009.

A Villarceaux

On observe une première phase de diminution des abondances d'avril à juin-juillet. Puis les abondances augmentent à nouveau jusqu'à la fin du mois de juillet. La troisième phase correspond à une diminution des abondances jusqu'au mois d'octobre, diminution brutale pour la parcelle ViM avec des abondances qui regagnent un niveau plus faible qu'à l'origine ; diminution plus progressive jusqu'à regagner l'état initial pour ViB.

L'étude des données d'humidité montre que ce facteur peut expliquer certaines variations dans l'abondance des populations d'*A. caliginosa* tout en ne les expliquant pas toutes. Sur la Figure 2.9 A, la diminution de la teneur en eau du sol entre juin et juillet coïncide avec la diminution des abondances constatée pour la parcelle ViM. Par contre, à ViB, on observe une abondance qui augmente à nouveau dès le mois de juin. En revanche, de mai à juin, l'humidité du sol était constante (18%) pour les deux parcelles alors que les abondances étaient en diminution. En fin de suivi, on observe d'août à octobre une diminution des teneurs en eau parallèle à celle des effectifs.

La parcelle ViB en 2009 n'a pas reçu d'opération culturale particulière sur la période allant d'avril à septembre (Table 2.3). Les fluctuations d'abondances de lombriciens observées ne peuvent être mises en relations avec soit du travail du sol, soit des apports de matière organique pendant cette période. Le 23 septembre, la parcelle a reçu un déchaumage. L'abondance d'*A. caliginosa* passe alors de 97 ± 21 individus.m⁻² (à la veille de l'opération) à 79 ± 16 individus.m⁻² le 29 septembre, 6 jours après l'opération. *A. caliginosa* semble ainsi avoir été sensible à cette opération culturale, qui a eu un effet négatif sur sa population. On note notamment qu'entre les deux dates de prélèvement de lombriciens, on a un maintien de l'effectif des juvéniles, une augmentation de la fraction de sub-adultes et une forte diminution de la part des adultes. On peut donc penser que si le déchaumage a eu un effet c'est en blessant mortellement les adultes et/ou en les poussant à régresser au stade inférieur (effet du stress).

La parcelle ViM, a reçu, en 2009, deux déchaumages et un labour. Les dates de prélèvement ne permettent pas d'étudier l'effet qu'aurait pu produire le premier déchaumage qui a eu lieu en août. En revanche, le déchaumage du 21 septembre a été suivi, le 29 par un prélèvement à 147 individus.m⁻². Un mois auparavant, le 27 juillet, les effectifs d'*A. caliginosa* étaient de l'ordre de 224 ± 42 individus.m⁻². Cette information suggère là encore un effet négatif des deux déchaumages. De plus, le 3 novembre suivant, un autre prélèvement, indique une reprise de la croissance avec un effectif total à 292 ± 35 individus.m⁻².

A Favrieux

Dans la parcelle Fa, on observe une diminution des abondances en début de suivi jusqu'au mois de mai. Les abondances augmentent à nouveau jusqu'à mi-juin ; de mi-juin jusqu'à la fin de la période d'observation en octobre, les abondances restent stables, augmentant légèrement à la fin du mois de septembre pour retrouver le niveau initial des populations (61 ± 14 individus.m⁻² en début de suivi et 69 ± 12 individus.m⁻² à la fin).

La teneur en eau du sol n'est pas le facteur explicatif des variations d'abondance enregistrées. Pendant la diminution des abondances au mois d'avril et de mai, les humidités sont stables (supérieure à 20%). Puis la diminution des teneurs en eau du sol entre juin et septembre n'empêchent pas la remontée des abondances de mai à juin et leur stabilisation jusqu'au mois d'octobre.

L'itinéraire technique de cette parcelle présente beaucoup d'interventions en 2009. Le 1^o et 24 avril ont lieu deux binages et le 19 mai a lieu un hersage. Puis début août, après la récolte, ont eu lieu un passage de chisel et un déchaumage. Le 12 septembre a lieu un apport de 12 t.ha⁻¹ de compost de débris de végétaux. Les deux binages sont suivis par des prélèvements de vers qui montrent que cette opération a pu avoir un effet négatif, puisqu'on note une diminution de 77 ± 13 à 20 ± 4 individus.m⁻². La population augmente ensuite, malgré le hersage fin mai. Les deux travaux superficiels début août n'ont soit pas eu d'effet sur la population, soit ont eu pour effet de freiner son évolution puisque entre le 16 juillet et le 14 septembre la population est restée stable. En revanche, on voit que celle-ci augmente à nouveau en octobre, ce qui a pu résulter de l'apport de matière organique du mois de septembre.

A. rosea en 2009.

Les abondances observées en 2009 varient plus avec *A. rosea* qu'avec *A. caliginosa* (Figure 2.10 B).

A Villarceaux

La dynamique de la parcelle ViB présente deux phases ; contrairement à ce que l'on a observé avec *A. Caliginosa*, la dernière phase de diminution des effectifs n'a pas lieu. Les abondances de ViB enregistrent tout d'abord une diminution longue et de forte amplitude (réduction des effectifs de

Table 2.3 (partie 2/3)
 Itinéraire technique de la parcelle Fa du suivi général des abondances lombriciennes sur la période d'observation allant d'avril 2009 à décembre 2010.

Parcelle Fa	2009												2010											
	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D			
Mois	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°		
quinzaine	Blé												Maïs											
culture	Blé												Maïs											
apports MO																								
- compost																								
- fientes	12																							
binage	1	24											4.5											
hersage	19												20											
chisel	1																							
déchaumage	1																							
écroutage																								
labour	1																							
vers	14	12	16	14	7	4	25	17	8	28	24	14	14	22	22									

L'indication "vers" correspond aux dates de prélèvement des lombriciens; le chiffre donné correspond au jour du mois correspondant.

Les apports de matière organique sont donnés en quantités (t/ha-1).

Les interventions culturales sont indiquées par un chiffre correspondant au jour du mois pour lequel a lieu l'intervention.

moitié : 14 ± 3 à 7 ± 4 individus.m⁻²) d'avril à août puis une augmentation de la même importance, les effectifs regagnant un niveau d'abondance supérieur au niveau initial.

La teneur en eau du sol pourrait être à l'origine de la diminution des abondances observée en août puisque les teneurs se maintiennent à un niveau constant de 15% d'humidité. Ces teneurs augmentent de juillet à octobre parallèlement à l'abondance.

La parcelle ViB en 2009 n'ayant pas reçu d'opération culturale d'avril à septembre, les fluctuations d'abondance observées ne découlent pas du travail du sol ou des apports de matière organique pendant cette période. Avant le binage du 23 septembre, les abondances d'*A. rosea* étaient de 7 ± 4 individus.m⁻² le 22 juillet. Le 29 septembre les abondances ont été observées à 20 ± 8 individus.m⁻². Ceci suggère que le binage n'a pas eu d'effet négatif sur la population de cette espèce.

La parcelle ViM décrit une allure de dynamique en 5 phases. Les abondances observées montrent tout d'abord une diminution du mois d'avril au mois de juin de moitié. Puis on observe un accroissement des effectifs dont l'apogée est atteinte en juillet. Dès la fin de ce mois, la population est revenue à un niveau d'abondance plus faible que le niveau initial. La diminution continue jusqu'au mois de septembre avant une légère reprise.

Sur la parcelle ViM, la diminution de la population d'*A. rosea* est corrélée à la diminution de l'humidité du sol. Il en est de même pour la phase suivante d'augmentation des populations jusqu'à juillet et la phase de diminution jusqu'en août. En revanche, lorsque les humidités augmentent progressivement à l'automne, la population d'*A. rosea* n'arrive pas à croître.

Cette parcelle a reçu 2 déchaumages et un labour. Le deuxième déchaumage, le 21 septembre, a été suivi 8 jours après par un prélèvement à 2 ± 1 individus.m⁻² pour *A. rosea*. Un mois auparavant, le 27 juillet, les effectifs d'*A. rosea* étaient de 5 ± 2 individus.m⁻². Or, depuis le 7 juillet, la population était en phase de décroissance. Cette information ne permet pas de confirmer que la population a été sensible à cette opération et laisse suggérer un effet plutôt nul du déchaumage sur cette espèce.

A Favrieux

La parcelle Fa débute sa dynamique par une stagnation des abondances à un niveau très faible voire nul (0.3 individus.m⁻²) d'avril à mai. Jusqu'à mi-juin, les abondances ré-augmentent puis s'écroulent de nouveau jusqu'à octobre à un niveau proche du niveau initial. La dynamique se termine par une croissance des effectifs.

Table 2.3 (partie 3/3)
 Itinéraires techniques des parcelles Cv et Cb du suivi général des abondances lombriciennes sur la période d'observation allant d'avril 2009 à décembre 2010.

Parcelle Cv	2009												2010											
	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D			
Mois	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°		
quinzaine	Trèfle violet (semis direct)																							
culture	Blé																							
apports MO																								
- compost																								
- fientes																								
binage																								
hersage																								
chisel																								
déchaumage	3 déchaumages au cours de cette période																							
écroutage																								
labour																								
vers	27	26	23	22	24							20	10	2	24	16	3	2	5	26	30			

Parcelle Cb	2009												2010											
	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D			
Mois	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°	1°	2°		
quinzaine	Février																							
culture	Blé																							
apports MO																								
- compost																								
- fientes																								
binage																								
hersage	5																							
chisel																								
déchaumage	4 déchaumages au cours de cette période																							
écroutage																								
labour	1																							
vers	27	26	23	22	24		12					20	10	24	16	3	5	26	30					

L'indication "vers" correspond aux dates de prélèvement des lombriciens; le chiffre donné correspond au jour du mois correspondant.
 Les apports de matière organique sont donnés en quantités (t.ha-1).

Les interventions culturales sont indiquées par un chiffre correspondant au jour du mois pour lequel a lieu l'intervention.

Cette dernière phase est corrélée à la reprise de la teneur en eau du sol l'automne. A l'été la diminution des abondances est corrélée à la teneur décroissante en eau du sol. L'humidité n'explique pas le pic d'abondance de mai et juin où la teneur reste fixe à 20% d'humidité. En revanche le maintien des humidités à une valeur correcte pendant cette période est peut être à l'origine du pic d'abondance pour la population.

A l'inverse de l'espèce *A. caliginosa*, la population d'*A. rosea* ne semble pas avoir été freinée par le désherbage pratiqué en début de période d'observation, puisqu'un pic des abondances se met en place entre avril et juin. En revanche, le travail superficiel semble avoir freiné cette espèce entre juillet et octobre. L'apport de compost a aussi pu être bénéfique à *A. rosea* qui voit sa population doubler en un mois (entre le 14 septembre et le 7 octobre).

***A. caliginosa* en 2010.**

A Villarceaux

Pour les parcelles ViM et ViB on retrouve, comme en 2009, une diminution d'avril à juin, puis une augmentation (un peu plus tôt qu'en 2009), jusqu'à fin juillet (Figure 2.11 A). Entre les mois de juillet et octobre les abondances restent stables, puis en octobre, on observe une augmentation des abondances qui vont quasiment doubler pour décroître de nouveau de mi-octobre à mi-novembre, atteignant un niveau inférieur au niveau initial.

La teneur en eau du sol de la parcelle ViB est restée relativement constante d'avril à juillet (Figure 2.9 B). Cette teneur en eau est stable, mais à un niveau assez faible (17 %) qui pourrait expliquer la diminution de l'abondance observée jusqu'au mois de juillet. De juillet à novembre, les humidités vont augmenter en deux paliers successifs. Cette évolution n'entraîne cependant pas d'augmentation des effectifs. Pour la parcelle ViM, on n'a pas pu mettre en relation l'évolution de l'humidité et celle des effectifs.

Trois opérations culturales ont été pratiquées en 2010 sur ViB (Table 2.3). Après la récolte de l'orge, l'agriculteur a pratiqué un passage de chisel le 19 juillet, un déchaumage le 27 juillet et un labour le 12 août. La population de vers mesurée en avril enregistrait 53 ± 19 individus.m². La population 20 jours avant le chisel était descendue à 46 ± 9 individus.m². Le prélèvement de lombriciens 3 jours après cette pratique, a révélé des abondances encore plus faibles (34 ± 11 individus.m²). A ViM, a eu lieu le 7 septembre un déchaumage suivi le 14 par un prélèvement enregistrant 84 ± 16 individus.m². Le 25 août, au dernier prélèvement précédant cette opération,

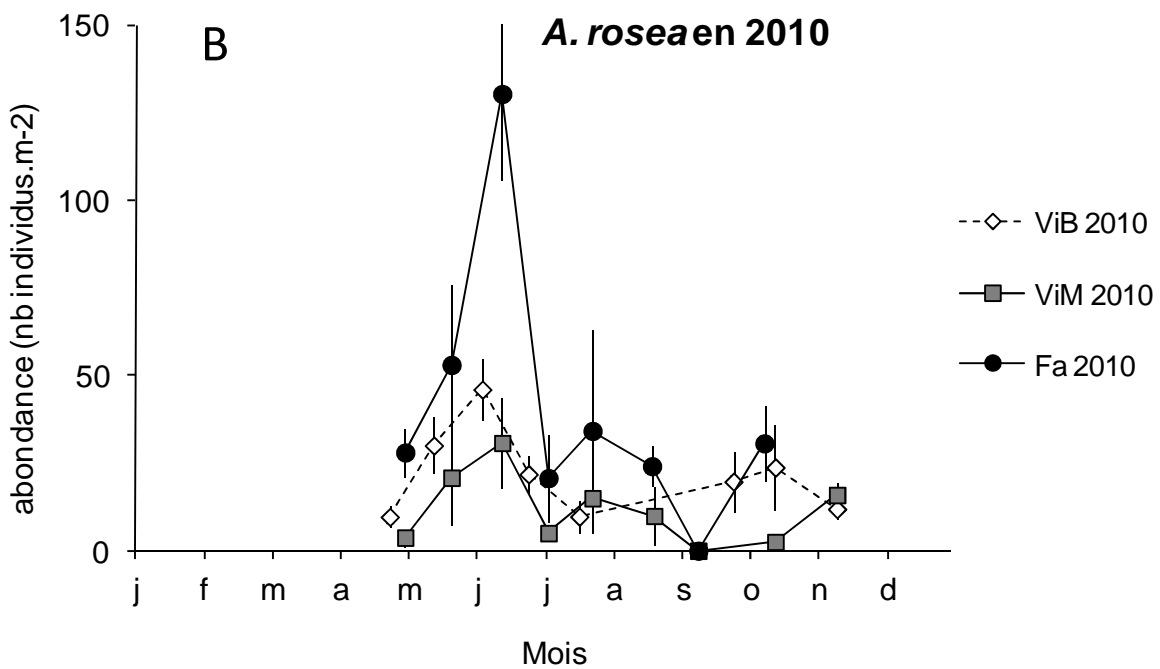
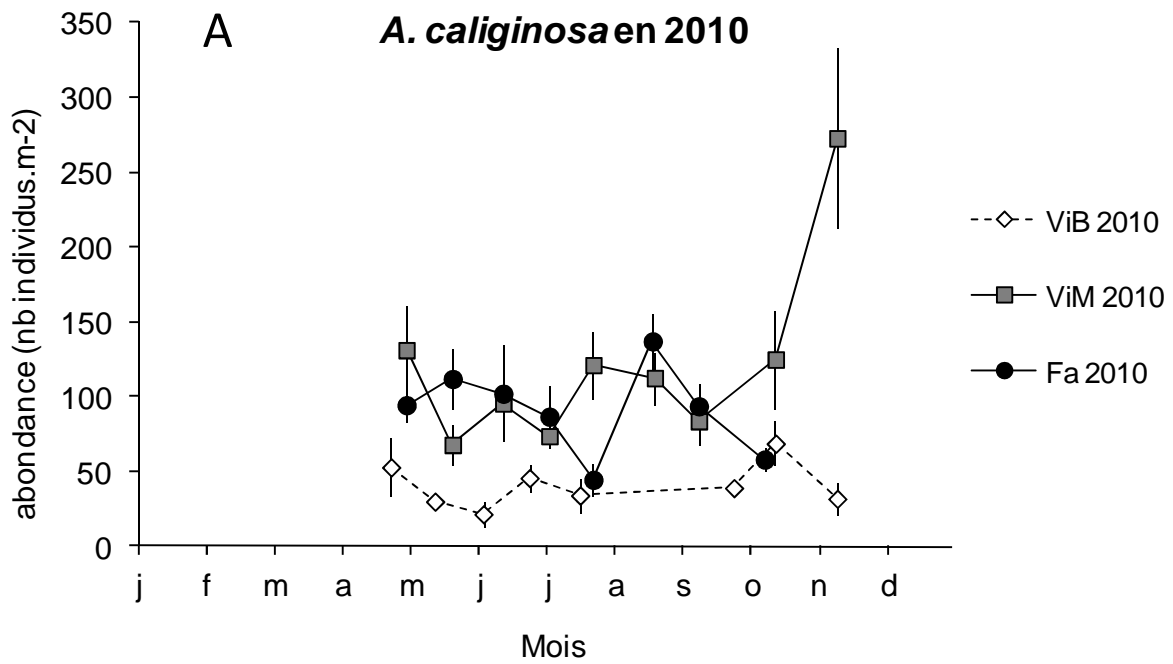


Figure 2.11

Dynamique des abondances d'*A. caliginosa* (A) et d'*A. rosea* (B) sur les parcelles ViB, ViM, et Fa en 2010.

l'abondance était de 113 ± 18 individus.m². On peut donc supposer que la diminution de population observée a été causée par cette opération culturale et que l'espèce *A. caliginosa* y est sensible.

A Favrieux

La dynamique est, en 2010, très différente de celle de 2009 entre les mois d'avril et d'octobre. En 2010, les abondances au lieu de diminuer vont légèrement augmenter jusqu'à fin mai puis vont jusqu'à fin juillet connaître une longue phase de décroissance d'abord progressive puis brutale en fin de période. En août les effectifs vont tripler en moins d'un mois. L'abondance décroît ensuite pendant les mois de septembre et d'octobre.

Le maintien de la teneur en eau d'avril à juin et l'effondrement de cette valeur de juin à juillet peut être rapproché de la première phase du suivi de la parcelle Fa. En revanche, l'augmentation des abondances d'août à septembre n'intervient pas au même moment que la ré-humidification du sol qui a lieu à l'automne. L'augmentation de l'humidité de mi-septembre à décembre n'est pas non plus suivie par une reprise de l'évolution des abondances d'*A. caliginosa* mais par une diminution des effectifs.

L'itinéraire technique de 2010 se compose sur cette parcelle d'un labour en début de printemps, de deux binages au mois de mai et juin et d'un apport de fientes de volailles en avril. Vis-à-vis de ces interventions, on peut constater que les deux binages ne semblent pas avoir eu d'effet sur la population d'*A. caliginosa*. En effet, cinq jours après le premier binage on enregistrait une population de 112 ± 20 individus.m² et de 102 ± 32 individus.m² 12 jours après le second. Cependant, il faut noter que l'apport de matière a pu annuler et compenser l'effet négatif du binage et notamment par enfouissement de la matière organique dans le sol ce qui augmente sa disponibilité pour les espèces endogées.

A. rosea en 2010

Les parcelles Fa et ViM ont en 2010 un comportement relativement similaire ; après la phase d'augmentation, les dynamiques de ces deux parcelles vont toutes deux diminuer jusqu'au mois de juillet, augmenter jusqu'à fin juillet, diminuer à nouveau jusqu'à mi-septembre et atteindre le même niveau d'abondance nul. Les abondances vont alors croître à nouveau (plus rapidement et plus intensément pour Fa que pour ViM). L'événement majeur de la dynamique de population d'*A. rosea* sur Fa est le pic du mois de juin qui quadruple les abondances.

Lorsque l'on regarde les teneurs en eau on constate qu'aux mois de mai et juin les humidités sont plutôt dans une phase ascendante, avant de chuter brusquement de juin à juillet. Ceci laisse à penser que le maintien des humidités à une valeur constante de 21% (valeur enregistrée parmi les plus élevées du suivi) aurait pu permettre aux vers d'avoir des conditions favorables à la reproduction pendant suffisamment de temps pour permettre au cycle reproductif de se mettre en place. Cette hypothèse est soutenue car ce sont des juvéniles qui composent majoritairement ce pic. La teneur en eau explique aussi l'augmentation des abondances au mois de septembre pour cette parcelle. Pour la parcelle ViM, la teneur en eau du sol n'explique pas toutes les fluctuations d'abondances enregistrées sur cette parcelle. En effet, on observe une première phase de diminution des humidités, brève à la mi-mai, suivie par une augmentation jusqu'au mois de juin. Or les abondances restent croissantes de mai à juin.

Sur ViM a eu lieu le 7 septembre 2010 un déchaumage. Cette opération a été suivie le 14 septembre par un prélèvement enregistrant une abondance nulle. Le 25 août, au précédent prélèvement, la population était de 9 ± 8 individus.m⁻². On peut supposer que la diminution de population observée a été causée par cette opération culturale et que l'espèce *A. rosea* y est sensible.

Sur la parcelle Fa, interviennent deux binages en avril et juin et un apport de fientes de volailles en avril. On peut apporter les mêmes remarques que pour l'espèce *A. caliginosa* à savoir que la combinaison entre apport de matière organique et travail du sol qui permet de l'enfouir dans le sol et de la rendre disponible pour les endogés annule l'effet négatif qu'aurait pu avoir l'usage de l'outil et explique que la population ait plus que doublé son effectif entre les mois de mai et juin.

La parcelle ViB va aussi connaître une re-diminution de ces effectifs pendant les mois de juin et de juillet et va à l'instar des deux parcelles précédemment décrites voir augmenter ses abondances de manière constante et progressive jusqu'au mois d'octobre. En fin d'observation le niveau de la population à ViB diminue pour regagner le niveau de base (12 ± 3 individus.m⁻²).

De la même manière que pour la parcelle Fa, les humidités du sol de la parcelle ViB restent constantes (17% en moyenne d'avril à juillet), ce qui peut expliquer que les abondances de vers aient pu augmenter de mai à juin. Or, celles-ci diminuent à nouveau en juin et juillet alors que les humidités restent stables. Puis les effectifs d'*A. rosea* progressent lentement et faiblement de juillet à octobre, alors que la teneur en eau reste élevée et continue d'augmenter jusqu'au dernier point d'observation.

Sur ViB, un passage du chisel est intervenu le 19 juillet. La population mesurée 20 jours avant le chisel était de 22 ± 5 individus.m⁻². Trois jours après cette pratique, les abondances étaient de 10 ± 5 individus.m⁻² seulement.

Encadré 1 : description de l'expérimentation menée en serre pour tester l'effet de la nature du sol sur la capacité à supporter une population lombricienne.

Cette étude a été menée en serre expérimentale sur le site du CETIOM à Thiverval-Grignon à l'hiver 2010. La serre a été maintenue constamment à une température de 13°C le jour et 12°C la nuit. En fin de journée on a ajouté un éclairage d'appoint pour simuler les conditions de luminosité printanières. Les pots ont été mis en serre pendant 45 jours à partir du 25 février. Le décompte du temps a commencé à partir de la mise en pot des vers. 100 kg du sol du site Cv a été prélevé sur place avant d'être tamisé à 2 mm, afin d'en extraire tous les vers ou cocons présents.

L'étude a été menée avec des vers de l'espèce *A. caliginosa*, collectés sur une bande herbacée du site expérimental de La Cage (à Versailles, Yvelines). Seul les vers adultes ont été conservés et ont été choisis dans une gamme de taille restreinte afin de limiter les variations de taux de survie et de reproduction entre individus liée au poids individuel des vers. Pour la même raison, les juvéniles et sub-adultes ont été écartés de l'étude. Chaque ver a été lavé, placé sur papier absorbant pour supprimer l'excédent d'eau puis placé 24h sur un papier humecté d'eau afin de vider le contenu du tube digestif. Chaque ver a été pesé avant d'être placé dans les pots.

Les pots utilisés correspondaient à des cylindres de 15 cm de hauteur et 3 cm de diamètre en PVC. Le fond des pots a été obstrué par du papier adhésif perforé afin de permettre l'écoulement de l'excédent d'eau. Deux traitements ont été appliqués : fort niveau d'apport organique et sans apport. Pour le traitement avec fort niveau d'apport organique, chaque pot a été rempli en début d'expérimentation avec 10 g de crottin soit une teneur en MO de 10 g. kg⁻¹.pot⁻¹ (d'après Eriksen-Hamel et Whalen, 2006). Le crottin a été apporté sec et a été mélangé au sol. La même quantité de MO a ensuite été incorporée en surface en cours d'expérimentation.

Chaque traitement a été répété 9 fois, soit un total de 18 pots. Dans chaque pot on a placé 4 vers soit un effectif total de 72 vers sur l'ensemble du dispositif. Parmi les 9 répétitions, deux ont été sacrifiées dans chaque traitement afin d'effectuer des contrôles de survie des vers en cours d'étude. Ces contrôles ont eu lieu à j+15 et j+30 jours après le lancement de l'expérimentation. Chaque pot a été rempli de 1Kg de terre net, puis a reçu ou non l'ajout de matière organique. Les pots ont été répartis en trois blocs. L'humidité a été contrôlée au cours du temps et ajustée deux fois par semaine. Avant le démarrage de l'expérimentation, la capacité au champ de chaque pot a été mesurée. Pour ce faire, les pots pesés à vide et plein de sol ont été pesés avant humidification. Puis, ils ont été humidifiés par capillarité d'eau osmosée jusqu'à saturation et placés à égoutter. Les pots ont été pesés à nouveau une fois l'égouttement terminé. Ceci a permis d'obtenir un poids des pots à saturation hydrique, permettant de maintenir les pots toujours à la même teneur en eau par ajustement. Les pots ont été à chaque contrôle pesés et l'écart de poids trouvé avec le poids au lancement de l'expérimentation a été compensé par un apport d'eau manuel de façon à maintenir la capacité au champ à 80% de son maximum. En fin d'expérimentation, les pots ont été dépouillés par un tri manuel du bloc de sol. Les vers ont été lavés, placés sur papier absorbant puis pesés et les cocons dénombrés.

2.3.2. Discussion sur l'origine des faibles effectifs observés à Cernay La Ville.

Le contexte climatique est similaire dans les cinq sites de notre étude qui ont par ailleurs des types de sol voisins et ont été convertis à l'Agriculture Biologique (AB) la même année. Pourtant, les effectifs moyens sont très différents d'un site à l'autre. En particulier cet effectif est très faible à Cernay la ville.

Une première hypothèse pour expliquer la faiblesse de ces effectifs concerne la texture du sol (Edwards et Bohlen 1996). Les vers sont souvent moins nombreux dans les sols sableux. D'après l'étude d'El-Duweini et Ghabbour (1965) rapportée par Edwards et Bohlen (1996), la diminution des individus de l'espèce *A. caliginosa* est corrélée avec l'augmentation de la teneur en sables du sol. L'étude de la granulométrie de nos parcelles donne une teneur de 66 g.kg⁻¹ et de 73 g.kg⁻¹ de sable sur Cb et Cv respectivement. La valeur moyenne est un peu supérieure (82 ± 3 g.kg⁻¹) sur les trois autres parcelles du suivi. Ceci nous a conduit à rejeter cette hypothèse.

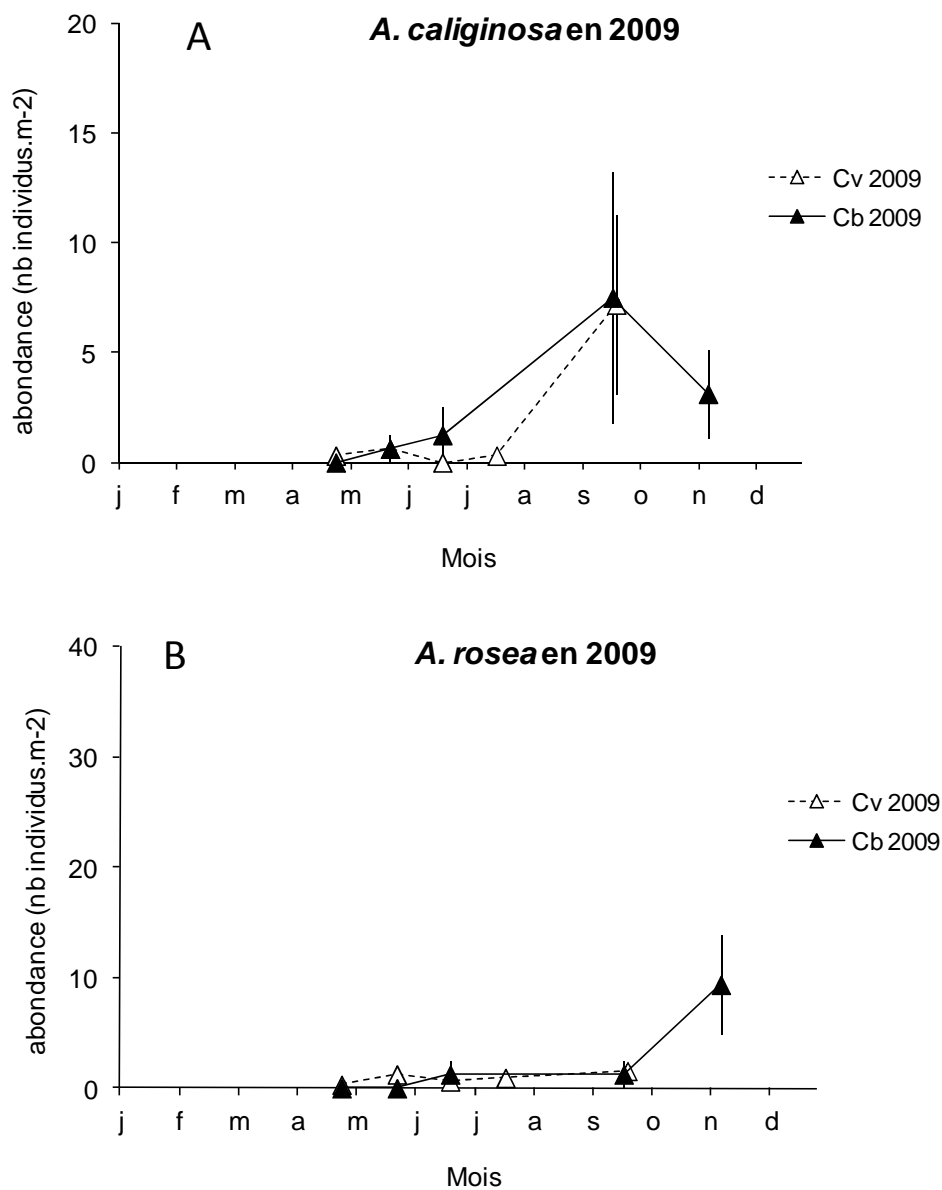
Basé sur le même raisonnement, nous avons ensuite écarté le pH de notre jeu d'hypothèses. D'après Edwards et Bohlen (1996), les vers sont très sensibles à ce paramètre et préfèrent majoritairement les sols à pH proche de la neutralité. Les parcelles Cb et Cv ont un pH de 7.06 pour la première et 6.89 pour la seconde. Les trois autres parcelles de notre suivi sont un peu plus basiques (pH compris entre 7.18 et 8.1). Cependant le pH observé à Cb et Cv peut être considéré comme très proche de la neutralité et ne peut expliquer les faibles effectifs observés.

Une autre hypothèse pouvant expliquer ce résultat porte sur l'histoire ancienne du site. Un évènement, qui aurait eu lieu dans le passé (avant la conversion en AB) aurait pu avoir pour conséquence de rendre le milieu impropre à la croissance des populations résidentes. Cet évènement aurait pu être l'application d'une substance toxique pour les vers tel qu'un pesticide ou un amendement organique à teneur élevée en métaux lourds (avant la date de conversion en AB). Pour tester cette hypothèse, nous avons monté une expérimentation en serre, en élevant des vers adultes sur du sol prélevé à Cv, auquel deux niveaux de matière organique (avec et sans crottin de cheval) ont été ajoutés (encadré 1). Les résultats de cette expérimentation sont présentés à la Table 2.7. On voit que les vers survivent, gagnent du poids et produisent des cocons. Ces résultats suggèrent que la terre de Cv ne présente pas de facteur toxique caché qui empêcherait la croissance

Table 2.7

Résultats après 45 jours d'expérimentation en serre d'élevage d'adultes d'*A. caliginosa* dans la terre de Cernay la Ville (parcelle Cv). Pour un traitement donné, quatre vers juvéniles ont été placés dans chaque pot ; chaque traitement comprend neuf pots, moins deux pots sacrifiés en cours d'expérimentation : il y avait donc 28 vers par traitement au début de l'expérience.

Résultats après 45 jours d'élevage	Sans MO ajoutée	Avec MO ajoutée
Gain de poids (mg/ver)	10	17
NB d'adultes par traitement	28	28
NB de cocons	6,5	13,3

**Figure 2.12**

Dynamique des abondances d'*A. caliginosa* (A) et d'*A. rosea* (B) sur les parcelles Cv et Cb en 2009.

des vers, bloquerait leur développement ou réduirait leur capacité reproductive et que l'ajout de MO améliore la croissance et la capacité reproductive des vers. Cette hypothèse est donc éliminée.

Un dernier groupe d'hypothèses concerne l'impact des pratiques culturales.

Les opérations de travail du sol qui ont eu lieu sur les parcelles Cb et Cv sont : l'écroûtage (travail très superficiel), le binage et le déchaumage (travail superficiel) et le labour (travail profond). En comparaison avec les autres parcelles du suivi, on peut noter que Cb et Cv ont reçu une fréquence de passage de 11 et 6 interventions respectivement alors que Fa, ViB et ViM ont reçu respectivement 8, 5 et 4 passages d'outils seulement. Toutes les parcelles ont été labourées à l'exception de la parcelle Cv. Enfin, la parcelle Cb est la seule parcelle à avoir reçu un passage d'outil pour casser la croûte de battance qui s'était formée sur la parcelle. Mais d'une part cette intervention étant très superficielle (<5cm), elle n'a que très peu d'impact sur les lombriciens ; d'autre part elle n'intervient qu'une fois durant le suivi et uniquement sur Cb. Elle ne peut donc être la cause de ce niveau d'abondance faible voire nulle sur les deux parcelles Cb et Cv.

Ainsi, on peut penser que ce type de travail du sol n'est pas la cause de la faiblesse des abondances de vers sur les parcelles Cb et Cv (l'allure des dynamiques de ces deux parcelles pour *A. caliginosa* et *A. rosea* est présentée dans les Figures 2.12 et 2.13).

Toujours lié aux pratiques culturales, le tassement du sol peut être une cause de diminution des effectifs de lombriciens (Chan et Barchia, 2007 ; McKenzie *et al.*, 2009). Un examen des profils de sol a révélé des sols tassés avec une densité apparente de 1.35 g.cm^{-3} pour Cv et 1.48 g.cm^{-3} pour Cb (Table 2.2). Buck *et al.* (2000) ont considéré dans leur expérimentation concernant l'impact de la compaction des sols sur la production de turricules une valeur de 1.1 g.cm^{-3} pour des sols non tassés et 1.5 g.cm^{-3} pour des sols tassés. Ceci montre que nos sols se situent dans une gamme élevée de densité apparente, éventuellement préjudiciable pour les lombriciens. Néanmoins, les sols des trois autres parcelles ont des densités apparentes comprises entre 1.3 et 1.5 g.cm^{-3} .

Enfin, l'hypothèse d'un manque de ressource trophique ou celle d'une mauvaise qualité de la ressource en matière organique (MO) disponible pourrait expliquer la faiblesse des abondances de lombriciens sur Cb et Cv. Nous avons analysé la teneur en matière organique disponible sur les cinq parcelles du suivi. Il ne ressort pas de cette analyse de corrélation entre le niveau d'abondance moyen par parcelle et la quantité de MO. Cb et Cv font partie des parcelles les plus riches en MO. Cette teneur en MO des parcelles est en revanche corrélée avec la quantité des apports organiques

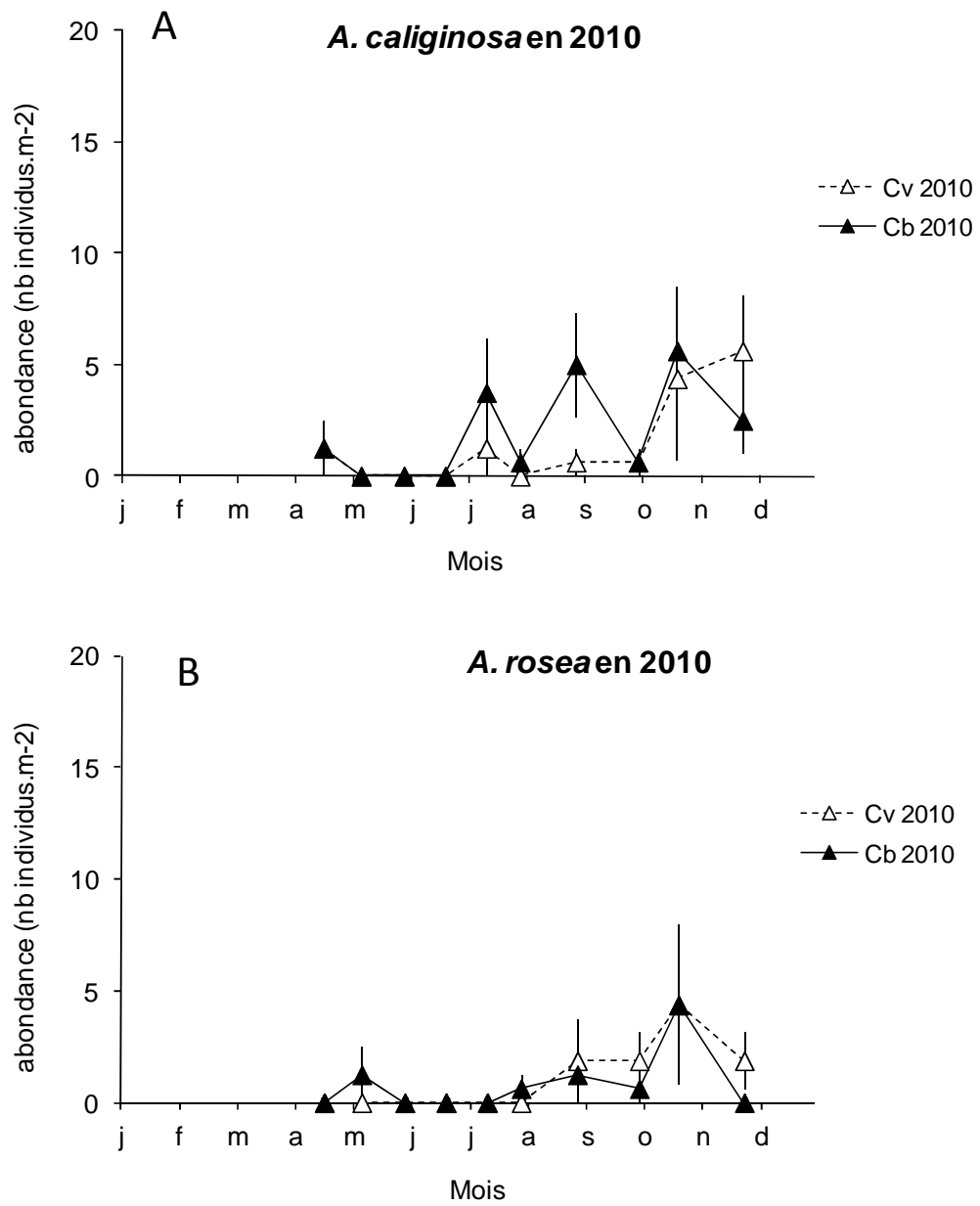


Figure 2.13

Dynamique des abondances d'*A. caliginosa* (A) et d'*A. rosea* (B) sur les parcelles Cv et Cb en 2010.

incorporés au sol de ces parcelles. On peut noter que les parcelles ViB et ViM qui ont un niveau d'abondance moyen voire élevé d'individus et qui sont celles qui ont les teneurs en MO les plus faibles, n'ont pas reçu d'apport depuis 6 à 10 ans. Les autres parcelles ont reçu des composts de déchets végétaux (comp.) et des fientes de volailles (f.v.). Fa, Cv et Cb ont reçu des apports à l'automne 2008 (Cb et Cv = 16 t.ha⁻¹ comp. + 2.5 t.ha⁻¹ f.v. ; Fa = 5.5 t.ha⁻¹ comp. + 3 t.ha⁻¹ f.v.). En 2009, Fa a reçu à l'automne 12 t.ha⁻¹ de comp. tandis que Cv et Cb n'ont rien reçu. En 2010, Fa a reçu 4.5 t.ha⁻¹ de f.v., Cv 17 t.ha⁻¹ de comp. et 2 t.ha⁻¹ de f.v. à l'automne et Cb 16 t.ha⁻¹ de comp. et 21 t.ha⁻¹ de f.v. sèches. Les apports de 2010 ont été trop tardifs pour avoir un quelconque impact sur le phénomène étudié. En 2009, l'absence d'apport n'a pas non plus été retenue comme facteur explicatif puisque qu'il y a eu des apports en 2008 et par ce que les parcelles ViB et ViM n'ont pas non plus eu d'apports. En revanche il reste l'hypothèse liée à la nature des amendements qui ne serait pas adaptée (palatabilité ou efficacité nutritive) à la nutrition des populations de vers présentes.

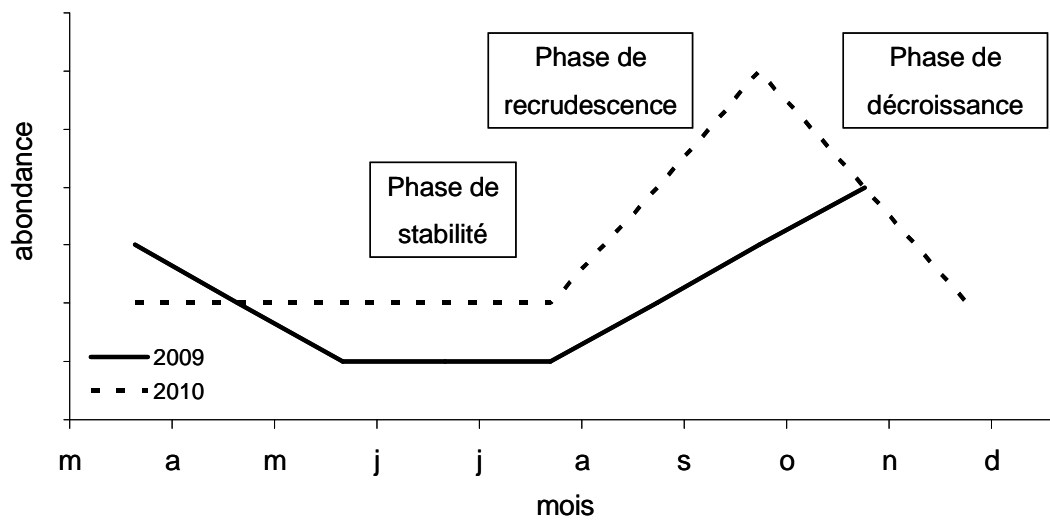


Figure 2.14

Représentation du schéma général observé sur les parcelles en 2009 et en 2010.

Conclusion

L'analyse des dynamiques des deux populations endogées sur notre réseau de parcelles a permis de mettre en évidence l'existence d'un schéma général de la dynamique des abondances (Figure 2.14).

Entre le schéma général observé en 2009, et celui observé en 2010, il existe des phases communes : stabilité des abondances en été, recrudescence à l'automne et réduction des effectifs en hiver. En revanche, la diminution du printemps 2009 n'a pas eu lieu en 2010. On peut penser que cet écart provient soit des conditions de sortie d'hiver (retour plus ou moins précoce des conditions favorables au début du printemps) soit de la rigueur des conditions hivernales. En effet, un hiver rude et/ou long pourra engendrer des réductions d'effectifs qui se traduiront par une phase de dynamique plutôt stable par rapport à l'augmentation attendue en début de printemps. De plus, vis-à-vis de notre date de début de période d'observation, il se peut que le pic d'abondance attendu au printemps (reprise de l'activité des vers et éclosion des cocons) soit déjà intervenu avant le début du suivi.

L'humidité n'est pas toujours apparue comme le déterminant majeur de l'allure générale de ces dynamiques. A l'échelle de l'espèce, des effets des conditions d'humidité ont pu être observés notamment lorsque celles-ci étaient limitantes pour les lombriciens. Elles n'ont tout de même pas pu freiner les pics d'abondance dans certaines situations.

La prise en compte des effets des opérations culturales a apporté dans plusieurs cas de figure un élément d'explication des variations d'effectif. Nous avons considéré le travail du sol et les apports de matière organique. Le travail du sol a, en général, eu un effet négatif, mais cet effet n'a pas été systématique. Dans certains cas, le travail du sol n'a pas eu d'effet sur les abondances. Nous avançons l'hypothèse d'une compensation par l'effet positif des apports de MO.

Ces effets du travail du sol sont différents en fonction de l'espèce considérée : d'une manière générale, l'espèce *A. caliginosa* s'est révélée plus sensible aux opérations culturales qu'*A. rosea*.

Ces conclusions orientent la suite des recherches menées pour comprendre et maîtriser la dynamique des populations au champ et présentées dans les chapitres 3 et 4 de la thèse.

Tout d'abord, il apparaît nécessaire, pour un site donné, de comprendre les effets des opérations culturales sur les espèces elles-mêmes et non à l'échelle de la communauté. La mise en évidence d'une sensibilité différente entre espèces nous a conduits à analyser plus en détail l'effet du

Table 2.8

Synthèse des hypothèses sur les effets combinés du travail du sol et des apports de M.O. sur l'évolution de l'abondance des deux espèces endogées.

A. caliginosa en 2009			
	ViB	ViM	Fa
Opération(s) culturale(s)	déchaumage	déchaumage	binage hersage chisel + déchaumage
Apports de MO	-	-	Un apport au moment du déchaumage
Influence sur l'évolution des populations	oui Diminution	oui Diminution	binage : oui (diminution) hersage : non Déchaumage : pas d'effet de l'outil, mais effet positif de la MO
A. caliginosa en 2010			
Opération(s) culturale(s)	chisel	déchaumage	binage
Apports de MO	-	-	4,5 t/ha de fientes de volaille
Influence sur l'évolution des populations	Pas de conclusion possible, effectifs déjà en diminution avant le chisel	oui	non Remarque : l'apport de MO a pu compenser l'effet négatif du binage
A. rosea en 2009			
Opération(s) culturale(s)	binage	déchaumage	a- binage b- hersage c- chisel + déchaumage
Apports de MO	-	-	Un apport au moment du déchaumage
Influence sur l'évolution des populations	non remarque : influence possible de l'humidité mais pas du binage	Pas de conclusion possible : effectifs déjà en diminution avant le déchaumage	binage : non hersage : non chisel + déchaumage : oui (influence négative du travail du sol mais compensation rapide grâce à la MO)
A. rosea en 2010			
Opération(s) culturale(s)	chisel	déchaumage	binage
Apports de MO	-	-	4,5 t/ha de fientes de volaille
Influence sur l'évolution des populations	oui (mais sur une population en décroissance)	oui : diminution de l'abondance	Pas d'effet du binage (mais compensation possible par l'apport de MO)

labour, pratique ayant le plus d'impact (mais aussi les impacts les plus controversés) sur les lombriciens. Puis, vis-à-vis de la dominance des endogés sur nos cinq parcelles et du poids de la dynamique de l'espèce *A. caliginosa* sur la dynamique totale des cinq communautés du suivi de parcelles, nous avons cherché à modéliser la dynamique de cette espèce au champ.

CHAPITRE 3

ETUDE DE L'EFFET DU LABOUR D'HIVER AVEC UNE CHARRUE À VERSOIR.

Article paru dans Soil and Tillage Research, en 2012 (Soil Till. Res., 119, 76–84).

INTRODUCTION

Les lombriciens sont souvent reconnus comme étant perturbés par le labour, fréquemment utilisé en agriculture biologique. Dans cette étude préliminaire, nous avons étudié les effets du labour sur la dynamique de la population de deux espèces endogées communes : *Aporrectodea caliginosa* et *Aporrectodea rosea*, pour tester l'hypothèse d'une sensibilité différente suivant l'espèce considérée. Deux expérimentations au champ ont été mises en place en octobre 2009 à Villarceaux (parcelle notée Vil) et en novembre 2010 à Favrieux (parcelle notée Fa). Dans les deux cas, le sol était de type haplic luvisol. Chaque parcelle a été coupée en deux, une partie étant labourée et pas l'autre, toutes choses restant égales par ailleurs. La culture était un blé. Les lombriciens ont été échantillonnés à dix dates entre les mois d'octobre 2009 et de juillet 2010 à Vil et à six dates entre les mois de novembre 2010 et de mars 2011 à Fa. Sept espèces différentes ont été trouvées sur ces deux parcelles, avec plus de 88% des effectifs appartenant aux deux espèces endogées *A. caliginosa* et *A. rosea*. *A. caliginosa* a été plus sensible au labour qu'*A. rosea*. Sur le traitement non labouré, en 2009, la population est restée faible (moins de 100 individus.m⁻²) et il a été supposé que les deux espèces étaient en compétition pour la nourriture. En 2010, la capacité de charge du milieu a été plus élevée, et les abondances d'*A. caliginosa* ont atteint 300 individus.m⁻², alors que les abondances d'*A. rosea* sont restées en dessous de 90 individus.m⁻². En 2009, l'effet du labour sur *A. caliginosa* a été immédiat et persiste tout au long de l'expérimentation, d'octobre 2009 à juin 2010, avec 80% de réduction des abondances en juin 2010. En 2010, cet effet a été retardé, les populations ont diminué durant l'hiver suivant le labour, avec 60% de réduction en janvier 2011. Concernant *A. rosea*, les différences entre les traitements avec et sans labour ont été moins marquées que pour *A. caliginosa*. Nos résultats confirment que les espèces endogées peuvent s'adapter à la perturbation créée par le labour. Nos observations suggèrent qu'*A. caliginosa* est plus sensible au labour que ce qui est habituellement suggéré dans la littérature. Ces résultats préliminaires ont été obtenus dans des conditions climatiques favorables. Ils pourraient aider à définir un planning des interventions de travail du sol optimisé pour la conservation des lombriciens.

Short-term effects of ploughing on the abundance and dynamics of two endogeic earthworm species in organic cropping systems in northern France.

De Oliveira T.^{a*}, Bertrand M.^a, Roger-Estrade J.^{a,b}

^a. UMR 211 INRA/AgroParisTech, F-78850 Thiverval-Grignon, France.

^b. AgroParisTech, Centre de Grignon, F-78850 Thiverval-Grignon, France.

Abstract

An understanding of the effects of ploughing on earthworm dynamics is required for the design of organic cropping systems maximising the beneficial effects of earthworms. Earthworms are often reported to be disturbed by ploughing, which is frequently used for weed control in organic farming. In this preliminary study, we investigated the effect of ploughing on the dynamics of two common endogeic species: *Aporrectodea caliginosa* and *Aporrectodea rosea*, to test the assumption that the sensitivity to ploughing is species dependant. Two field trials were set up in October 2009 and November 2010, at two locations on a haplic luvisol, located in northern France. For comparison, part of each field was left unploughed, with the rest being ploughed. Earthworms were sampled at ten dates between October 2009 and July 2010 at Vi and six dates between November 2010 and March 2011 at Fa. Seven species were found in these two fields, with more than 88% of the earthworms belonging to two endogeic species, *A. caliginosa* and *A. rosea*. Ploughing had contrasting effects on the two species. *A. caliginosa* was more sensitive than *A. rosea* to tillage. In the unploughed part of the field, in 2009, the population remained small (less than 100 individuals m⁻²) and it was assumed that the two species were in competition for food. In 2010, the carrying capacity was higher, and *A. caliginosa* abundance reached 300 individuals m⁻², whereas the abundance of *A. rosea* remained below 90 individuals m⁻². In 2009, the effect of ploughing on *A. caliginosa* was immediate and persisted throughout the experiment, from October 2009 to June 2010, with an 80% decrease in abundance in June 2010. In 2010, the effect was delayed, but populations decreased during the winter following ploughing, with a 60% decrease in January 2011. Concerning *A. rosea*, the differences between the ploughed and the unploughed treatments were lower than for *A. caliginosa*. Our results confirm that endogeic earthworms may adapt themselves to the disturbance caused by tillage. Our observations suggest that *A. caliginosa* is more sensitive to ploughing than previously reported. These preliminary findings were obtained under favourable climatic conditions. They may help to define the optimal scheduling of tillage for earthworm conservation.

1. Introduction

Earthworms have long been known to have positive effects on plant growth, through their effects on soil properties (porosity, SOM cycle) or through direct effect on plants. For example, they have been shown to attenuate the negative effects of some plant pathogens (Brown *et al.*, 1999 ; Scheu., 2003). In conventional agriculture, chemicals replace earthworms for some of these beneficial effects. Crops are supplied with mineral fertilisers, compensating for the export of mineral nutrients in a context of low soil organic matter (SOM) content, and pesticides are used to control soil-borne diseases or parasites (e.g. nematodes, Tabarant *et al.*, 2011).

The use of such practices is not authorised in organic farming (OF). A promising alternative approach is based on the design of cropping systems maximising the beneficial effects of earthworms on the soil and crop growth, to sustain the productivity of OF. This approach requires an understanding of the effects of cultivation practices on earthworm dynamics. Soil tillage has been identified as one of the most disturbing and damaging cultivation practice for earthworms.

A clear effect of ploughing has been demonstrated for anecic and epigeic worms (Ernst and Emmerling, 2009), as these two groups require the presence of litter on soil surface (they live in or feed on this litter) and cannot tolerate regular disturbance of their habitat. The endogeic species living in superficial soil layers (the top 30 cm of soil) seem to be less sensitive to soil inversion, although conflicting results have been obtained on this point. Ploughing was found to decrease the abundance of endogeic worms in the study by Berner *et al.* (2008). These authors compared ploughing with various reduced tillage systems and found that the numbers of adult endogeic worms were 70% greater for the reduced tillage systems. However, the total biomass of the endogeic adult worms in the reduced tillage systems was divided by two in the ploughed system, and individual biomass under reduced tillage was only one third that under ploughing. The authors argued that food conditions were more favourable for endogeic worms in the ploughed plot than in plots subjected to reduced tillage.

Ploughing has been reported to have no effect on *A. caliginosa* populations (Rosas-Medina *et al.*, 2010). These authors found no difference between deep ploughing (with a disc plough) and shallow tillage (with tines). Moreover, highlighting the seasonal behaviour of *A. caliginosa*, they suggested that future studies should focus on the population dynamics of this species. Chan (2001), in a review of publications comparing the effect on earthworm communities of conventional tillage systems involving ploughing with that of no tillage systems, suggested that endogeic earthworms might

benefit from the absence of anecic worms in ploughed fields. Similarly, Ernst and Emmeling (2009) compared five tillage systems in a 10-year field trial and found that endogeic worms did better in ploughed fields than in fields managed by reduced tillage practices. They attributed this effect to changes in the vertical distribution of SOM in the reduced tillage treatments.

Böstrom (1995) found that there were five times as many large adults of *A. caliginosa* in the ploughed treatment one year after ploughing than in the undisturbed ley. This author suggested that endogeic populations recovered after deep ploughing because they faced less competition due to the disappearance of the anecic worms, and therefore displayed greater fitness in the ploughed fields. In this case, the effect of ploughing was observed several months after the tillage operation.

Most papers on soil tillage, particularly those on ploughing, are based on trials comparing populations in different agricultural systems at a given time point in the year (Eriksen-Hamel *et al.*, 2009 ; Metzke *et al.*, 2007 ; Riley *et al.*, 2008). However, the earthworm abundance may change rapidly and strongly in response to environmental conditions (temperature, soil water content, fresh organic matter content). The earthworm abundance observed at a particular moment in time is therefore not necessarily a good indicator of the real size of the population in the field concerned. The date of observation is often crucial. In addition, the effect of tillage is not necessarily immediate, and observations made shortly after the passage of the cultivation tool may miss effects that develop later (e.g. soil tillage depriving earthworms of food by burying residues, De Oliveira *et al.*, 2010).

In this preliminary study, our three main objectives were:

- to study short-term effects of deep ploughing on earthworm dynamics. We made the assumption that the effect of ploughing cannot be assessed only immediately after this operation. It is necessary to study population dynamics during the following months.
- to be close to the agricultural conditions. Therefore we chose to perform this experiment on two organic farmer's field.
- to test the assumption that the sensivity to ploughing is species dependant. We focused on two endogeic species, frequently present in tilled field whose sensivity to deep ploughing is, as mentioned above, debated in literature. We assumed that *A. caliginosa* is more tolerant to tillage than *A. rosea*.

Table 3.1

Mean characteristics of the 0-30 cm layer of soil from the Villarceaux (Vil) site in 2009 and the Favrieux (Fa) site in 2010. Analysis carried out before the start of the experiment, in July 2009.

Sites	Vil 2009	Fa 2010
pH	8.1	7.5
bulk density (g cm ⁻³)	1.4	1.3
granulometry (g Kg ⁻¹)	clay (< 2 µm)	19.1
	silt (2 – 50 µm)	72.2
	sand (50 – 2000 µm)	8.7
N total (g kg ⁻¹)	0.9	1.1
C/N (g kg ⁻¹)	10.1	10.1
OM (g kg ⁻¹)	16	20

Table 3.2

Crop management at Villarceaux (Vil) and Favrieux (Fa).

Sites	Crop rotation	Organic amendments	Cover crop	Harvest	Residues	Ploughing	Sowing
Vil	Wheat (2006/2007)	none	none	Wheat	Wheat straw	Part of the field	Barley sown on October 13 th 2009 (~120 k ha ⁻¹)
	Lentils (2007/2008)			harvested in August 2009	chopped and buried with a chisel plough	ploughed on October 13 th 2009	
	Wheat (2008/2009)			(~4 t ha ⁻¹)	on October 13 th 2009	Working depth 28 cm	
Fa	Pea (2007/2008)	Autumn 2009: 10 to 12 t ha ⁻¹ of	Mixture of oat/pea	Maize	Maize residues chopped on November 22 nd 2010	Part of the field ploughed on November 22 nd 2010	Pea/Triticale sown on November 24 th 2010 (50 kg ha ⁻¹ of triticale and 100 kg ha ⁻¹ of pea)
	Wheat (2008/2009)	green compost April 2010:	buried by ploughing in	on November		November	Working depth 28 cm
	Maize (2010)	4.5 t ha ⁻¹ of poultry manure	february 2010 before maize	10 th 2010 (7,2 t ha ⁻¹)		22 nd 2010	

2. Materials and Methods

2.1. Location and site characteristics

Experiments were carried out in two years (October 2009 to July 2010 – 10 months and November 2010 to March 2011 – 5 months), at two different sites — Vil and Fa — located 55 and 20 km west of Paris, respectively. Vil, located at Villarceaux (F-95710 ; N 49° 7' 19" ; E 1° 41' 39" ; altitude of 130 m) was studied in 2009 to 2010. Fa, located at Favrieux (F-78980 ; N 48° 55' 16" ; E 1° 34' 39" ; altitude of 130 m) was studied in 2010 to 2011. Both sites converted to organic farming in 2003. At both sites, the soil was a haplic luvisol (IUSS Working Group WRB. 2007), with a ploughed horizon displaying a loamy-clay texture. Subsoil is composed of a thick (more than 2 m) clay-loam horizon, well drained and aerated. Both fields were drained, no dysfunction was observed during the time of the whole experiment. The carbon and nitrogen contents, pH, organic matter content, bulk density and granulometry of the surface horizons of these two soils are presented in Table 3.1.

2.2. Crop management and field trials

The main crop management features of the two fields are presented in Table 3.2. The rotation was characterised by a high proportion of cereals and legume crops and both fields had been ploughed annually since their conversion to organic farming in 2003. Weeds were controlled by two to three tillage operations per year at each site at a working depth of 2 cm with a hoe. Conversely, there were major differences in organic matter supply between the two sites. At Vil, there had been no organic matter amendment since 2006, whereas, at Fa, poultry manure (4.5 t ha⁻¹) was applied in April 2010 (seven months before the beginning of the observations) and a cover crop (oat/pea bicropping) was installed between the wheat (*Triticum aestivum*, L.) and maize (*Zea mays*, L.) crops. Since the organic farming conversion in 2003, at Vil, the field received organic matter amendment only once. In 2006, 12 t ha⁻¹ of a blend of cattle and ovine manure was supplied. At Fa, since 2003, the fields received each year poultry manure and green compost at a proportion of 5 to 12 t ha⁻¹ of green compost and 3 to 5 t ha⁻¹ of poultry manure. At both sites, crop residues, wheat at Vil and maize at Fa, were chopped and buried. Both sites were ploughed each year since 2003. Crop rotation at Vil since 2003 to 2009 was a meadow until 2006, then wheat-lentils-wheat. At Fa, the crop rotation since 2003 to 2010 was vicia faba-wheat-maize-pea-wheat-vicia faba-wheat-maize.

Table 3.3

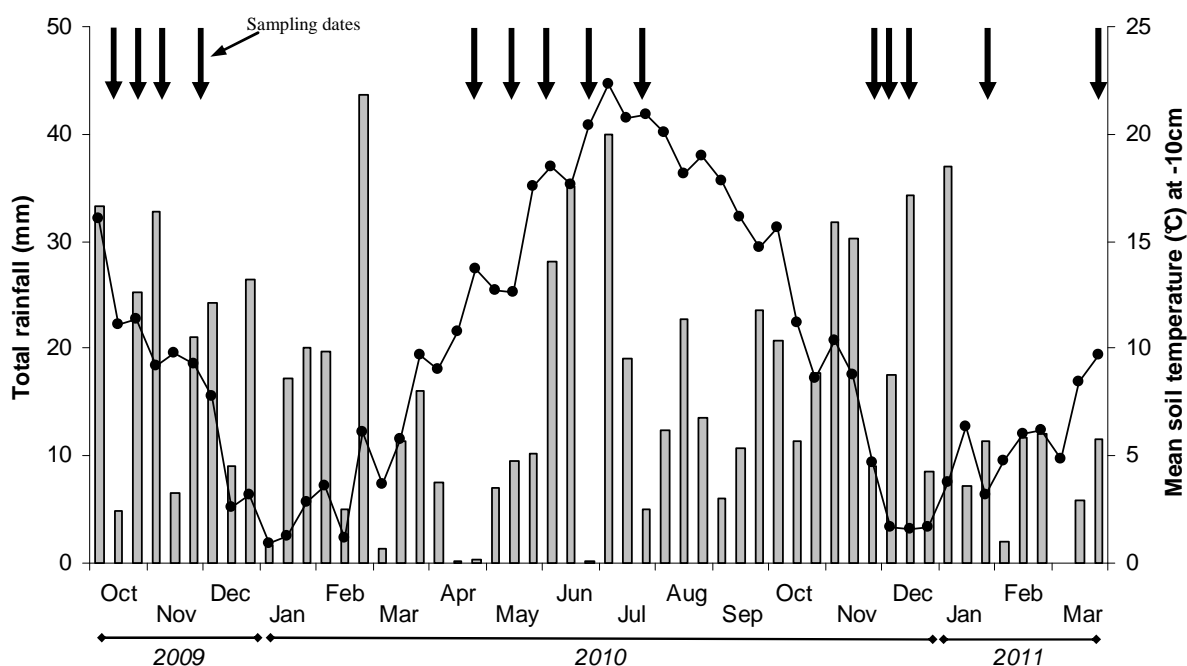
Soil water content (gravimetric method ; expressed as g g^{-1}) for each sampling date, at Villarceaux and Favrieux. The sampling depth was under the 30 first centimetres of soil surface. At Villarceaux, the gravimetric water content at the wilting point (1.500 kPa) corresponds to 0.14 g g^{-1} and to 0.24 g g^{-1} at the field capacity (10 kPa). At Favrieux, the gravimetric water content was 0.15 and 0.26 g g^{-1} respectively at wilting point and at field capacity.

Soil water content at Villarceaux (n=8)					
2009	12/10	15/10	27/10	17/11	07/12
w (g g^{-1}) \pm se*	20.1 ± 0.4	19.9 ± 0.2	23.4 ± 0.1	24.1 ± 0.1	25.9 ± 0.2

2010	27/04	17/05	08/06	26/06	22/07
w (g g^{-1}) \pm se*	17.7 ± 0.2	16.5 ± 0.3	17.0 ± 0.3	16.3 ± 0.2	17.4 ± 0.4
Soil water content at Favrieux (n=8)					
2010	22/11	26/11	06/12	13/12	
w (g g^{-1}) \pm se*	24.8 ± 0.2	24.7 ± 0.3	26.7 ± 0.3	25.4 ± 0.4	

*se are standard errors

^a For this date the number of repetitions was n=4

**Figure 3.1**

Total decadal rainfall and mean temperature of the soil at a depth of 10 cm. Rainfall was measured at the meteorological station at Magnanville (F-78200). Temperatures were measured at the meteorological station at Thiverval-Grignon (F-78850). Vertical arrows are point at the sampling dates.

Experiments were set up in the autumn of 2009 at Villarceaux, after the 2008 to 2009 winter wheat crop, and at Favrieux in the autumn of 2010, after the maize harvest. Each plot was divided into two, with one part remaining unploughed (UP) and the other ploughed (P). At Vil the whole field was 130 x 880 m, and the UP area was 8,000 m². At Fa the whole field was 210 x 215 m and the UP area was 5,000 m². In 2009, ploughing took place on October 13th, after chisel-ploughing of the whole field (10 cm depth). In 2010, the soil was ploughed on November 23rd, without a chisel running. In 2009, we used a four-body mouldboard plough (working width 14 inches, working depth 28 cm). In 2010, we used a five-body mouldboard plough (working width 16 inches, working depth 28 cm). No gulls followed the plough in either of the two years. Barley was sown at Vil on October 13th, with a combined rotary harrow/drill (working depth 7 cm). At Fa, the plot was bicropped with a mixture of pea and triticale sown on November 24th, with the same equipment.

2.3. Earthworm sampling

We defined the date of ploughing as “d”. We sampled earthworms simultaneously from both parts of each field one day before ploughing (d-1) and then on d+2, d+14, d+35, d+56, d+79, d+99, d+121, d+139 and d+165 for Vil and on d+2, d+19, d+68 and d+112 for Fa.

An expellant, an organic mustard solution obtained by diluting of store-brand organic mustard (Bonneterre, 94538 Rungis, France) in water to a concentration of 50 g L⁻¹, was used for earthworm sampling. This solution was prepared as described by Pelosi *et al.* (2009a). Sampling was performed with a 40 cm x 40 cm metal frame and soil was sampled to a depth of 30 cm. Thus, the sample analysed corresponded to a volume of 0.048 m³ of soil and a surface area of 0.16 m². The metal frame was driven into the ground to a depth of 1 cm, to prevent the expellant solution dispersing outside the sampling area. We applied 3 l of expellant solution twice, at 10 min intervals. Emerging earthworms were collected when they appeared at the soil surface, up to 20 min after the application of the second volume of expellant. The block of soil under the 40 cm x 40 cm area sampled was then excavated and the earthworms were immediately sorted by hand. Earthworms were preserved in 4% formaldehyde solution. In order to prevent bias due to the migration of individuals, a distance of 12.5 m was kept: (1) between the ploughed and the unploughed treatments and (2) between the sample area and field margins. Moreover, the spatial variability in earthworm abundance within a tilled field as been outlined by several authors (e. g. Barot *et al.*, 2007). In order to prevent a bias induced by patchy distribution of populations, the samples, at a given date, were randomly located in the field, with a minimum of 5m kept between adjacent samples. Lastly between

the location of the samples collected at two different sampling dates, a minimum distance of 12.5 m was kept.

2.4. Laboratory analyses

Earthworms were weighed, counted and identified at the laboratory. Earthworm species were identified as described by Bouché (1972). They were also classified into three age classes: juveniles (Juv), subadults (SA) and adults (A), based on clitellum development (Pelosi *et al.*, 2009a). However, earthworms can lose their clitellum in natural conditions and regress from the adult to the subadults age class. We therefore considered subadults and adults together in the data analysis.

Soil water content was measured by the gravimetric method. At a given site, the soil water content was similar for both treatments at each sampling date. However, there was a difference between sites (Table 3.3), with a higher mean soil water content at Fa ($25.1 \pm 1.2 \text{ g g}^{-1}$) than at Vil ($19.8 \pm 3.5 \text{ g g}^{-1}$). At Vil, the gravimetric water content at the wilting point (1.500 kPa) corresponded to 0.14 g g^{-1} and to 0.24 g g^{-1} at the field capacity (10 kPa). At Fa, the gravimetric water content was 0.15 and 0.26 g g^{-1} respectively at wilting point and at field capacity. Soil water content remained constant throughout the experiment at Fa. At Vil, the soil was dry in spring 2010 (soil water content of $17 \pm 0.6 \text{ g g}^{-1}$, Table 3.3).

2.5. Climate

Climatic data were collected at Thiverval-Grignon (F-78850) meteorological station for soil temperature and at Magnanville (F-78200) meteorological station for rainfall (Fig 3.1 and Table 3.4). Concerning rainfall monthly data were close to the average value excepted in April and May 2010, very dry ; June 2010, very rainy, and March 2011, very dry. Concerning soil temperatures, data from Table 3.4 show that they were close to the 1989-2008 average except in January-Mars 2010 which were cold.

2.6. Statistical analysis

For each species *A. caliginosa* and *A. rosea*, we assessed the effect of ploughing by comparing the mean abundances of the worm species between the ploughed and unploughed parts of each field, at Vil and Fa and on each sampling date. We tested the normality following the Shapiro test. As

Table 3.5

Abundances and species diversity of earthworm communities at Villarceaux and Favrieux, for the unploughed and ploughed treatments.

location	days to ploughing	date	endogeic												aneic				epigeic		% of endogeics		
			<i>A. caliginosa</i>			<i>A. rosea</i>			<i>A. chlorotica</i>			<i>A. icterica</i>		<i>L. terrestris</i>		<i>A. longa</i>		<i>L. castaneus</i>					
			Juv	se	SA+A	se	Juv	se	SA+A	se	Juv	se	SA+A	se	Juv	SA+A	Juv	SA+A	Juv	SA+A			
Villarceaux unploughed 2009	d-1	12/10/2009	48	(13)	38	(8)	14	(7)	8	(2)	0	0	0	0	4	1	0	1	0	0	95		
	d+2	15/10/2009	30	(8)	34	(5)	21	(9)	3	(1)	0	0	0	0	6	2	0	0	0	0	92		
	d+14	27/10/2009	35	(11)	23	(8)	33	(9)	4	(1)	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	92		
	d+35	17/11/2009	24	(7)	34	(8)	78	(10)	7	(2)	0	0	0	0	13	1	0	1	0	0	91		
	d+56	08/12/2009	49	(14)	28	(4)	30	(7)	4	(2)	0	0	0	0	9	3	0	0	0	0	90		
	d+79	27/04/2010	74	(11)	14	(7)	4	(4)	1	(1)	0	0	0	0	0	0	0	3	10	0	88		
	d+99	17/05/2010	63	(25)	9	(3)	47	(27)	9	(2)	0	0	0	0	5	0	0	0	1	0	95		
	d+121	08/06/2010	112	(23)	16	(5)	24	(10)	11	(4)	0	1	0	0	6	1	0	0	0	0	96		
	d+139	26/06/2010	65	(7)	11	(4)	5	(3)	4	(3)	0	1	0	0	4	0	0	0	0	0	96		
d+165	22/07/2010	22	(6)	10	(4)	20	(6)	3	(2)	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	96			
Favrieux unploughed 2010	d-1	22/11/2010	76	(14)	66	(22)	19	(11)	8	(1)	8	(2)	18	(7)	1	0	1	1	0	0	3	0	98
	d+2	26/11/2010	107	(42)	49	(6)	39	(17)	16	(5)	10	(2)	23	(6)	0	0	3	3	0	0	0	0	98
	d+12	06/12/2010	136	(32)	39	(9)	56	(22)	11	(5)	36	(11)	41	(14)	0	0	3	0	0	0	3	0	98
	d+19	13/12/2010	263	(45)	38	(8)	74	(17)	15	(5)	46	(14)	35	(5)	0	0	1	0	0	0	4	0	99
	d+68	31/01/2011	252	(31)	55	(8)	31	(12)	8	(5)	26	(6)	19	(7)	0	0	0	1	0	0	1	1	99
	d+112	14/03/2011	152	(26)	34	(7)	40	(24)	11	(5)	51	(6)	20	(2)	0	0	3	0	0	0	3	0	98
Villarceaux ploughed 2009	d-1	12/10/2009	23	(10)	22	(5)	24	(10)	7	(2)	0	0	0	0	4	0	3	1	0	0	0	92	
	d+2	15/10/2009	17	(9)	36	(7)	18	(12)	3	(1)	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	98	
	d+14	27/10/2009	17	(5)	24	(5)	74	(14)	5	(2)	0	0	0	0	5	0	0	0	0	1	0	96	
	d+35	17/11/2009	15	(6)	19	(5)	51	(6)	11	(4)	0	0	0	0	6	0	1	0	0	0	0	93	
	d+56	08/12/2009	6	(2)	11	(3)	22	(6)	3	(2)	0	0	0	0	4	0	1	1	0	0	0	88	
	d+79	27/04/2010	39	(16)	14	(6)	7	(4)	3	(2)	0	0	0	0	0	0	0	5	0	4	0	88	
	d+99	17/05/2010	11	(5)	19	(5)	21	(7)	9	(3)	0	0	0	0	6	1	0	0	0	0	0	89	
	d+121	08/06/2010	18	(8)	4	(2)	45	(8)	1	(1)	0	0	0	0	4	1	0	1	0	0	0	92	
	d+139	26/06/2010	37	(10)	9	(4)	14	(7)	8	(3)	1	0	0	0	5	1	0	0	0	0	0	92	
d+165	22/07/2010	30	(11)	4	(2)	6	(5)	4	(3)	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	97		
Favrieux ploughed 2010	d-1	22/11/2010	107	(34)	63	(13)	12	(10)	15	(5)	0	0	0	0	4	3	0	0	0	3	1	97	
	d+2	26/11/2010	90	(26)	38	(13)	6	(3)	6	(3)	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	96	
	d+12	06/12/2010	108	(29)	39	(9)	3	(3)	3	(3)	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	98	
	d+19	13/12/2010	214	(76)	74	(18)	55	(27)	6	(5)	1	0	0	0	3	1	0	0	0	1	0	99	
	d+68	31/01/2011	101	(19)	16	(3)	20	(15)	1	(1)	1	5	0	0	3	0	0	0	0	0	0	98	
	d+112	14/03/2011	96	(17)	28	(7)	14	(8)	1	(1)	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	98	

Juveniles are indicated by "Juv".

Subadults and adults are pooled together and indicated by "SA+A".

Time from the ploughing intervention was indicated by day (d) "+" or "-" the corresponding number of days.

The percentages of endogeic worms are expressed with respect to total species abundances for each sampling date.

"se" is the standard error of the mean.

results of the test did not confirm the normality of our data, we carried out non-parametric Wilcoxon rank-sum tests. All statistical analyses were performed with R (version 2.8.0, R Development Core Team 2008).

3. Results

3.1. Species diversity

Six species were found in the unploughed treatment at Vil (VilUP) in 2009, and six in the unploughed treatment at Fa (FaUP) in 2010. Five of these species were present at both sites (Table 3.5). Endogeic earthworms predominated, accounting for 88 to 96% of all the worms present in the VilUP plot and more than 98% of those present in the FaUP plot. Two species of this ecological group predominated in the VilUP plot: *A. caliginosa* and *A. rosea*. By contrast, three species from this group predominated in the FaUP plot: *A. caliginosa*, *A. rosea* and *A. chlorotica*. The other two ecological groups of earthworms, anecic and epigeic worms, were poorly represented (less than 12% of the worms sampled, regardless of the sampling date). In the VilUP plot, the endogeic species *A. icterica* and *A. chlorotica* were present in negligible numbers (less than 1%). In the FaUP plot, *A. icterica* was detected in negligible amounts, but the abundance of *A. chlorotica* was similar to that of *A. rosea*, corresponding to 11 to 24% of the total earthworm community.

Consequently, we did not consider epigeic and anecic earthworms in our analysis of the effect of ploughing. We did not consider *A. chlorotica* in the analysis, as this species was not present in the ploughed part of the field at Fa at the start of the experiment (d-1). The effect of ploughing was then studied only for the endogeic species *A. rosea* and *A. caliginosa*, at both sites.

3.2. Earthworm abundance and dynamics in the unploughed treatments

In the VilUP plot, *A. caliginosa* and *A. rosea* populations followed contrasting patterns in the autumn (Fig. 3.2A). When the population of *A. caliginosa* decreased, that of *A. rosea* increased or remained stable. The converse was observed at the end of the autumn. *A. rosea* levels remained low throughout the spring. *A. caliginosa* levels were higher, but decreased at the end of the experiment, when the abundances of both species were very low.

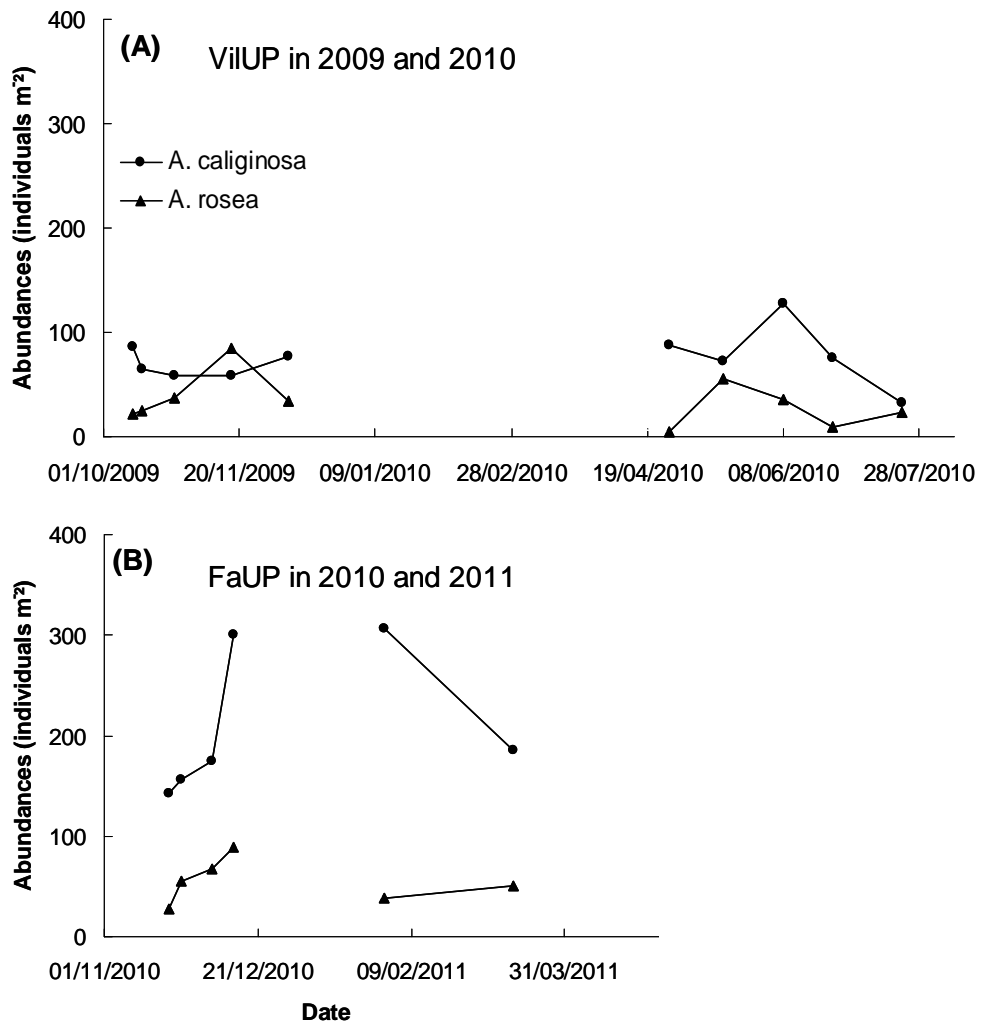


Figure 3.2

Total abundances of the earthworms *A. caliginosa* and *A. rosea* per m² over time at Vil (A) and Fa (B), for the unploughed treatment.

In the FaUP plot (Fig. 3.2B), *A. caliginosa* levels were much higher (up to 307 individuals m⁻²) than observed for the VilUP plot. The *A. rosea* population was characterised by an increase of abundance until the end of the autumn (fourth sampling date), both populations remaining stable after this date. The *A. caliginosa* population also increased in size during the autumn (between the first and fourth sampling dates). The population remained stable during the winter but decreased in February. This decrease in the population was sharp and led to abundances reaching their initial levels by the end of the experiment.

We also considered the distribution of the various development stages (Fig. 3.3). Juveniles predominated at both sites, regardless of the species considered. Unlike the abundance of juveniles, which changed over time during the course of the experiment, the abundance of adults and subadults tended to remain stable (and low).

3.3. Effect of ploughing on earthworm abundance and dynamics at the two sites

At Vil, the population of *A. caliginosa* was small at the beginning of the experiment and decreased a few days after the passage of the plough (Fig. 3.4A). The earthworms had almost disappeared before the beginning of the winter in the ploughed treatment. The following spring, the earthworm population remained stable and low until the end of the experiment, whereas it had collapsed by the last two dates of observation for the unploughed treatment. Thus, at the end of the experiment, earthworm abundances in both parts of the field (VilP and VilUP), reached similar very low levels (32 ±8 individuals m⁻² for VilUP and 34 ±11 individuals m⁻² for FaUP).

At Fa, where the population was larger than at Vil at the beginning of the experiment, the detrimental effect of ploughing was not observed immediately (Fig. 3.4C). At the beginning of the experiment, population levels did not differ significantly between the two parts of the field. The *A. caliginosa* population collapsed in the ploughed treatment between December 13th 2010 and the March 14th 2011, as shown by observations on the fourth date, but remained large in the unploughed part of the field until the fifth date of observation, decreasing thereafter. Thus, at the end of the experiment, population levels were similar in the two parts of the field, although there were slightly more earthworms in the unploughed plot. The decrease in *A. caliginosa* abundance observed at FaP at the end of the experiment concerned juveniles, adults and subadults (data not shown).

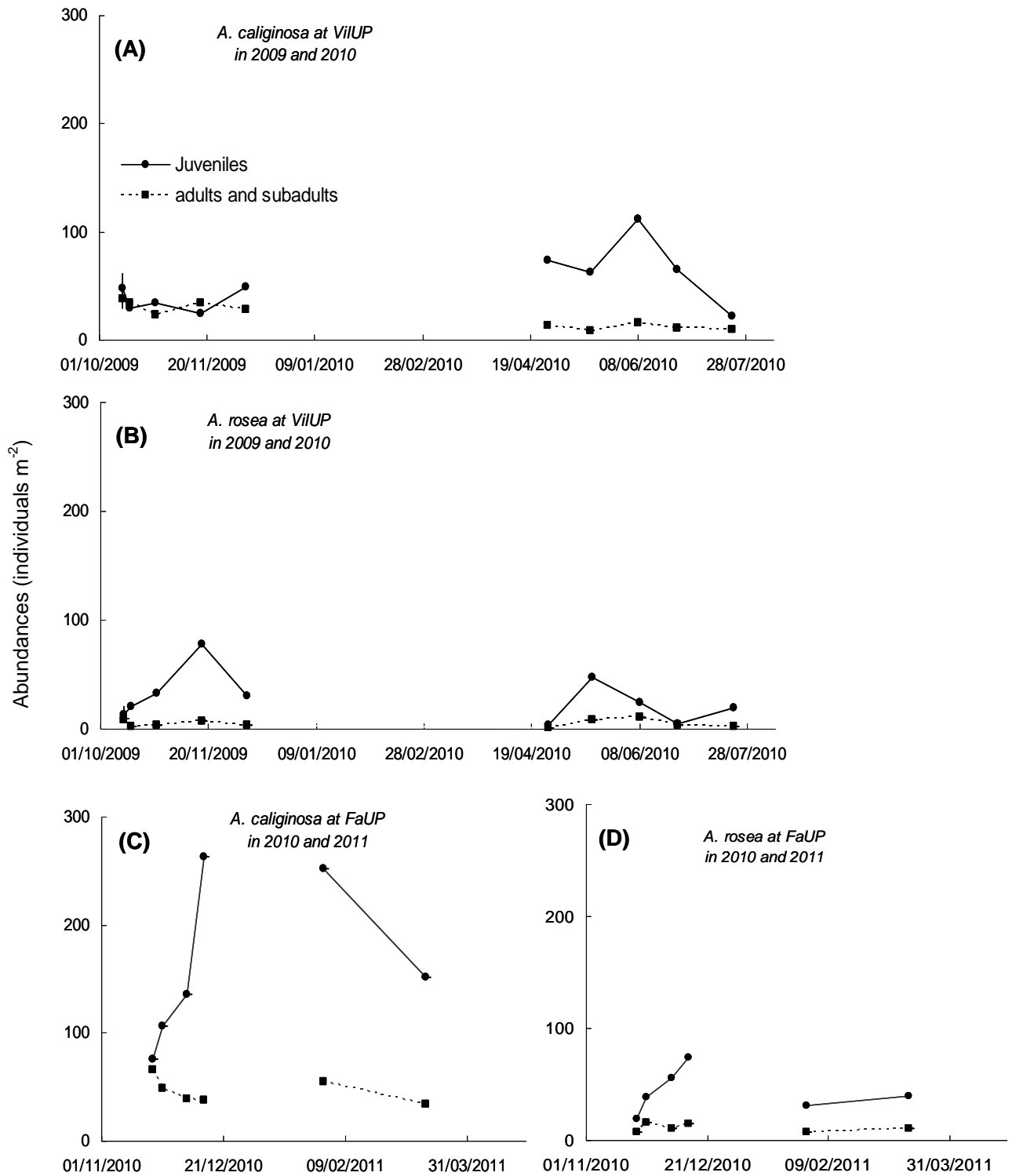


Figure 3 3

Total abundances of the earthworms *A. caliginosa* (A and C) and *A. rosea* (B and D) per m² over time at Vil (A and B) and Fa (C and D), for the unploughed treatment.

The dynamics of *A. rosea* populations was not affected in the same way by ploughing as that of *A. caliginosa* populations (Fig. 3.4B and 3.4D).

At Vil, ploughing had no detrimental effect on the abundance of *A. rosea*. and did not prevent the increase of abundance like in the unploughed treatment. Just after the passage of the plough, between the second and the third observation dates, *A. rosea* population increased. However, with the exception of this slight increase, similar general population dynamics were observed for the ploughed and unploughed parts of the field.

At Fa, ploughing had an immediate detrimental effect on *A. rosea*. However, unlike *A. caliginosa*, the population recovered quickly, with similar population dynamics in both parts of the field after the third observation date.

4. Discussion

4.1. Species diversity

The species diversity observed in our experiment is consistent with the observations of Peigné *et al.* (2009), who found seven species at each of their differently tilled organic farming sites, and those of Binet *et al.* (1997) for conventional arable systems in western France

In this experiment, the earthworm community was dominated by the endogeic group. These findings are consistent with those of most other studies on the effect of ploughing (e. g. Chan, 2001 ; Riley *et al.*, 2008 ; Peigné *et al.*, 2009 ; Pelosi *et al.*, 2009b). They can be accounted for by the high sensitivity of anecic worms to environmental disturbance and the burying of crop residues by ploughing. Wyss and Glasstetter (1992) showed that endogeic worms are less affected by ploughing due to their small size and more sedentary lifestyle.

We found three main species, *A. caliginosa*, *A. rosea* and *A. chorotica* (at Fa), the first of which was more abundant than the other two. The predominance of *A. caliginosa* in cultivated fields has been reported in several studies (Gerard and Hay, 1979 ; Edwards, 1983 ; Boström, 1995 ; Riley *et al.* 2008 ; Capowiez *et al.*, 2009), particularly in organic farming systems (Peigné *et al.*, 2009). Indeed, *A. caliginosa* has been described as a species with a low sensitivity to the environmental disturbances caused by ploughing (Rosas-Medina *et al.*, 2010). Ivask *et al.* (2007) recognized both *A. caliginosa* and *A. rosea* as tolerant to the disturbance caused by intensive tillage.

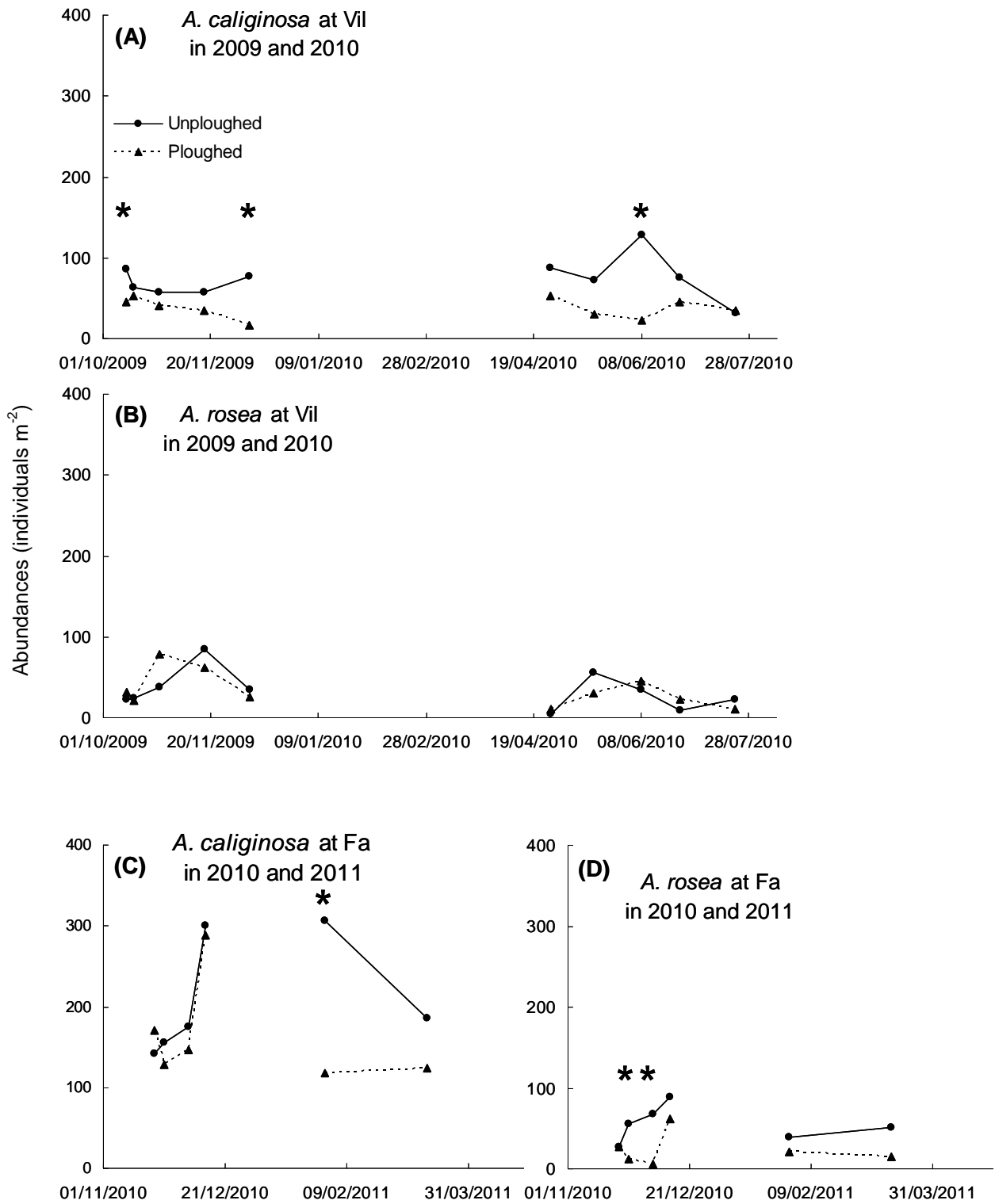


Figure 3.4

Total abundances of the earthworms *A. caliginosa* (A and C) and *A. rosea* (B and D) per m² over time at Vil and Fa, for the unploughed and ploughed treatments.

Peigné *et al.* (2009) detected *A. caliginosa*, *A. rosea* and *A. chlorotica*. Capowiez *et al.*, (2009) showed that, in a conventional tillage system, the endogeic species *A. caliginosa* and *A. rosea* predominated, with, as in our fields, more *A. caliginosa* than *A. rosea*. Moreover, in the classification of common lumbricidae in the cultivated soils of Britain by Edwards (1983), *A. caliginosa* was classified as "dominant" whereas *A. rosea* was described only as "common". *A. caliginosa* and *A. rosea* are both endogeic earthworms and they share the same habitat. They therefore compete for the same trophic resources. Gerard and Hay (1979) explained the dominance of *A. caliginosa* over *A. rosea* through competition for food (both species feeding on decomposed organic matter). As in our study, Smith *et al.* (2008) found that juveniles of endogeic worms of the genus *Aporrectodea* dominated the earthworm community in intensively managed systems.

4.2. Earthworm abundance and dynamics in the unploughed treatments

Earthworm abundance in the VilUP plot (52 to 172 individuals m⁻²) may be considered normal. Metzke *et al.* (2007) found 0 to 84 earthworms m⁻² in ploughed organic systems in similar soil types and Pfiffner and Luka (2007) found an average of 210 earthworm individuals per m² in organic cereal fields. By contrast, the abundance in the FaUP plot (201 to 476 individuals per m²) may be considered very high for organic arable fields. The difference in abundance between the two sites may reflect significant differences in carbon resources between Fa and Vil. In our experiment, carbon resources were low at Vil in 2009: the soil had not received any exogenous organic matter since 2006. Soil organic matter content was 16 g kg⁻¹ at Vil, versus 20 g kg⁻¹ at Fa. This low soil organic matter content reflects the low levels of organic amendment in the cropping system at Vil. Organic matter amendment levels were higher at Fa: the preceding crop was maize, which produces large amounts of residues, and a cover crop was grown immediately before this maize crop. Rosas-Medina *et al.* (2010) reported an increase in the abundance of juveniles of *A. caliginosa* from 0 to 135 individuals m⁻² between emergence and maize harvest in a field cropped for four successive years with maize. They attributed this recovery to the abundance of food available in fields under maize (2 to 5 t ha⁻¹ of maize residue returned to the soil each year) and to the high soil water content in autumn. The large increase in the *A. caliginosa* juvenile population at the Fa site after maize harvest in our study is consistent with these results.

Furthermore, in our study, the decreases and increases in earthworm abundance, whatever the species, were not correlated with soil temperature or precipitation.

Concerning soil water content, at Fa it remained close to field capacity during the whole experiment. At Vil the soil water content also remained close to field capacity during winter ; the soil

was drier between April and July, but was markedly above wilting point (Table 3.3). Therefore water content was not low enough to induce earthworm mortality or quiescence. Gerard (1967) tested the effect of soil water condition on earthworm activity in the field and found that they were still active until water potential reach 300 kPa.

Concerning soil temperatures, they remained between 2 and 22 °C during the whole experiment, at Fa as well as at Vil. The low temperatures during winter were not low enough to induce mortality or quiescence. In 2007, Holmstrup and Overgaard found that 100% of *A. caliginosa* individuals survived after four weeks of exposure to temperatures of -1 °C. However, survival rates fell to 86% and 46% at -2 °C and -5 °C, respectively. The highest temperatures recorded at Vil between April and July 2010 were not detrimental to *A. caliginosa*. Indeed, Nair and Premkumar (2007) found that the optimum temperature for cocoon production by *A. caliginosa* was 15 to 22 °C. We did not find in the literature the corresponding data for *A. rosea*.

4.3. Effect of ploughing on earthworm abundance and dynamics

Species diversity was not affected by ploughing. This is not surprising given that these fields have been ploughed annually for years. We were therefore studying an earthworm community adapted to the conditions of a tilled field.

The effects of ploughing differed between sites and species. *A. caliginosa* appeared to be more sensitive to ploughing than *A. rosea*. This result contrasts with the data of Boström (1995), who found more *A. caliginosa* in her ploughed treatment. However, this author studied the effect of ploughing an undisturbed ley, with an earthworm community dominated by anecic worms. In this case, ploughing favoured *A. caliginosa* because it led to the disappearance of the anecic worms. This type of competition between *L. terrestris* and *A. caliginosa* has been reported by Eriksen-Hamel and Whalen (2007). Our study sites were different, in that regular ploughing had almost eliminated anecic worms from the community before the experiment.

At Vil, where carbon resources were low, ploughing had an immediate and severe effect. We assume that ploughing did not improve food supply conditions for *A. caliginosa* because there were very few residues to bury. We also assume that there was competition for food resources between *A. caliginosa* and *A. rosea*. By contrast, at Fa, the plough buried large amounts of residues, favouring *A. caliginosa* in the short term. However, the population of the ploughed part of the field collapsed before that of the unploughed part of the field. These finding conflicts with previous reports

concerning the effects of ploughing (Chan, 2001): at Fa, *A. caliginosa* did not benefit from the burying of the residues by the plough.

A. rosea was less affected by ploughing than *A. caliginosa*. At Vil, the beneficial effect of ploughing observed shortly after the operation can be attributed to an increase in the food supply, as suggested by Ernst and Emmerling (2009). Our observations suggest that *A. rosea* benefited more than *A. caliginosa* from this situation. Competition between these two species has been reported before, by Gerard and Hay (1979). At Fa, which had greater carbon resources, the opposite was observed: *A. caliginosa* predominated over *A. rosea*, the abundance of which remained low.

However at the end of the experiment (9 and 5 months after ploughing respectively at Vil and Fa) abundances of both species became similar again between ploughed and unploughed treatments. Indeed the effect of ploughing was only perceptible on the short term for these two endogeic species. This observation joins the result of Ernst and Emmerling (2009) for the species *A. caliginosa*. They found in a 10 years study a positive effect of the ploughing. They explained this observation by the existence of a decrease in abundances of *A. caliginosa* just after the tillage treatment followed by a rapid recovery to higher abundances. However, these conclusions were not kept with *A. rosea* which appeared affected by ploughing.

5. Conclusions

Our results showed that endogeic species can be affected by ploughing. *A. caliginosa* appeared to be less tolerant to ploughing than previously reported. We also observed that *A. caliginosa* was more sensitive to ploughing than *A. rosea*. However, taking into account the entire duration of the experiment, our results showed no difference in the final abundance of these two endogeic earthworms between ploughed and unploughed treatments.

Furthermore we attributed the difference in abundance between the two sites to a difference in soil carbon status. Ploughed and unploughed treatments were both tilled for sowing, so that no residues stayed at soil surface in the unploughed part of the experiment. A treatment with strictly no tillage may provide larger differences in earthworm abundance with the conventional tilled treatment. A more detailed analysis of components of the carbon cycle is required for final conclusions on this difference between the two sites. Moreover, during our experiment, no severe drought occurred and temperatures remained clement. It is assumable that our results could be different in rougher climatic conditions.

Nevertheless, this preliminary study highlights the need to consider population dynamics when trying to understand the effect of cultivation techniques on earthworms. Our findings, added with similar results on spring ploughing, could help to define the optimal scheduling of tillage for earthworm conservation.

Acknowledgements

This work was supported by grants from Région Ile-de-France. We thank the farmers, Mr Thierry Legris and Mr Olivier Ranke for their co-operation and assistance. We would also like to thank the technical team of UMR Agronomie INRA Thiverval-Grignon for assistance with laboratory and field work.

Encadré 2 : Principales conclusions de l'expérimentation sur les effets du labour.

- Les dynamiques des populations des deux espèces endogées *A. caliginosa* et *A. rosea* sont différentes, quel que soit le type de travail du sol.
- Ces deux espèces ont des sensibilités contrastées : *A. caliginosa* s'est révélée plus sensible à cette opération culturale qu'*A. rosea*.
- De plus, ces différences de sensibilité des espèces se sont avérées variables en fonction du site et de l'année considérés. En effet, à Fa, *A. rosea* a été immédiatement affectée par le labour tandis que sur l'autre site, à Vil, le labour n'a eu aucun effet sur cette espèce. Pour *A. caliginosa*, c'est le temps de réponse qui a varié entre les deux sites : à Vil, les effets du labour ont été immédiats alors qu'à Fa les effets ont été plus tardifs.
- En non labour comme en labour, à la fin de chacune des périodes d'observation, les abondances moyennes des deux populations considérées sont revenues à leur niveau initial.

Cette étude conduit à deux conclusions majeures concernant l'étude de l'effet du travail du sol sur les lombriciens :

- il est nécessaire de considérer la dynamique de la population pour évaluer les changements apportés par le travail du sol (l'abondance moyenne ne suffit pas) ;
- il est nécessaire de prendre en compte la diversité spécifique, sachant que les espèces, y compris au sein d'un même groupe écologique, ont une sensibilité variable.

CHAPITRE 4

**MODELISATION DE LA DYNAMIQUE DES LOMBRICIENS AU CHAMP :
AMELIORATION DU MODELE WORMDYN ET ADAPTATION AU
GROUPE ECOLOGIQUE DES ENDOGES.**

Comme nous l'avons déjà évoqué dans le chapitre introductif de ce mémoire de thèse, le déroulement du cycle de vie des lombriciens est sous la dépendance d'interactions très complexes entre les facteurs édaphiques, la disponibilité des ressources trophiques, les caractéristiques de la communauté des lombriciens. La modélisation, en rassemblant l'ensemble des connaissances sur les processus impliqués, peut permettre de prendre en compte ces interactions et leurs effets sur la dynamique des populations de vers.

Par ailleurs, les suivis de populations au champ sont coûteux en temps et en moyens logistiques. Il en va de même pour étudier l'impact des effets de toxiques ou de polluants sur les communautés de vers de terre (Bartlett *et al.*, 2010), reprenant l'étude de Steenbergen *et al.* (2005), ont montré que l'association entre expérimentation et modélisation se révélait plus efficace, en termes de prédiction des effets de l'exposition des lombriciens aux métaux lourds, que l'expérimentation seule. Un modèle permettant de reproduire virtuellement les fluctuations d'abondances des lombriciens au cours du temps apparaît donc comme un outil précieux pour progresser dans la compréhension de l'effet des systèmes de culture sur cette composante de la macrofaune du sol, et cela dans une large gamme de situations.

Pour cette raison, nous proposons dans ce travail un modèle permettant de simuler la dynamique des populations d'*A. Caliginosa*. Pour ce travail, nous sommes partis du modèle proposé par Céline Pelosi dans sa thèse (Pelosi *et al.*, 2008). Ce modèle simule l'évolution des populations de *L. terrestris* au champ. Nous avons :

- adapté le modèle de C. Pelosi au cas d'un ver endogé (*A. Caliginosa*) ; pour cette adaptation, nous avons réalisé une revue bibliographique sur les valeurs des différents paramètres du modèle ;

- amélioré en y intégrant une fonction de densité dépendance. En effet dans la conclusion de sa thèse, C. Pelosi soulignait ce manque dans la capacité de Wormdyn à simuler les dynamiques de *L. terrestris* enregistrées sur des parcelles labourées et non labourées à Grignon.

Dans ce chapitre, après une première partie faisant l'état de la modélisation des populations lombriciennes dans la littérature, nous présenterons brièvement les principes de construction du modèle Wormdyn. Ensuite dans une seconde partie, nous présenterons le modèle Wormdyn pour l'espèce *A. caliginosa*. Nous ferons une description de cette espèce, puis détaillerons les données utilisées pour l'initialisation du modèle et nous donnerons les équations utilisées dans le modèle liées au cycle de vie de l'espèce. Dans une troisième partie nous présenterons la paramétrisation du modèle. Puis une partie de validation du modèle sera réalisée en comparant les sorties aux données issues du suivi parcellaire. Ensuite nous aborderons la partie concernant la densité dépendance avec

$$n(t + 1) = Mn(t)$$

Avec :

$$n(t) = \begin{pmatrix} c(t) \\ j(t) \\ s(t) \\ a(t) \end{pmatrix} \quad M = \begin{pmatrix} P_1 & 0 & 0 & F_4 \\ G_1 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & P_3 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & P_4 \end{pmatrix}$$

Figure 4.1

Matrice de dynamique des populations et vecteur associé utilisé dans le modèle de Klok *et al.* (1997). Avec P, G, F : probabilités de maintien dans le stade de développement, de passage au stade suivant et de production de cocons respectivement. Le vecteur n présente le nombre d'individus de chaque classe d'âge (cocons c(t), juvéniles j(t), sub-adultes s(t) et adultes a(t)).

la description de la manière dont nous l'avons abordée ainsi que la validation du modèle correspondante. Enfin, nous ferons une analyse de la sensibilité du modèle.

4.1. Modélisation des lombriciens: état de l'art.

4.1.1. Différents modèles simulant l'évolution des populations de lombriciens.

Plusieurs modèles ayant pour objet les lombriciens ont été développés dans la littérature, avec des approches différentes, intégrant ou non le cycle de vie, et applicables à différents milieux, cultivés ou non.

Klock et ses collaborateurs, ont construit un modèle pour déterminer les conséquences toxicologiques de l'augmentation de la concentration du cuivre dans le milieu sur la dynamique de la population de *L. rubellus* en prenant comme variable de réponse la croissance et la reproduction individuelle (Klock et De Roos 1996 ; Klock *et al.* 1997 ; Klock, 2007 ; Klock *et al.*, 2007). La paramétrisation du modèle a été réalisée à partir de données de laboratoire sur la reproduction et la croissance des individus soumis à différentes conditions sub-létales de stress dû au cuivre. Dans cette expérimentation, les auteurs ont en particulier étudié les effets de la densité de population (2 à 9 individus par container) sur les paramètres de traits de vie. Le suivi, sur 6 mois, a porté sur les taux de survie, les croissances pondérales, les stades de développement et les productions de cocons de *L. rubellus*.

Dans leur modèle, la croissance, le développement et la reproduction des individus ont été représentés en se basant sur un modèle de flux d'énergie (DEB, Dynamic Energy Budget) qui traduit l'assimilation des ressources trophiques en croissance, en prenant en compte la fabrication des structures corporelles, leur entretien et la constitution de réserves. Ce modèle DEB a été couplé à un modèle matriciel de dynamique des populations dont le principe est présenté à la Figure 4.1. Les changements de comportement des individus sont intégrés à travers des variations des valeurs de paramètres dans le modèle DEB (Figure 4.1).

Jensen et Holmstrup (1997) ont conçu un modèle à base d'équations déterministes pour estimer le temps de développement des cocons *in situ*. Ce modèle est utilisé pour déterminer la distribution des temps d'éclosion d'un échantillon de cocons produits sur une semaine. Ces résultats ont été comparés aux valeurs observées d'éclosion de cocons obtenus lors d'une expérimentation ayant mis en culture trois espèces de lombriciens (*A. caliginosa*, *A. chlorotica*, *D. octaedra*). Ce modèle fait des simulations pour des valeurs de températures fluctuant comme dans des conditions

Table 4.1Paramètres compris dans le modèle de Barot *et al.* 2007.

Parameter	Description	Values
δ_{\min}	Minimum mortality obtained when environmental conditions are optimal	0.6
σ	Coefficient of the Gaussian distribution used to simulate dispersal	[0.2, 3.0]
β	Fecundity	2 or 4
e_{δ}	Exponent defining the sensitivity of mortality to soil quality	[0.02, 2.4]
e_{σ}	Exponent defining the sensitivity of dispersal to soil quality	[-3, 3]
e_{β}	Exponent defining the sensitivity of fecundity to soil quality	[0.02, 2.4]
C	Quantity of fine aggregates transformed by one <i>M. anomala</i> into coarse aggregates (expressed as a percentage of soil mass)	0.301
D	Quantity of coarse aggregates transformed into fine ones by decompacting factors (expressed as a percentage of soil mass)	5.658

All fluxes and rates are defined for a 1-year time step.

environnementales réelles, et permet par inversion d'estimer des taux de reproduction à partir des taux d'éclosion. Ces résultats se sont avérés particulièrement précieux dans notre recherche de valeurs de taux de survie et d'éclosion des cocons et, surtout, sur leur sensibilité aux conditions environnementales.

Jager *et al.* (2006) ont utilisé un modèle basé sur les processus physiologiques (croissance et reproduction) pour analyser le cycle de vie des vers. Ce modèle a été employé pour analyser un jeu de données disponible sur le cycle de vie de l'espèce *Eisenia veneta*. Le jeu de données était constitué d'un suivi des tailles d'individus et de la production de cocons sur 200 jours selon deux niveaux de température (15 et 25°C) et deux niveaux de densités (5 et 10 individus par containers). Le modèle était composé d'un jeu simple d'équations dérivées de la théorie DEB. Dans ce modèle, les auteurs ont utilisé une relation liant la température à la croissance des vers. Le modèle reproduit sur une durée de 200 jours la croissance en taille des individus pour différents niveaux de température et de densité et retrace la production de cocons.

Barot *et al.* (2007) ont établi un modèle de simulation spatialement explicite afin de déterminer dans quelle mesure des phénomènes d'auto-organisation pouvaient se développer dans un système simple consommateur-ressource, en prenant l'exemple des lombriciens. Leur modèle a été calibré dans une savane humide (Lamto, Côte d'Ivoire) pour une espèce résidente de cet écosystème, *Millsonia anomala*. Le modèle considère un espace divisé en cellules de 1 m² et prend comme variable d'entrée la densité de vers. Le modèle repose sur l'hypothèse que les fins agrégats du sol, ingérés par ces vers, constituent, dans ces conditions climatiques très favorables, le seul facteur limitant susceptible d'affecter les valeurs des paramètres du cycle de vie (mortalité, fécondité ou dispersion) et que cette ressource se renouvelle à un taux constant, indépendant de la dynamique des vers. Le modèle considère dans le sol deux tailles d'agrégats (fins <5mm et grossiers ≥5mm). Le cycle de vie des vers est modélisé en utilisant un taux de reproduction et un taux minimum de mortalité qui correspond à un taux de survie des individus dans des conditions environnementales optimales (humidité appropriée, faible degré de tassement du sol, teneur élevée en matière organique). Les paramètres du cycle de vie sont obtenus à partir des résultats de Lavelle (1978). Ils sont présentés Table 4.1. Les mouvements des vers ont également été pris en compte (immigration, émigration). Le pas de temps des simulations est l'année et elles ont été lancées sur 100 ans. La comparaison des sorties avec des données expérimentales valide globalement la construction du modèle et ses hypothèses. Le modèle conduit à une distribution spatiale agrégée des vers lorsque les paramètres de mortalité et de fécondité sont très sensibles à la ressource limitante.

Ouellet *et al.* (2008) ont conçu un modèle de prédiction de la biomasse lombricienne dans des sols d'agrosystèmes en fonction de leurs propriétés et de leur gestion. Leur approche a concilié

$$\begin{pmatrix} J_{1,i} \\ J_{2,i} \\ J_{3,i} \\ A_{1,i} \\ A_{2,i} \\ A_{3,i} \\ C_{1,i} \\ C_{2,i} \\ C_{3,i} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & p_{h1} & p_{h2} & p_{h3} \\ p_{J1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & p_{J2} & p_{J3} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ p_{m1} & p_{m2} & p_{m3} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & p_{A1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & p_{A2} & p_{A3} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & p_{f1} & p_{f2} & p_{f3} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & p_{C1} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & p_{C2} & p_{C3} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} J_{1,i-1} \\ J_{2,i-1} \\ J_{3,i-1} \\ A_{1,i-1} \\ A_{2,i-1} \\ A_{3,i-1} \\ C_{1,i-1} \\ C_{2,i-1} \\ C_{3,i-1} \end{pmatrix}$$

Figure 4.2

Représentation de la Matrice de Leslie-Lefkovich étendue utilisée dans le modèle de Vorpahl *et al.* 2009.

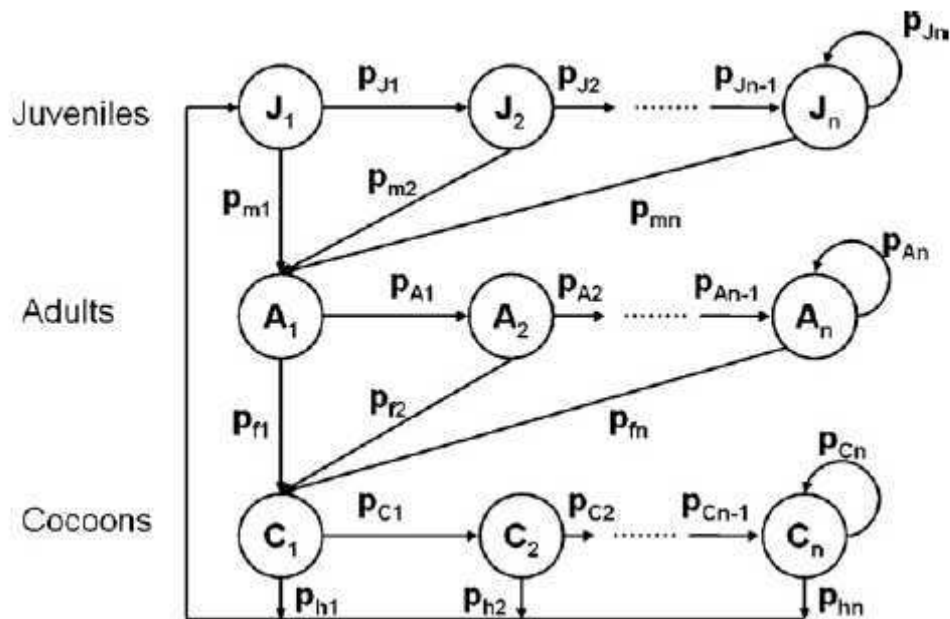


Figure 4.3

Représentation de la structure et du cycle de vie d'une population de lombriciens utilisé dans le modèle de Vorpahl *et al.* 2009. Où C, J, A sont les densités de chaque stade cocons, juvéniles et adultes, au temps t et pour une itération donnée ; PC, A, J sont les probabilités de survie des cocons, adultes et juvéniles ; Ph la probabilité d'éclosion des cocons ; Pm la probabilité de maturation des juvéniles et Pf la probabilité de fertilité des adultes.

modélisation, et expérimentation pour constituer une base de données sur laquelle le modèle a été testé. Leur objectif était d'évaluer les relations et les interactions entre la biomasse lombricienne, les propriétés du sol (densité apparente, granulométrie, matière organique, résidus de surface), la gestion du sol (type de culture, type de travail du sol) et ses propriétés hydrauliques. Ceci leur a permis de construire un modèle régional de prédiction de la biomasse de vers. Leur base de données est constituée de 43 sites, à l'est de l'Ontario (Canada). Le modèle est basé sur une technique d'exploration des données qui donne un arbre de classification et de régression permettant de déterminer la biomasse de vers à partir des données environnementales du site. Le modèle a prédit une répartition de la biomasse en deux groupes en fonction du travail du sol (labouré et non labouré). Il a montré une importance des propriétés physiques et hydriques du sol sur la prédiction des biomasses des sols non labourés alors que dans les sols labourés ces paramètres ne sont pas de bons prédicteurs.

Vorpahl *et al.* (2009) ont travaillé sur la modélisation spatio-temporelle de la dynamique des populations en zones humides. Ils ont choisi une approche utilisant des expérimentations et de la modélisation pour comprendre (1) l'effet des vers sur le sol, en faisant l'hypothèse que les lombriciens influent sur la teneur en eau du sol ; et (2) l'effet des conditions du milieu sur les vers basé sur l'hypothèse que la dynamique de la teneur en eau et en chaleur du sol a un effet sur le cycle de vie des lombriciens. Ils ont fait le choix d'une approche intégrée spatialement explicite prenant en compte à la fois le comportement spatio-temporel des lombriciens et le comportement de leur environnement. Leur modèle architectural utilise la température et l'humidité du sol pour déterminer la qualité de l'habitat pour les individus. Le modèle prend en compte deux types de mouvements des vers dans le sol, des mouvements verticaux et horizontaux. La dispersion des vers a été simulée à partir d'un automate cellulaire qui fournit aux deux sous-parties du modèle une densité de population spatialisée. Le cycle de vie des vers est modélisé sous la forme de matrices de Leslie étendues (Figure 4.2). Le cycle de vie intègre trois stades de développement (cocons, juvéniles, adultes) étendus par un nombre flexible d'état (Figure 4.3).

Les auteurs ont testé le modèle sur trois espèces (un épigé *L. rubellus*, un anécique *L. terrestris* et un endogé *A. caliginosa*) et dans un contexte topologique à deux dimensions. Ils ont pris en compte la densité de population comme facteur influençant le cycle de vie des vers. Le modèle comporte 46 paramètres réduits à 6 en considérant constantes les probabilités de survie, de transition et de fertilité. Leurs résultats conduisent à une simulation spatio-temporelle de la dynamique des trois espèces étudiées dans un contexte topologique à deux dimensions.

Blanchart *et al.* (2009) ont développé un modèle pour simuler l'effet des vers sur la structure du sol en représentant le comportement des individus (ingestion, excrétion, creusement) dans un sol virtuel composé de cellules de nature variable (e. g. pores, débris végétaux...). Le modèle a été appliqué sur des sols de la savane humide de Lamto (Côte d'Ivoire) pour simuler l'impact de deux espèces de vers, compactante (*M. anomala*), ou décompactante (Eudrilidae spp.). Les vers sont quantifiés selon leur abondance spécifique relative et caractérisés par leur taux de consommation et d'assimilation. Le modèle fonctionne sur un pas de temps infra journalier, chaque jour étant divisé en 20 périodes de comportement lié à leur nutrition, et les simulations sont faites sur 40 jours. Dans ce modèle les populations de vers sont introduites au démarrage et ne varient pas durant la simulation. Par rapport à notre préoccupation, ce modèle constitue donc un outil que l'on pourrait coupler à notre propre modèle de manière à fournir des résultats d'abondance que l'on pourrait alors traduire en impact sur le milieu.

Huang *et al.* (2010) ont conçu un modèle de simulation permettant d'évaluer l'impact potentiel des espèces invasives sur la dynamique du carbone du sol, en prenant en considération les stratégies d'alimentation des vers, et le priming effect induit par la production de turricules sur les microorganismes. Le modèle simule les flux de carbone entre les différents pools du sol, la communauté de vers de terre constituant un de ces flux et étant répartie en groupes écologiques. Il tourne sur un pas de temps journalier et une échelle de temps de 80 ans. Les trois groupes écologiques de vers ont des taux différents de consommation et de nature de substrat consommé (ex : anéciques pour la litière, endogés pour le carbone du sol). Le modèle intègre l'impact de la variation de la température au cours de l'année sur les rythmes d'assimilation du carbone par les vers de terre. Le modèle, calibré et testé sur un jeu de données provenant d'observations réalisées en forêt tempérée du nord des USA (Arnot Forest, NewYork), montre que l'impact des invasions dépend de la disponibilité initiale de la ressource, des assemblages d'espèces invasives et de l'historique de l'invasion.

Cette revue bibliographique des travaux ayant utilisé et produit des modèles démographiques de lombriciens, souligne l'intérêt d'une approche basée sur l'utilisation des matrices de Leslie, avec un découpage de la population en classe d'âges, le plus souvent cocons, juvéniles, sub-adultes et adultes. Certains de ces modèles complètent cette approche en reliant la démographie aux flux d'énergie provenant de l'assimilation des ressources, ces flux modifiant la croissance, les changements de stade et la production de cocons. Mais, dans cette étude, nous n'avons pas retenus l'approche intégrant l'influence de la source d'énergie sur la croissance. En effet, nous avons choisi de travailler au champ, où il était extrêmement difficile d'obtenir des données

suffisamment précises pour paramétrer un modèle DEB. Les auteurs l'ayant fait ont travaillé sur des données acquises en laboratoire.

D'autres approches couplent la démographie à la répartition spatiale des vers. Nous n'avons pas non plus retenu cette approche, car nous avons privilégié la répartition des mesures dans le temps par rapport à la multiplication des prélèvements dans l'espace.

Ainsi, le modèle que nous allons maintenant détailler, est basé sur une approche par Matrice de Leslie-Lefkovitch, dont les paramètres qui décrivent les traits d'histoires de vie sont dépendants des conditions environnementales. Le jeu de données qui nous servira à évaluer les capacités du modèle à simuler la dynamique des populations d'*A. Caliginosa* au champ est celui présenté au chapitre 2 de ce mémoire.

4.1.2. Principes généraux de construction du modèle Wormdyn (Pelosi *et al.*, 2008).

Wormdyn est un modèle mécaniste déterministe de simulation des dynamiques de populations de lombriciens initialement conçu pour prédire l'évolution des abondances d'une espèce anécique, *L. terrestris*, par Pelosi *et al.* (2008). Ce modèle est basé sur une matrice de Leslie-Lefkovitch (Caswell, 2001) dans laquelle la population est divisée en quatre stades de développement (cocons, juvéniles, sub-adultes et adultes ; Figure 4.4). Le modèle reproduit sur un pas de temps hebdomadaire le déroulement du cycle de vie de cette espèce (Figure 4.5). Il ne s'agit pas d'un modèle individu centré, ici le modèle traite le devenir de chaque stade traduit en abondance de vers par m² d'un temps t à t_{+1} . Le cycle de vie repose sur des règles de transitions entre stades qui définissent des probabilités de (1) survie et maintien à t_{+1} dans le stade donné à t , (2) survie et passage à t_{+1} au stade suivant, (3) mortalité. Ces probabilités sont calculées à partir d'une série de huit paramètres liés au cycle de vie de l'individu. Ces paramètres peuvent chacun prendre 4 valeurs selon les conditions de températures et d'humidités rencontrées. Ces conditions traduites en binômes de température et d'humidité sont, selon des valeurs de seuils (définies selon la procédure décrite dans le paragraphe consacré à la paramétrisation du modèle), classées en quatre modalités "i". Ceci définit une somme totale de 32 valeurs de paramètres.

Le modèle simule la dynamique de la population sur 30 cm de profondeur dans le sol et prend en considération les migrations verticales des individus vers les couches superficielles et les couches plus profondes. Les juvéniles ne sont pas concernés par ces migrations du fait de l'hypothèse faite que leur musculature est trop faible pour creuser sur de telles distances. Le modèle prend en compte un stock de cocons produits à l'automne précédent et qui éclosent au printemps de l'année de simulation. Le modèle a besoin en entrée d'une valeur initiale d'abondance pour chacun des stades, cocons, sub-adultes et adultes.

$$\begin{pmatrix} C \\ J \\ S \\ A \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} CC_i & 0 & 0 & AC_i \\ CJ_i & JJ_i & 0 & 0 \\ 0 & JS_i & SS_i & 0 \\ 0 & 0 & SA_i & AA_i \end{pmatrix}_t \times \begin{pmatrix} C \\ J \\ S \\ A \end{pmatrix}_t - \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ MS^d \\ MA^d \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ MS^u \\ MA^u \end{pmatrix}_t + \begin{pmatrix} 0 \\ CJ_i^{CS} \times CS \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}_t$$

Figure 4.4
Matrice de la dynamique de population utilisée dans le modèle Wormdyn (Pelosi *et al.*, 2008).

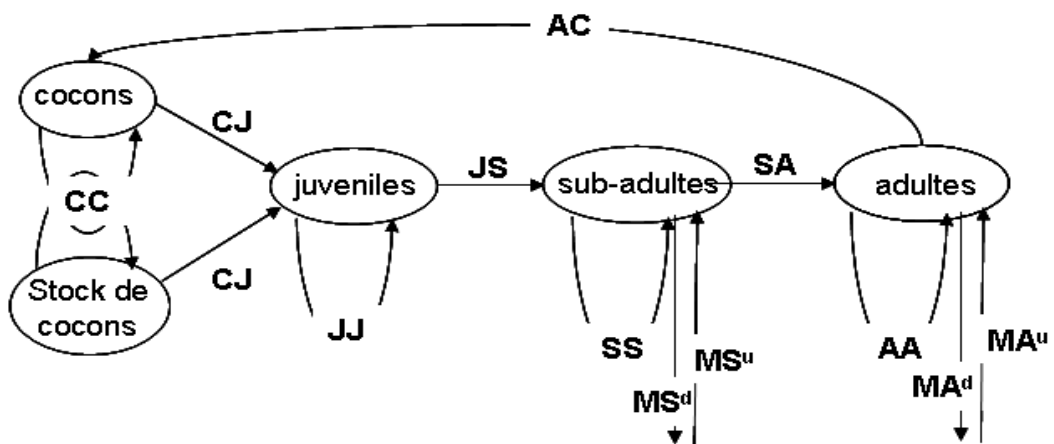


Schéma représentant le cycle de vie d'un individu Lumbricus terrestris.

Figure 4.5
Cycle de vie de l'espèce *L. terrestris* représenté dans le modèle de Pelosi *et al.* (2008).

La signification des abréviations se trouve dans le paragraphe 4.2.3. *Présentation détaillée des équations du modèle.*

Le modèle repose sur l'hypothèse de base que tous les individus d'un même stade de développement sont identiques. Ceci implique que les individus d'un stade donné réagissent de la même manière et ont la même probabilité de maintien (dans le stade), de passage, de survie et de mortalité, et de migration. Ils ont également les mêmes valeurs de paramètres en ce qui concerne la fécondité ou la reproduction.

La paramétrisation du modèle a été tirée de la littérature.

4.2. WORMDYN II : MODELE DE DYNAMIQUE DE LA POPULATION D'A. CALIGINOSA.

4.2.1. Description de l'espèce *A. caliginosa* et cycle de vie.

L'espèce endogée *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826) est caractérisée par des individus de taille petite à moyenne (40 à 180 mm de longueur et 3.5 à 7 mm de diamètre), avec une morphologie cylindrique (Sims et Gerard, 1999) et peu pigmentés. Appartenant à la catégorie des endogées, ils sont géophages, vivent constamment enfouis dans le substrat et se nourrissent de matières organiques plus ou moins liées à la fraction minérale du sol. Ils construisent des galeries principalement horizontales (Sims et Gerard, 1999), qui peuvent devenir exceptionnellement verticales, lorsque les conditions du milieu deviennent très défavorables.

Cette espèce est communément rencontrée dans les sols français et est fréquemment majoritaire dans les communautés. Elle est ubiquiste, on la retrouve aussi bien dans des prairies, des sols forestiers, des jardins ou des systèmes cultivés. Cette espèce est également peu exigeante et n'est pas spécifique de certains substrats. Lentzsch et Gollmack (2006) ont étudié la répartition d'*A. caliginosa* sur un transect de 151 km en Allemagne. Ils ont trouvé que les géotypes de cette espèce n'étaient pas corrélés aux propriétés des sols. Elle s'adapte facilement à son environnement et peut devenir invasive des milieux dans lesquels elle est introduite lorsque les espèces natives se sont éteintes. Cette espèce est également connue pour s'adapter aux milieux perturbés.

A. caliginosa a une reproduction obligatoirement biparentale (Sims et Gerard, 1999) et Jensen et Holmstrup (1997) lui attribuent une reproduction obligatoirement zygotique. Des études ont rapporté que cette espèce pouvait présenter des cas de gémellité (deux vers pour un cocon, Bostrom et Lofs, 1996 d'après Evans et Guild, 1948 ; Nair et Bennour, 1998 ; Nair et Premkumar, 2007 ; Reinecke et Viser, 1981).

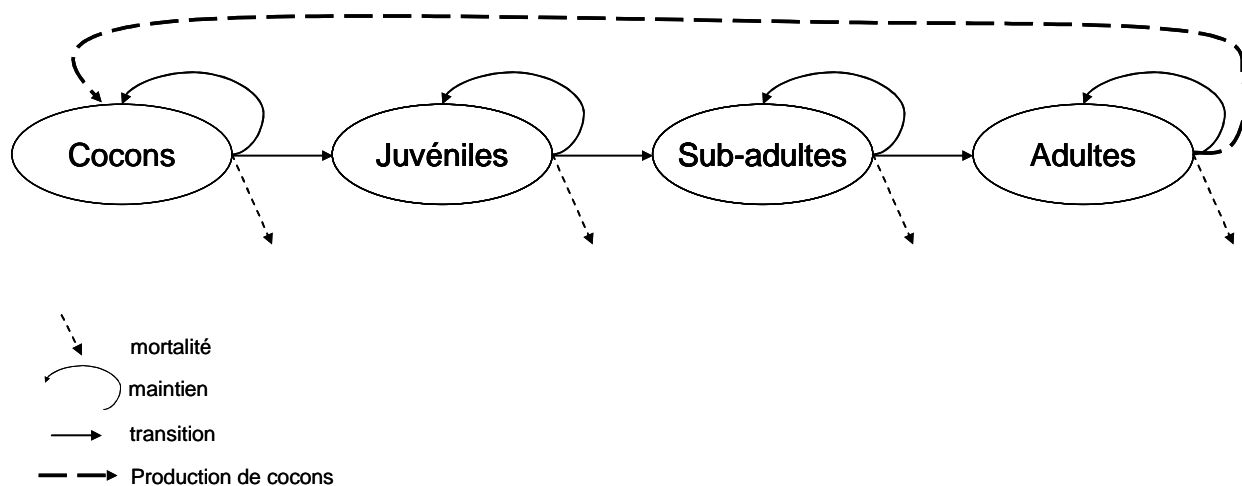


Figure 4.6

Cycle de vie de l'espèce *A. caliginosa* dans Wormdyn II. Les flèches représentent les différents processus qui affectent l'abondance dans chaque stade (mortalité, maintien dans le même stade, passage au stade supérieur, ponte).

Lorsque les conditions de température et d'humidité deviennent très défavorables (sécheresse ou froid) *A. caliginosa* est capable de rentrer en léthargie, quiescence ou diapause facultative (Edwards et Bohlen, 1996 ; Mazantseva, 1982 ; Nordström, 1975). Ils ne migrent pas en profondeur comme le font les anéciques. Ainsi, par rapport au modèle démographique conceptuel utilisé par C. Pelosi (Figure 4.5), nous avons basé la programmation du modèle adapté à *A. caliginosa* sur le schéma présenté à la Figure 4.6, en éliminant les processus de migration, qui ne concernent pas cette espèce.

4.2.2. Données d'initialisation

Le modèle prend en compte un stock de cocons produits à l'automne et dont les cocons ont déjà éclos (au début du printemps) lorsque débutent nos prélèvements au mois d'avril. Ce pool de cocons est calculé à partir du nombre moyen d'adultes à l'automne de chaque année simulée.

Le modèle calcule l'évolution des abondances à chaque stade. Il doit être initialisé avec une valeur d'abondance initiale, et sa répartition entre juvéniles, sub-adultes et adultes. Pour initialiser le modèle, on utilise la première valeur mesurée pour une parcelle et une année donnée.

4.2.3. Présentation détaillée des équations du modèle

Le modèle Wormdyn est basé sur quatre équations principales, une par stade de développement. Nous avons repris les équations proposées par C. Pelosi, dont nous avons changé les paramètres pour les adapter au cas d'*A. caliginosa*. Ces équations ont ensuite été programmées à l'aide du logiciel Scilab (DIGITEO, INRIA 2011).

Le calcul de l'évolution du nombre de cocons à chaque pas de temps repose sur l'équation suivante :

$$C_{t+1} = CC_i \times C_t + AC_i \times A_t \quad (1)$$

avec C_t , A_t , nombre de cocons et nombre d'adultes à t ; CC_i taux de maintien des cocons pour la condition i et AC_i taux de fécondité des adultes pour la condition i ; ce qui signifie que le nombre de cocons à t_{+1} correspond à la somme du nombre de cocons qui survivent et n'éclosent pas à t et du nombre de cocons produits par les adultes présents à t .

L'évolution du nombre de juvéniles à chaque pas de temps est calculée grâce à l'équation suivante:

$$J_{t+1} = CJ_i \times C_t + JJ_i \times J_t + CJ_{cs} \times C^{cs}_t \quad (2)$$

avec J_t et C^{cs}_t nombre de juvéniles et nombre de cocons du stock à t ; CJ_i taux d'éclosion des cocons, JJ_i taux de maintien des juvéniles et CJ_{cs} taux d'éclosion des cocons du stock ; ce qui signifie que le nombre de juvéniles à t_{+1} correspond à la somme du nombre de cocons qui éclosent à t , du nombre de juvéniles qui survivent et se maintiennent au stade juvénile à t et du nombre de cocons du stock qui éclosent.

L'évolution du nombre de sub-adultes à chaque pas de temps se traduit par l'équation suivante :

$$S_{t+1} = JS_i \times J_t + SS_i \times S_t \quad (3)$$

avec J_t , S_t nombre de juvéniles et nombre de sub-adultes à t ; JS_i le taux passage des juvéniles au stade sub-adulte et SS_i le taux de maintien des sub-adultes pour la condition i ; ce qui signifie que le nombre de sub-adultes à t_{+1} correspond à la somme du nombre de juvéniles à t qui deviennent sub-adultes et du nombre de sub-adultes à t qui survivent et restent dans leur stade de développement.

L'équation traduisant l'évolution du nombre d'adultes à chaque pas de temps est la suivante:

$$A_{t+1} = SA_i \times S_t + AA_i \times A_t \quad (4)$$

avec S_t , A_t nombre de sub-adultes et d'adultes à t ; SA_i le taux de passage des sub-adultes au stade adulte et AA_i le taux de maintien des adultes pour la condition i ; ce qui signifie que le nombre d'adultes à t_{+1} correspond à la somme du nombre de sub-adultes qui deviennent adultes à t et du nombre d'adultes à t qui survivent

4.3. PARAMETRISATION DE WORMDYN II.

Afin de déterminer les valeurs des paramètres à considérer dans notre modèle et les valeurs seuils des conditions environnementales dont le modèle a besoin pour fonctionner, nous avons réalisé une étude bibliographique.

L'espèce indiquée sous le nom d'*A. caliginosa* regroupe un complexe de plusieurs sous-espèces (*trapezoides*, *tuberculata*, *nocturna*, *turgida* ; Sims et Gerard, 1999) que les études ne prennent pas toutes en considération, surtout pour les études les plus anciennes. Nous considérons que les paramètres estimés ci-après concernent l'ensemble des sous-espèces de ce complexe.

Les explications ci-dessous reprennent, paramètre par paramètre, la démarche adoptée pour fixer chaque valeur en commençant par déterminer les valeurs de paramètre en condition 1. Ces conditions 1 correspondent aux conditions optimales pour les vers et sont assimilées aux conditions que l'on peut trouver dans les expérimentations menées au laboratoire puisque celles-ci placent les vers dans des conditions optimales de température et d'humidité pour s'affranchir de l'influence de ces deux facteurs. Puis, les conditions non optimales (i= 2, 3 ou 4) ont été déclinées à partir des valeurs données en conditions optimales selon les règles de passage expliquées ci-après et en maintenant un taux de mortalité souhaité pour chaque stade de développement selon la condition donnée.

4.3.1. Estimation des valeurs seuils de température et d'humidité du sol définissant les quatre classes de conditions environnementales.

Le modèle repose sur un découpage des conditions environnementales en classes définies par des binômes de température et d'humidité pondérale (Figure 4.7). Pour *Lumbricus terrestris* ces valeurs seuils avaient été fixées à 20% d'humidité et 10°C puis 10-20°C de température donnant 4 classes. En ce qui concerne *A. caliginosa*, Eriksen-Hamel et Whalen (2006) ont rapporté que le taux de croissance des vers dépendait d'abord de l'humidité du sol, puis de la température et enfin de l'interaction entre les deux. Ceci signifie que si l'un des deux critères, température ou humidité, dépasse le seuil critique, alors on aura un impact positif sur les paramètres de vie même si l'autre critère reste en deçà de son seuil critique. Par exemple, un ver pourra résister à des températures élevées si les conditions d'humidités sont suffisantes.

Eriksen-Hamel et Whalen (2006) observent un accroissement régulier des taux de croissance quand la température augmente de 5 à 20 °C pour une humidité donnée. Daugbjerg (1988) réalise une étude comportementale dans laquelle les vers de terre peuvent migrer dans différents volumes de sol placés à des températures variant de 0 à 20°C à 20% d'humidité massique (rapportée au poids de sol humide). Il observe une préférence pour la gamme 10 à 20°C, résultat conforme à celui rapporté par Grant (1955) d'après Lee (1985).

Dans leur étude, Eriksen-Hamel et Whalen (2006), ont estimé que le meilleur couple de température-humidité était de 20°C et 30% d'humidité pondérale pour avoir un taux de croissance le plus élevé chez les individus dans un limon sableux.

Booth *et al.* (2000a) trouvent une croissance optimale des vers dans des sols limoneux pour une température de 10-15°C et une humidité massique de 20 à 25%. Daugbjerg (1988), dans une étude menée sur des adultes d'*A. caliginosa* a trouvé une humidité préférentielle pour ces vers située entre 18 et 22% d'humidité massique (rapportée au poids de sol humide) pour un sol limoneux. Whalen et Parmelee (1999), montrent qu'*A. caliginosa* semble préférer une humidité de sol massique à 20% plutôt qu'à 30%.

Les optimums d'humidité cités par la littérature conduisent à prendre des valeurs d'humidité dans une gamme allant de 25% à plus de 30% (humidités massiques). Par rapport à nos sols, ces valeurs sont trop élevées : considérer que les humidités optimales sont supérieures à 25% revient à se placer au dessus de la capacité au champ (sur nos sols). Par rapport à la littérature, nous avons donc abaissé le seuil d'humidité au-delà duquel les conditions sont optimales à 20 %. Cette difficulté souligne l'intérêt qu'il y aurait à exprimer les seuils de teneur en eau en potentiel plutôt qu'en humidité pondérale.

Nair et Premkumar (2007) ont rapporté que la meilleure température pour la production de cocons était située entre 15 et 22°C pour une humidité comprise entre 20 et 30%. Ceci reste cohérent avec notre division des conditions environnementales en fonction de la température et assure que les cocons ont les mêmes exigences de température que les individus aux stades suivants.

Notre modèle doit, pour *A. caliginosa*, pouvoir considérer des semaines ayant des moyennes de températures supérieures au seuil de 20°C fixé initialement dans la première version de Wormdyn. En effet, les valeurs de températures observées fournies au modèle atteignent au maximum 23.8°C. Ainsi, il apparaît nécessaire d'étendre la gamme de températures prise en compte par le modèle. Ceci revient à ajouter une borne de température supérieure à 20°C tendant vers l'infini.

Deux nouveaux binômes de température/humidité ont été déterminés:

1. température comprise entre 20 et 25°C pour une humidité inférieure à 20% ;
2. température comprise entre 20 et 25°C pour une humidité supérieure à 20%.

Le premier binôme définit une classe de conditions très défavorables aux vers, (conditions chaudes et sèches), il correspond à la classe 4 des conditions environnementales du modèle. Le second

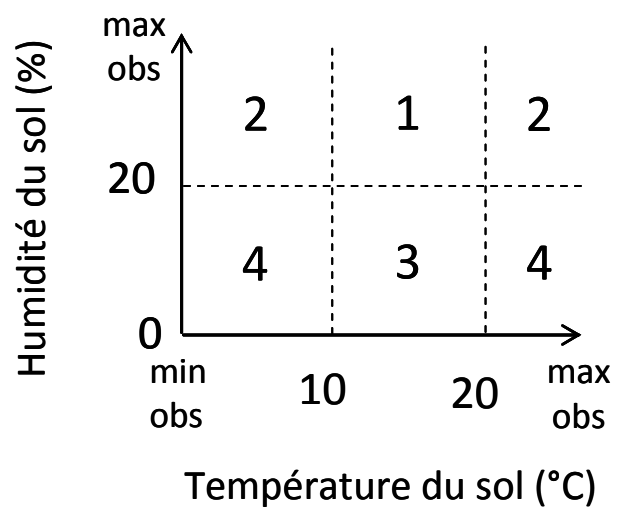


Figure 4.7

Découpage des conditions de températures (en °C) et d'humidité (en %) du sol

binôme représente des conditions chaudes et humides et représente un état moins sévère pour les vers, il correspond à la classe 2.

Ainsi nos classes de conditions environnementales deviennent celles indiquées dans le schéma ci-contre avec une numérotation décroissante des conditions favorables (Figure 4.7):

Les bornes définies autour des intervalles de températures et d'humidité sont déterminées de la manière suivante:

→ pour les températures:

conditions 2 et 4 pour le seuil de 20°C:]20 ;max obs*[

conditions 1 et 3 pour le seuil de 10°C:]10 ;20]

conditions 2 et 4 pour le seuil 10°C:]min obs* ;10]

→ pour les humidités:

conditions 3 et 4:]0 ;20]

conditions 1 et 2:]20 ;max obs*[

* Les abréviations "max obs" et "min obs" correspondent aux valeurs maximales et minimales de température et d'humidité du sol observées sur chaque parcelle.

4.3.2. Estimation des paramètres dans les conditions optimales : $i=1$.

- Estimation du paramètre AC: fécondité (nombre de cocons/adulte/semaine)

-conditions optimales: i_1 :

Les travaux montrent que parmi les facteurs qui jouent prioritairement sur la production de cocons se trouve la température (Boström et Lofs, 1996). En effet Boström et Lofs (1996) montrent que la production de cocons varie entre 0.8 et 1.7 cocons/adulte/semaine selon que les vers soient exposés à des températures allant de 0 à 15°C à une humidité massique constante de 30% (rapportée à du sol sec). Boström (1988) montre que la production de cocons est plus forte quand les vers sont nourris avec des parties racinaires de végétaux (1.2 à 1.8 cocons/adulte/semaine) que des parties aériennes (0.2 à 0.7 cocons/adulte/semaine). Nos vers étant dans des conditions leur permettant d'accéder aussi bien à des résidus provenant des parties aériennes que racinaires nous écartons ce dernier facteur de nos estimations de AC. En revanche cette information nous permet d'obtenir une gamme de production de cocons entre 0.2 et 1.8 cocons/adulte/semaine en moyenne pour des conditions

optimales dans notre modèle (15°C et 30% d'humidité massique, rapportée à du sol sec). Boström et Lofs (1996) ont trouvé dans leur étude une production de 12 cocons par adulte et par an ce qui d'après leur calcul rapporté à 120 jours de production potentielle de cocons (estimé d'après leurs données météo) correspond à 0.7 cocons/adulte/semaine. Owojory *et al.* (2009) ont estimé le taux de production de cocons à 0.075 cocons/adulte/semaine à 20°C et 55% d'humidité. Booth *et al.* (2000b), ont donné un taux de production de 1 à 2 cocons/adulte/semaine dans des sols limoneux pour une température de 10-15°C et une humidité massique de 20 à 25%. Vercesi *et al.*, 2006, ont rapporté d'un témoin d'une expérimentation ayant mis en pot des vers, un taux de production de 1.375 cocons/adulte/semaine à 15°C. Aussi, dans une autre expérience réalisée sur une période de 8 semaines, Evans et Guild (1948a) ont estimé que des adultes d'*A. caliginosa* avaient produit 8 cocons ce qui ramène le ratio de production hebdomadaire à 1 cocons/adulte/semaine. Lofs-Holmin (1982) ont trouvé une valeur de 0.75 cocons/adulte/semaine à 15°C et 30% d'humidité pondérale.

Ainsi d'après ces références AC sera fixé à 0.956 (valeur moyenne des valeurs trouvées précédemment).

- Estimation des paramètres CJ et CC: éclosion des cocons (nombre de cocons éclos /semaine) et taux de survie et de maintien dans le stade cocon :

Quelques études ont rapporté des cas de gémellité des cocons. Nair et Bennour (1998) trouvent dans 68% des cas, 2 vers par cocons (en laboratoire). Egalement, Nair et Premkumar (2007) rapportent à nouveau cette valeur de 68% (cocons produits *in situ* puis mis en culture à 20°C). Dans leurs études, Bostrom et Lofs (1996), après Evans et Guild (1948a) et Reinecke et Viser (en laboratoire, 1981) rapportent une valeur plus forte avec dans 80% des cas de la gémellité. En revanche Evans et Guild (1948a) ne trouvent qu'un ver/cocon. De plus, d'après ce que rapporte Evans et Guild (1948) de Weber (1917), sur 184 cocons, 55% des cocons avaient deux vers. La moyenne de ces deux valeurs rapporte cette gémellité à une valeur de 67.5%. Ainsi, la littérature semble concorder avec la valeur de 68% des cocons contenant 2 vers chez *A. caliginosa*. Donc sur les 95 cocons sur 100 éclos et viables 68% contiennent 2 vers ce qui revient à dire que les 95 cocons produisent 160 vers. Pour que le modèle puisse tenir compte de cette valeur, on ajoute ce coefficient à la formule qui fixe le nombre de juvéniles. Ainsi :

$$\text{l'équation } J = C_j \times C + J_j \times J + C_{jcs} \times CS$$

devient :

$$J = \mathbf{1.68} (C_j \times C) + J_j \times J + \mathbf{1.68} (C_{jcs} \times CS).$$

Aucune des études se rapportant à la gémellité ne permet de relier ce phénomène aux conditions environnementales ; le taux sera donc le même pour toutes les conditions environnementales (toutes les valeurs de "i").

Evans et Guild (1948a) ont rapporté dans leur étude qu'il fallait 19 semaines d'incubation pour des cocons produits d'avril à mai. Boström et Lofs (1996) ont vu leurs cocons placés à 15°C éclore au bout de 10 à 12 semaines. En revanche à 0°C il n'y avait toujours pas eu d'éclosion après 16 semaines et à 21 semaines les cocons se sont dégradés. Nair et Premkumar (2007) ont dans leur étude in situ trouvé en moyenne 47 jours d'incubation (38 à 52 suivant que l'on se place en automne/hiver ou en été) ce qui revient à 6.5 semaines et ceci à 20 ± 2 °C. A 10°C, 20% seulement des cocons ont éclos après 14 semaines d'incubation. Jensen et Holmstrup (1997) ont rapporté une période d'incubation de 8 à 9 semaines en laboratoire à 15°C. Holmstrup (2001) a rapporté 7 semaines d'incubation à 15°C en laboratoire. En 1991, cette période était de 9 à 12 semaines à 15°C également. Les références indiquées à 15°C donnent une valeur moyenne de 10 semaines d'incubation.

Ainsi notre valeur d'incubation correspondra à 10 semaines. Même si, intuitivement, on pense que ce paramètre doit varier en fonction des conditions environnementales, le manque de données bibliographiques nous a amenés à retenir un temps d'incubation unique quelle que soit la classe de condition environnementale.

- calcul du paramètre CC et CJ en condition 1:

Dans notre calcul de survie des cocons, il est nécessaire de joindre la viabilité à l'infertilité des cocons rapportée par Boström et Lofs (1996). A 15°C, 5 à 9% des cocons étaient infertiles en 20 semaines soit 0.35 en une semaine (7% en moyenne sur 20 semaines).

$$\text{Donc CC} = \sqrt[20]{1-0.93} = 0.875$$

Booth *et al.* (2000b) ont trouvé que sur un sol limoneux, en laboratoire, pour des conditions optimales (25% d'humidité et 20°C), un succès d'éclosion de 73% sur 4 semaines.

$$\text{Donc CC} = \sqrt[4]{1-0.73} = 0.721$$

Vercesi *et al.* (2006) ont obtenu 97% de cocons viables sur 28 jours d'observation dans un sol limoneux à 15°C et 16 à 18 % d'humidité (sur une base hygrométrique).

$$\text{Donc CC} = \sqrt[4]{1-0.97} = 0.416$$

Holmstrup (2001) dans les mêmes conditions a trouvé 95% de cocons viables en 28 jours (4semaines).

$$\text{Donc CC} = \sqrt[4]{1-0.95} = 0.473$$

Ainsi on obtient une valeur moyenne pour le paramètre CC de 0.621 (moyenne des quatre valeurs de CC fournies par la littérature). Par différence ceci donne une valeur de CJ égale à 0.375.

- Estimation des paramètres JJ, JS, SS, SA et AA : taux de passage des juvéniles au stade sub-adulte et taux de passage des sub-adultes aux adultes (nombre de juvéniles ou sub-adultes /semaine), juvéniles (JJ), sub-adultes (SA) et adultes (AA) (nombre d'individus /semaine) :

Seules de très rares études concernent les paramètres de vie par rapport à des paramètres tels que le taux de fécondité ou encore le taux de reproduction.

Le modèle faisant évoluer chacun des 4 pools (cocons, juvéniles, sub-adultes et adultes), d'une semaine "t" à une semaine "t+1" sur 52 semaines, chaque pool se verra d'une semaine sur l'autre diminué de la part des vers qui passent au stade suivant et d'une part de mortalité. Ainsi, pour un stade donné, la somme du taux de survie et de maintien des vers dans ce stade plus le taux associé de passage des vers de ce stade au stade suivant ne doit jamais être supérieur à 1. De plus le taux de mortalité de chaque stade correspond à la différence entre le nombre total de vers (1) moins la somme des taux évoqués précédemment ce qui correspond à dire pour le nombre de juvéniles présents à un temps t que, par exemple, la mortalité vaut :

$$\text{Mortalité} = 1-(JJ + JS).$$

En se basant sur cette règle et d'après les informations données par la littérature concernant les paramètres de passage d'un stade de développement à un autre vu précédemment, nous avons déterminé la valeur des paramètres de survie SS, JJ et AA. Ces valeurs sont définies pour la condition 1 du modèle puisque les informations découlent de données de laboratoires qui sont considérées comme optimales pour les lombriciens.

- estimation de la survie des individus en condition i_1 :

Choo et Baker (1998) ont déterminé que 98% des adultes d'une sous espèce d'*A. caliginosa* avaient survécu après 38 jours d'expérimentation au laboratoire (soit 5.4 semaines). Cette indication nous éclaire sur la survie des individus en condition optimales ($i=1$). On peut déterminer que la survie des adultes vaut :

$$\underline{AA_1 = {}^{5.4}\sqrt{0.98} = 0.996}$$

Nous appliquons également par défaut cette valeur de mortalité en conditions optimales aux sub-adultes (1 - SS - SA), aux juvéniles (1 - JJ - JS) et aux cocons (1 - CC - CJ).

Baker *et al.* (1992) rapportent de Nowak (1975) une durée de vie de 1 an minimum pour *A. caliginosa*. Bengtson *et al.* (1979) concluent que les individus de cette espèce peuvent sous certaines conditions atteindre un âge élevé et Satchell (1967) de la même manière atteste que même si la durée de vie d'un individu donné de cette espèce dépasse rarement plusieurs mois, la durée de vie de l'espèce peut atteindre plusieurs années.

- estimation de JJ et JS en conditions optimales ($i=1$) :

Dans notre étude, nous considérons que l'accession à la maturité des vers se fait en deux étapes : tout d'abord le passage des juvéniles au stade des sub-adultes puis le passage des sub-adultes à celui des adultes. La distinction entre juvéniles, sub-adultes et adultes se fait sur la base de critères morphologiques à savoir que l'apparition de certains caractères sexuels secondaires permet de distinguer les différents stades de développement des vers (Bouché, 1972). Ainsi, lorsque le puberculum, organe lié au processus d'accouplement, apparaît sur un juvénile, celui-ci est considéré comme sub-adulte. Puis lorsque le clitellum, organe lié à la ponte, devient visible et bien formé l'individu est considéré entièrement mature et a atteint le stade des adultes (annexe 2).

Nair et Bennour (1998) ont estimé qu'il fallait 26 à 27 semaines pour voir apparaître le puberculum chez *A. caliginosa* lorsque cette espèce est placée à 20°C et qu'il fallait 36 semaines pour voir apparaître le clitellum. Aussi, ils ont estimé que la longévité des vers en Libye sur du sol limoneux était comprise entre 2 et 3 ans soit 2.5 ans (130 semaines) en moyenne. Ainsi ceci revient à dire que, 26 semaines (26/130 semaines soit 20% du temps) sont consacrées au temps de vie dans le stade juvénile, 9 semaines (7% du temps) dans le stade sub-adulte et 95 semaines (73% du temps) dans le

stade adulte. Rapporté à 1 année de vie, cela donne une division du temps pour chaque stade équivalente à 10.4 semaines de vie juvénile, 3.6 semaines de vie sub-adulte et 38 semaines de vie adulte. Donc :

$$\underline{JJ = {}^{10.4}\sqrt{0.5} = 0.936}$$

Booth *et al.* (2000) ont montré que 75 à 80% (77% en moyenne) des individus non matures (nouvellement éclos) le devenaient en 4 semaines (passage de juvénile à adulte). Ceci revient, en utilisant la division du temps obtenue par Nair et Bennour (1998) au calcul suivant:

$$JJ = {}^4\sqrt{1-0.77}$$

$$JJ = {}^4\sqrt{0.23} = 0.692$$

Lofs-Holmin (1983) a trouvé que 6.4 semaines (45 jours) étaient nécessaires pour que des individus mis en culture à 15°C en présence d'engrais fermier deviennent matures après éclosion. Ceci revient à obtenir une valeur de JS égale à 4.75 semaines (20% de temps en juvénile sur les 6.4 semaines). Soit :

$$JJ = {}^{6.4}\sqrt{0.5} = 0.897$$

Ainsi, la moyenne des valeurs de JJ trouvées dans la littérature nous donne une valeur de JS₁ de 0.841.

Ainsi sachant que JJ + JS + mortalité = 1, par différence JS₁ = 0.155.

- estimation de SS et SA en conditions optimales (i=1) :

D'après les résultats de Nair et Bennour (1998), nous avons déterminé que le temps passé dans le stade sub-adulte représentait 3.6 semaines par rapport au temps passé au stade juvénile qui vaut 10.4 semaines. Sachant que nous avons calculé un temps moyen de 5.68 semaines pour la réalisation du passage entre juvénile et sub-adulte (paramètre JS), ceci revient à déterminer que le paramètre SS représente une durée de 1.96 semaines (34.6% de 5.68).

Ainsi on obtient le calcul suivant :

$$SS_1 = {}^{1.96}\sqrt{0.5} = \underline{0.700}$$

Par différence, SA₁ vaut (1-mortalité-SS₁) 0.296.

4.3.3. Prise en compte de la quiescence chez *A. caliginosa*.

Lorsque les conditions environnementales deviennent peu favorables, certaines espèces de lombriciens ont la possibilité de ralentir leur activité et de se plonger dans un état de repos métabolique qualifié par Bouché (1972) de léthargie. Cet arrêt de l'activité motrice leur permet d'économiser leurs réserves d'énergie et de les allouer uniquement à leur survie. Les conditions à l'origine de ce phénomène sont principalement d'ordre climatique, (humidités et températures drastiques) mais peuvent être déclenchées (cas de la diapause) par un dommage de l'organisme (blessure). Cet état de repos, qui conduit dans la plupart des cas le ver à se replier sur lui-même dans une logette qu'il se confectionne plus en profondeur dans le sol, se décline selon plusieurs modalités toutes le plus souvent regroupées sous le terme d' "estivation". Bouché (1972) définit trois formes de léthargies:

- la quiescence,
- la para-diapause,
- la diapause.

La quiescence est une forme de repos non obligatoire, provoquée par un facteur d'origine extérieure et à tout moment réversible. La levée de cet état intervient lorsque les conditions redeviennent favorables. Trois facteurs peuvent déclencher la quiescence : la sécheresse du sol, des températures basses et la présence de produits toxiques (par exemple produits vermifuges dans les zones d'élevage).

La para-diapause est une forme de repos causée par la déshydratation du milieu ou un traumatisme. Elle entraîne des changements métaboliques tels que la régression des caractères sexuels externes ou la vacuité du tube digestif. Ce type de léthargie cesse tout comme la quiescence lorsque les conditions du milieu redeviennent favorables.

Enfin, la diapause possède les mêmes facteurs déclencheurs et les mêmes conséquences métaboliques que la para-diapause à la différence que les mécanismes qui interviennent derrière ce phénomène sont relayés par le système endocrinien des individus. Ceci a pour conséquence que la levée du facteur déclencheur ne met pas fin au processus.

Lee (1985) considère que la diapause peut être obligatoire pour certaines espèces et facultative pour d'autres et associe la diapause facultative à la para-diapause.

Pour ce qui concerne *A. caliginosa*, il semblerait que cette espèce soit principalement capable de quiescence et de diapause facultative. Edwards et Bohlen (1996) ont rapporté d'Evans et Guild (1947) que tous les individus d'*A. caliginosa* étaient capables de diapause facultative et pour beaucoup d'individus immatures capables de quiescence. Lee (1985) dans sa synthèse sur les modalités de léthargie des vers ne fournit pas exactement le même constat. Il rapporte de Satchell (1967) une diapause obligatoire uniquement pour les vers sexuellement matures et de la quiescence pour les juvéniles. Edwards et Bohlen (1996) rapportent que Reinecke et Ljungström (1969) et Martin (1978) attribuent à *A. caliginosa* de la diapause estivale. Alors que Mazantseva (1982) ne fait part que de quiescence tout comme Nordström (1975).

La seule certitude est qu'*A. caliginosa* en période de grande sécheresse du sol et de fortes températures ou de périodes de grand froid peut se réfugier dans un état de léthargie. On ne conservera donc pas les données rapportant de la diapause obligatoire.

En Suède, Boström et Lofs (1996) ont rapporté que 6% des individus d'une population d'*A. caliginosa* rentraient en estivation en juillet et 93% en août. Gerard (1967) rapporte que tous les vers de son étude étaient en quiescence en juillet pour une humidité du sol de 8,7% et qu'en août seuls quelques individus de l'espèce *Allolobophora longa* restaient actifs pour une humidité de 16%. Ils font également part d'une quiescence en hiver ne touchant que peu de vers dont quelques individus d'*A. caliginosa* feraient partie pour un sol froid à 0°C à 10 cm de profondeur.

A. caliginosa rentre donc dans la liste des espèces concernées par les phénomènes de léthargie. Nous avons par conséquent cherché à intégrer au modèle un paramètre de quiescence répondant aux conditions suivantes :

- une humidité inférieure à 20%, entraîne le phénomène de quiescence (conditions 3 et 4) ;
- au-delà de 20% d'humidité dans le sol, les vers resteront actifs quelles que soient les conditions de température, ainsi la quiescence n'interviendra pas en conditions 1 et 2 ;
- pour des températures du sol froides, comprises entre 0 et 5°C, il n'y a pas d'arrêt de l'activité des vers. En effet, Holmstrup (2007) a fait part d'une tolérance de l'espèce *A. caliginosa* au gel, sauf si l'humidité est mauvaise.

Ainsi, parmi les paramètres du cycle de vie de notre espèce modèle, les paramètres des individus (juvéniles, sub-adultes et adultes) seront affectés de la manière suivante :

- pour les paramètres de passage : valeur mise à 0 ;
- pour les paramètres de maintien : renforcement.

Ceci traduit la stratégie des vers quiescents qui limitent leur activité métabolique, ce qui stoppe leur croissance et bloque les passages aux stades supérieurs, augmentant ainsi le temps de maintien dans leur stade.

Ceci signifie qu'en condition 4, les paramètres CJ, JS et SA seront mis à 0.

De même, le paramètre AC sera mis à 0 pour $i=4$, car la production de cocons cesse chez les vers quiescents.

Boström et Lofs (1996) ont rapporté que peu d'individus d'*A. caliginosa* rentraient en estivation en juillet (6%) et Gerard (1967) rapporte qu'en août quelques individus de l'espèce *Allolobophora longa* restaient actifs. Ils font également part d'une quiescence en hiver ne touchant que peu de vers dont quelques individus d'*A. caliginosa* feraient partie. De plus, en ce qui concerne les juvéniles, Sims et Gerard (1999) insistent sur le fait que malgré, l'efficacité constatée de ce processus longtemps après l'apparition des conditions défavorables, tous les individus ne peuvent y avoir accès notamment les juvéniles nouvellement nés et ceux qui construisent des logettes trop en surface.

Ainsi pour tous les individus ne pouvant rentrer en quiescence et bénéficier de cette solution de survie, nous considérons que dans les conditions les moins favorables, celles où peut intervenir le phénomène de quiescence ($i=4$), 5% de la population ne pourra bénéficier de ce processus, ce que nous traduirons par de la mortalité. Ainsi la mortalité des juvéniles ($1 - JJ - JS$), des sub-adultes ($1 - SS - SA$) et des adultes (AA) sera fixée à 0.05.

Le paramètre de maintien des adultes AA_4 prend donc la valeur de 0.950 ($AA_4 = 1 - \text{mortalité}$).

De la même manière, $SS_4 = 0.950$ ($1 - SA - SS$ avec SA_4 précédemment fixé à 0) et de même pour $JJ_4 = 0.950$.

Le paramètre CC_4 ne sera pas touché par la quiescence puisque les cocons sont considérés comme des formes de survie et donc les 5% de mortalité ne lui seront pas attribués. La valeur de ce paramètre sera définie par la suite dans ce sous chapitre.

4.3.4. Détermination des paramètres pour les conditions $i=2$, $i=3$ et $i=4$.

Lorsque les conditions se dégradent:

(1) tous les termes de passage d'un stade au stade suivant sont considérés comme devant être égaux ou inférieurs au même terme dans la condition ($i=1$) ;

(2) tous les termes de mortalité sont considérés comme devant être égaux ou supérieurs au même terme dans la condition ($i=1$) ;

(3) tous les termes de conservation dans un stade donné sont considérés comme devant être égaux ou supérieurs au même terme dans la condition ($i=1$).

Les informations tirées de la littérature nous ont permis d'obtenir les valeurs de paramètres pour les conditions optimales ($i=1$), l'étude de la quiescence, nous a conduit à définir les valeurs de paramètres dans les conditions les plus défavorables ($i=4$). Ceci nous donne pour chaque paramètre deux bornes. Ne disposant pas de plus d'information pour pouvoir calibrer les valeurs de paramètres dans les conditions $i=2$ et $i=3$, nous avons décidé de définir la valeur des paramètres pour ces deux classes de conditions en répartissant de manière homogène la gamme de l'intervalle disponible.

Nous avons réalisé ce calcul pour les paramètres AA, SA, JS, CJ et AC. Si l'on prend l'exemple de SA :

$$[SA_1 = 0.296 \text{ et } SA_4 = 0] \Rightarrow \underline{SA_2 = 0.197} \text{ et } \underline{SA_3 = 0.099}$$

De la même manière : $JS_2 = 0.103$ et $JS_3 = 0.052$

$$\underline{CJ_2 = 0.250} \text{ et } \underline{CJ_3 = 0.125}$$

$$\underline{AC_2 = 0.637} \text{ et } \underline{AC_3 = 0.319}$$

$$\underline{AA_2 = 0.981} \text{ et } \underline{AA_3 = 0.965}$$

De la même manière pour la mortalité, celle-ci avait pu être définie de par la littérature pour la condition $i=1$ et pour la condition $i=4$. Ne disposant pas d'information suffisamment exploitable pour définir sa valeur pour les autres conditions, nous avons réparti de manière homogène la gamme de l'intervalle disponible et considéré que la mortalité pour la condition $i=2$ était égale à 0.019 et à 0.035 pour $i=3$.

Pour les cocons, la mortalité a été fixée à une valeur plus faible que celle donnée aux individus puisqu'ils représentent des formes de survie. Elle a donc été considérée comme doublant

Table 4.2

Valeurs des paramètres utilisés pour les simulations de Wormdyn II.

	i_1	i_2	i_3	i_4
AA	0.996	0.981	0.965	0.95
<i>Mortalité A</i>	<i>0.004</i>	<i>0.019</i>	<i>0.035</i>	<i>0.05</i>
AC	0.956	0.637	0.319	0
CC	0.621	0.742	0.863	0.984
CJ	0.375	0.25	0.125	0
<i>Mortalité C</i>	<i>0.004</i>	<i>0.008</i>	<i>0.012</i>	<i>0.016</i>
JJ	0.841	0.877	0.914	0.95
JS	0.155	0.103	0.052	0
<i>Mortalité J</i>	<i>0.004</i>	<i>0.019</i>	<i>0.035</i>	<i>0.05</i>
SS	0.7	0.783	0.867	0.95
SA	0.296	0.197	0.099	0
<i>Mortalité S</i>	<i>0.004</i>	<i>0.019</i>	<i>0.035</i>	<i>0.05</i>

d'une classe de condition à l'autre : mortalité cocons pour $i=1 = 0.004$, mortalité cocons pour $i=2 = 0.008$, mortalité cocons pour $i=3 = 0.012$, mortalité cocons pour $i=4 = 0.016$.

Les paramètres de maintien SS et JJ étant associés aux paramètres de passages estimés précédemment tels que SA, JS, peuvent alors être définis à l'aide de cette valeur et de la valeur de mortalité que nous avons considérée pour chaque binôme (stade*condition) pour les individus.

Ceci permet de définir :

$$\underline{SS_2} = 0.783$$

$$\underline{SS_3} = 0.867$$

$$\underline{JJ_2} = 0.877$$

$$\underline{JJ_3} = 0.914.$$

Pour les cocons, avec les valeurs de mortalités spécifiquement attribuées pour ce stade, $\underline{CC_2} = 0.742$ ($CC_2 = 1 - C_{J_2}$ - mortalité), $\underline{CC_3} = 0.863$ et $\underline{CC_4} = 0.984$.

La Table 4.2 présente une synthèse des paramètres qui viennent d'être fixés pour le modèle.

Table 4.3

Origine des données météorologiques utilisées pour la modélisation.

Parcelle	Température du sol et ETPp		Pluviométrie	
	Poste	Distance à la parcelle (Km)	Poste	Distance à la parcelle (Km)
ViB	Thiverval-Grignon	45	Buhy	10
ViM	Thiverval-Grignon	45	Buhy	10
Fa	Thiverval-Grignon	30	Magnanville	12
Cv	Thiverval-Grignon	30	Choisel	5
Cb	Thiverval-Grignon	30	Choisel	5

4.4. VALIDATION

4.4.1. Données utilisées pour le test.

Le modèle a été testé à partir des suivis parcellaires sur les cinq parcelles de 2009 et 2010. Pour chaque simulation, le modèle a nécessité une initialisation des abondances à chaque stade juvéniles, sub-adultes et adultes. Cette initialisation a été faite en prenant la valeur enregistrée au premier prélèvement de chaque campagne 2009 et 2010. Les simulations de la campagne 2010 ont été réalisées en réinitialisant les abondances avec la première observation de 2010, afin d'éviter la dérive du modèle pendant la période sans suivi entre les deux campagnes.

Les valeurs de température utilisées par le modèle ont été enregistrées par la station météorologique de Grignon, seule station ayant des mesures de températures du sol. La station a fourni des températures minimales et maximales journalières du sol pour une profondeur de 10 cm. Nous avons calculé à partir de ces données une valeur de température moyenne hebdomadaire pour 2009 et pour 2010, utilisée pour l'ensemble des parcelles.

Les valeurs d'humidité moyenne hebdomadaire de sol sur 0-30 cm ont été calculées à partir des données d'humidité mesurées par gravimétrie lors des prélèvements de vers de terre, et d'une interpolation entre ces dates basée sur un modèle de bilan hydrique. Pour ce bilan, les données de pluviométrie ont été obtenues à la station météorologique (MétéoFrance) la plus proche de chaque site. L'évapotranspiration (ETP Penman) n'étant pas disponible pour les stations les plus proches de chaque site, elle a été prise sur le poste météorologique de Thiverval-Grignon. La Table 4.3 présente les distances entre les parcelles et le poste météorologique utilisé, pour les valeurs de pluviométrie et de température de sol.

Le modèle de bilan hydrique utilisé calcule l'évolution de la réserve utile sur 30 cm à partir de l'équation suivante :

$$RU_{i+1} = \min(RU_{max}, RU_i + P_i - Kc_i * ETP_i)$$

Avec

i : indice de semaine

RU : réserve utile sur 30 cm (en mm)

RU_{max} : valeur maximum de la RU (en mm)

P : précipitations (en mm)

Kc : Coefficient cultural (sans dimension)

ETP : Evapotranspiration potentielle de Penman (en mm)

La valeur de RUmax est calculée à partir de l'équation :

$$RU_{max} = d_a * z * (H_{cc} - H_{pF4.2})$$

Avec

d_a : densité apparente du sol ($g \cdot g^{-1}$)

Z = profondeur considérée (constante à 300 mm)

H_{cc} : humidité massique du sol à la capacité au champ ($g \cdot g^{-1}$)

$H_{pF4.2}$: humidité massique du sol au point de flétrissement permanent ($g \cdot g^{-1}$)

La valeur de Kc est tirée des tables de valeurs par culture et stade phénologique de la FAO (1998)

L'humidité massique est calculée à partir de l'équation :

$$H_i = H_{pF4.2} + \frac{(H_{cc} - H_{pF4.2})}{RU_{max}} * RU_i$$

qui représente une interpolation linéaire entre les valeurs de RU nulle quand $H_i = H_{pF4.2}$ et égale à RUmax quand $H_i = H_{cc}$.

Pour chaque parcelle le modèle a besoin d'une estimation du nombre C^{CS} de cocons présents en hiver, afin de l'intégrer dans le calcul de l'apparition des juvéniles.

Cette valeur du nombre de cocons est calculée à partir du nombre d'adultes A présents à l'automne précédant, par l'équation :

$$C^{CS} = A * 10 * AC_i$$

Avec AC_i le taux de fécondité des adultes correspondant à la condition i de l'automne, et avec une valeur constante de 10 correspondant à la durée de 10 semaines d'incubation d'*A. caliginosa*.

Pour chaque parcelle on a besoin du nombre moyen d'adultes à l'automne précédant la simulation. Cette donnée n'étant pas enregistrée à l'automne 2008, la valeur utilisée dans les simulations de 2009 a été prise dans les suivis d'abondance de 2009. Autrement dit on a utilisé la valeur moyenne à l'automne 2009 pour remplacer la valeur inconnue à l'automne 2008. Par souci d'homogénéité la même procédure a été utilisée pour les simulations de 2010.

Table 4.4

Analyse de la qualité prédictive du modèle sans densité dépendance.

2009		ViB	ViM	Fa	Cv	Cb
RMSE	Total	45.36	171.17	47.64	4.00	3.86
	Juveniles	25.78	111.38	35.26	2.84	2.60
	Sub-adultes	14.15	25.59	7.28	0.70	0.48
	Adultes	12.44	50.06	11.90	1.38	0.99
RRMSE	Total	0.68	0.98	0.84	1.91	1.56
	Juveniles	0.59	1.06	1.28	1.69	1.60
	Sub-adultes	3.23	1.35	0.44	3.43	1.33
	Adultes	0.67	1.00	0.91	6.76	1.98
Biais	Total	-43.42	-153.49	-35.70	-2.79	2.90
	Juveniles	-25.32	-85.23	-30.44	-0.72	1.87
	Sub-adultes	-13.69	-23.34	2.79	-0.69	0.41
	Adultes	-4.40	-44.92	-8.05	-1.38	0.61
2010		ViB	ViM	Fa	Cv	Cb
RMSE	Total	134.78	71.13	221.19	7.72	13.17
	Juveniles	78.72	29.84	134.15	4.85	7.40
	Sub-adultes	27.48	28.17	45.12	1.37	2.59
	Adultes	30.18	24.38	45.19	1.72	3.67
RRMSE	Total	3.32	0.59	2.43	5.55	5.38
	Juveniles	2.89	0.30	2.32	6.47	4.74
	Sub-adultes	14.46	3.82	7.97	10.54	-
	Adultes	2.64	1.72	1.65	3.37	4.12
Biais	Total	-89.49	-57.48	-197.72	-5.94	-7.75
	Juveniles	-51.61	-12.83	-119.00	-3.57	-4.50
	Sub-adultes	-20.13	-21.64	-42.27	-0.96	-1.66
	Adultes	-17.75	-23.61	-36.45	-1.38	-1.58

La RMSE et le biais sont donnés en nombre d'individus.m² de sol.

4.4.2. Résultats des simulations sans fonction de densité dépendance, et analyse des écarts.

Afin d'évaluer la qualité prédictive du modèle nous avons utilisé les trois indicateurs présentés ci-après. Le biais permet d'estimer le degré de surestimation ou de sous-estimation du modèle. La RMSE permet d'évaluer la qualité prédictive du modèle et de comparer, par stade de développement, les années entre elles. La RRMSE permet de comparer la valeur prédictive du modèle entre stades.

∞ Biais du modèle :

$$Biais = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (O_i - P_i)$$

∞ Racine carrée de la moyenne des erreurs (Root Mean Square Error):

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}$$

∞ Racine carrée de la moyenne des erreurs relative (Relative Root Mean Square Error) :

$$RRMSE = \frac{\sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}}{\bar{P}}$$

Avec

n = nombre d'observations

O_i = valeurs observées

\bar{O} = moyenne des valeurs observées

P_i = valeurs simulées

\bar{P} = moyenne des valeurs observées

Dans les pages qui suivent, nous commenterons la capacité du modèle à simuler les dynamiques de population parcelle par parcelle, en commençant par l'année 2009. Pour chaque parcelle, nous avons rentré la température du sol (celle de Thiverval-Grignon ; identique pour toutes

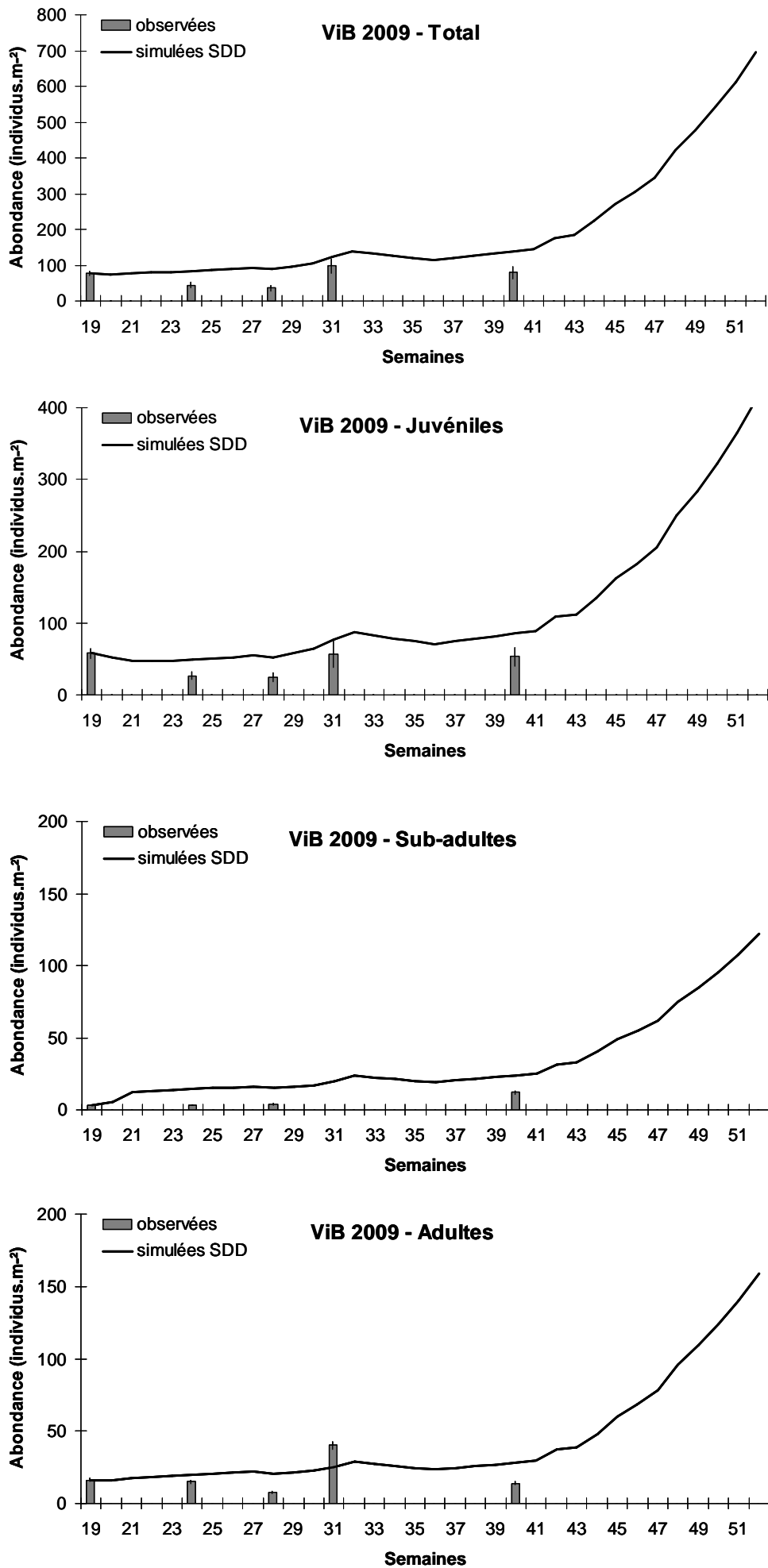


Figure 4.8

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViB en 2009 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

les parcelles), l'humidité (à -10 cm, calculée semaine par semaine avec la formule du bilan hydrique présentée plus haut à partir des pluviométries des 3 stations météo retenues) et la valeur initiale mesurée sur le premier prélèvement de chacune des deux années d'étude. Les sorties du modèle sont exprimées en nombre d'individus par m² et sont présentées sous forme de courbe, en abondance totale et par classe d'âge. La Table 4.4 donne les valeurs des indices statistiques calculés en 2009.

- Parcelle ViB 2009

Sur le nombre total de vers le modèle prédit quasiment une stagnation pendant les douze premières semaines, suivi d'une phase de croissance lente de douze semaines également, avant une croissance d'allure exponentielle. Le modèle surestime en permanence les données mesurées de 25 à 146 %. Les données mesurées présentent d'abord une diminution pour les trois premières périodes de prélèvement puis un retour au niveau initial. Cette dynamique est assez mal représentée par le modèle : du fait de la surestimation on a une stagnation au lieu d'une baisse et une augmentation au lieu de la stagnation. En fin de simulation l'augmentation des populations prédite par le modèle n'est pas crédible. Les prédictions sont relativement correctes pour le nombre de juvéniles, avec une erreur de 34 à 111 %. A l'inverse le modèle prévoit une abondance moyenne de sub-adultes de l'ordre de 20 individus pendant la période de suivi, alors que les données n'en enregistrent que 5. Enfin si en moyenne sur les 4 dates utilisées, le nombre d'adultes est assez bien prédit, le modèle prévoit mal la dynamique et les erreurs individuelles sont fortes. On a donc pour certains stades, adultes et surtout sub-adultes, des erreurs de prédiction beaucoup plus fortes que pour l'abondance totale.

- Parcelle ViM 2009

Le nombre total de vers sur la parcelle ViM en 2009 tend à s'accroître progressivement tout au long du temps d'observation du suivi jusqu'à la semaine 32 où la dynamique enregistre un pic. Puis les abondances simulées décroissent pendant 7 semaines à la suite de ce pic avant que n'intervienne comme pour la parcelle ViB une phase de croissance exponentielle. Cette dynamique de la population totale de vers est de beaucoup surestimée par le modèle, la surestimation pouvant atteindre de 51 jusqu'à 193% sur la dernière observation. Les simulations enregistrées pour les juvéniles sont correctes pour la première observation que l'on rencontre après celle utilisée pour l'initialisation (21% de différence). Puis les valeurs simulées décrivent une ascension de la dynamique avec une phase de pic et de décroissance à l'image de ce que l'on observe pour la dynamique totale

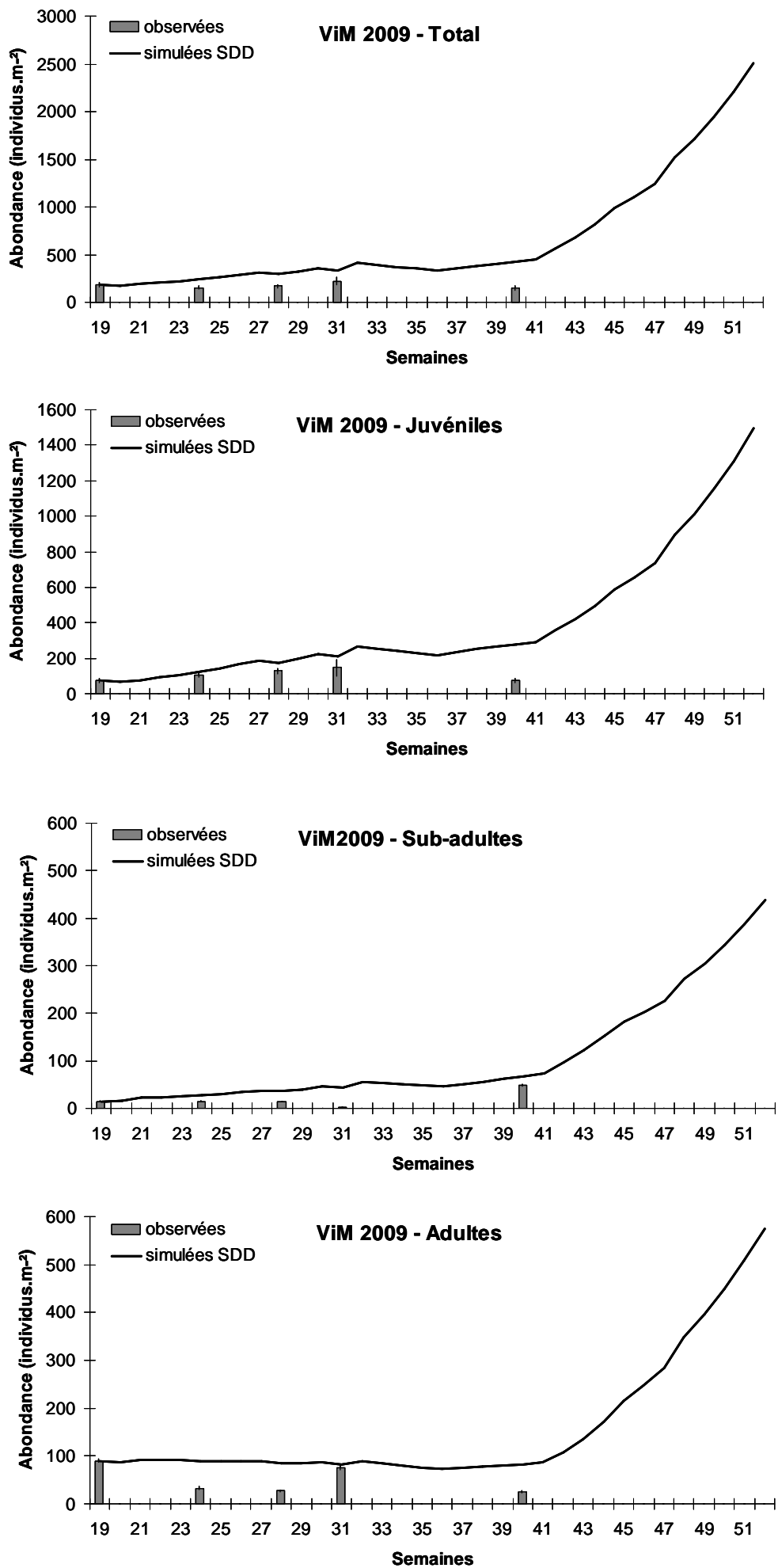


Figure 4.9

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViM en 2009 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

de vers. Ceci tient pour explication que c'est la dynamique des juvéniles qui conditionne la dynamique totale de vers sachant que les abondances de juvéniles enregistrées sur cette parcelle sont plus élevées que pour les autres stades de développement. La dynamique des sub-adultes est elle de beaucoup surestimée. Son allure rejoint l'allure générale décrite pour la dynamique des juvéniles et la dynamique des abondances totales. La dynamique des adultes présente une allure différente avec une longue phase de stagnation des abondances avant la phase de croissance exponentielle. Le modèle arrive à prédire l'abondance moyenne d'adultes en présence mais une observation date par date montre que celui-ci n'arrive pas à reproduire les fortes variations d'abondances présentes entre deux dates et qui pour les valeurs observées décrivent une dynamique en trois phases, une phase de déclin, puis une phase de reprise de la croissance et enfin une phase à nouveau décroissante.

- Parcelle Fa 2009

Les valeurs observées au cours du suivi parcellaire en 2009 décrivent pour la parcelle Fa une dynamique des abondances totales composée de trois phases : les 5 premières semaines, une phase où les abondances sont croissantes, puis la tendance s'inverse rapidement décrivant une phase plus longue composée d'une décroissance de 5 semaines et d'un ralentissement des abondances, puis une troisième phase de reprise de la croissance. Le modèle prédit également une dynamique de la population en trois phases. Les trois phases prédites ne sont pas toutes en accord avec les trois phases observées. Le modèle prévoit pendant les 10 premières semaines de simulation une croissance lente et faible des abondances. Puis les abondances simulées enregistrent un pic qui s'étale sur les 5 semaines suivantes avant d'amorcer une diminution qui atteint son minimum à la semaine n°38. Les abondances reprennent ensuite leur croissance et le modèle termine la simulation de cette parcelle de la même manière que pour les parcelles ViB et ViM c'est-à-dire par une croissance exponentielle des abondances non crédible avec la réalité. Les simulations obtenues pour les juvéniles et adultes surestiment de beaucoup les abondances observées. On observe notamment une recrudescence des abondances entre la 25^{ème} et 35^{ème} semaine pour les juvéniles, probablement le résultat des éclosions de cocons qui ont passé leur délai de 10 semaines d'incubation. Cette augmentation apparaît peut-être dans la réalité après la 25^{ème} semaine mais malheureusement ceci n'a pas pu être corroboré par des données de terrain. Les sub-adultes sont mieux prédits par le modèle puisque les valeurs simulées se maintiennent dans la gamme des valeurs d'abondances observées sur cette parcelle. Les données observées semblent montrer une progression positive en fin de période d'observation, progression que le modèle reprend.

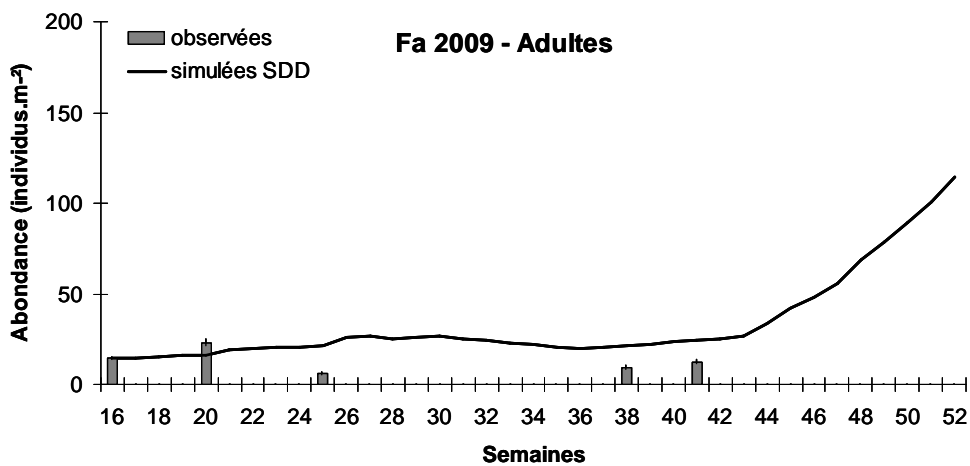
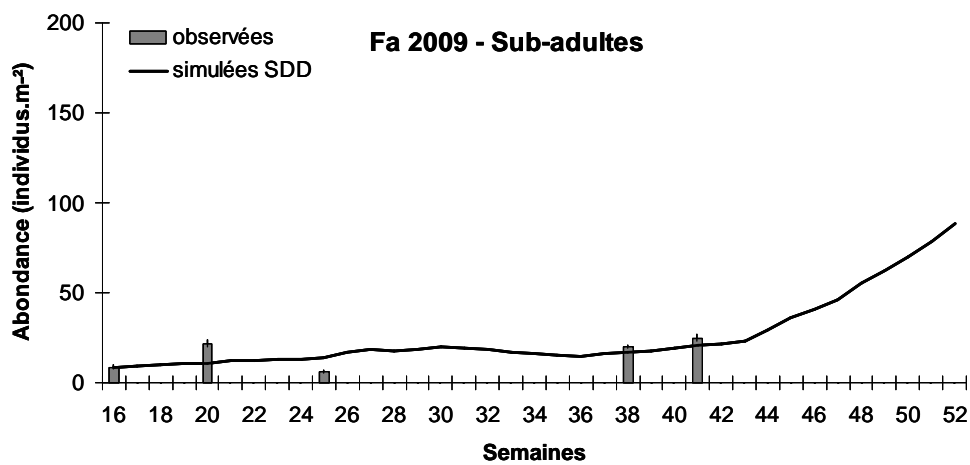
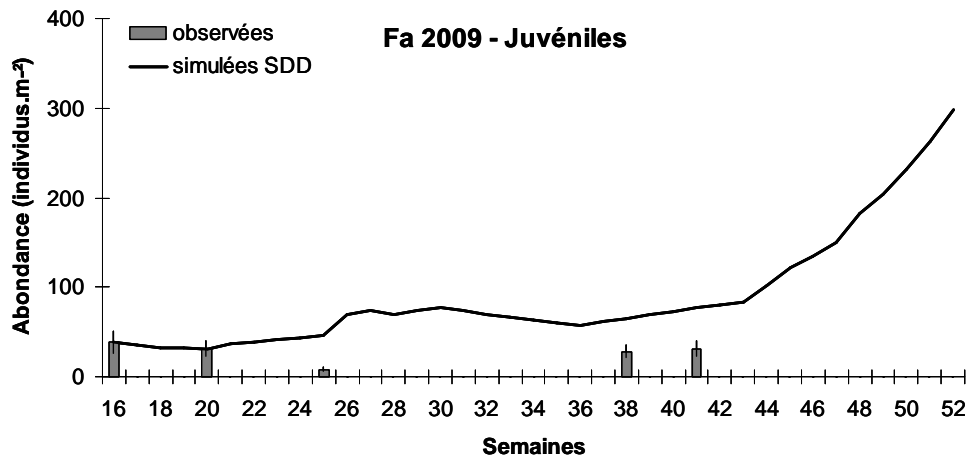
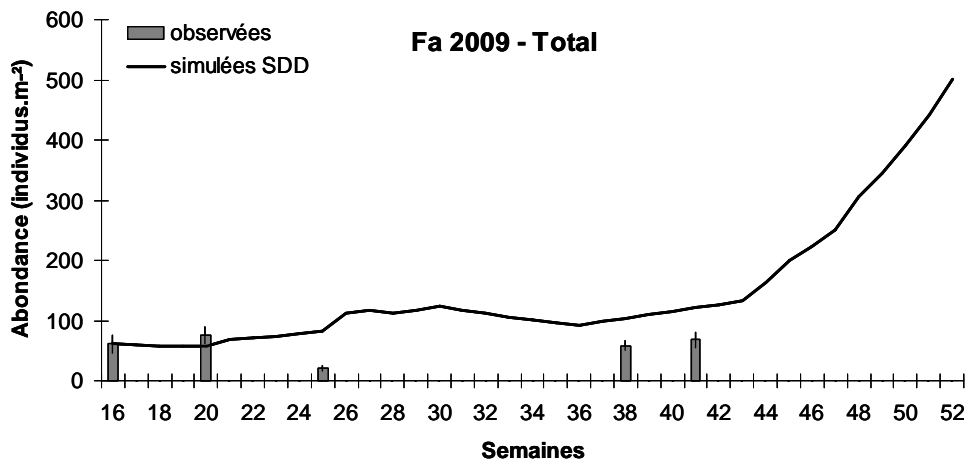


Figure 4.10

Valeurs observées et simulées de la parcelle Fa en 2009 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

- Parcelle Cv 2009

Sur le nombre total de vers le modèle prédit entre 2 et 20 vers par m^2 sur toute la période d'observation, pour l'essentiel sous forme de juvéniles. Pendant la première phase de la courbe simulée, les données sont conformes à ce résultat avec des valeurs prédites situées entre 2 et 8 vers comme dans le cas des données observées. En revanche, en fin de simulation à partir de la semaine 45 on observe une inflation de 8 à 20 vers pour laquelle on n'a pas de corrélation disponible avec des données observées. A la semaine 39, les juvéniles enregistrent un point d'observation à 7.2 ± 4.1 individus. m^{-2} . Le modèle ne retranscrit pas cette forte inflation dans ces prédictions. Cette valeur est constituée pour la moitié de répétitions avec des valeurs nulles, pour trois d'entre elles de 3.1 individus. m^{-2} et seulement deux répétitions ont des valeurs allant de 25 à 37.5 individus. m^{-2} . On peut s'interroger sur la validité de cette valeur mesurée dans le sens où celle-ci ne montre pas à 100% qu'on a bien une augmentation des abondances. La dynamique des sub-adultes simulée ne suit pas l'allure de la dynamique simulée pour les juvéniles ou les adultes. Le modèle prédit tout d'abord une diminution des abondances de sub-adultes les 10 premières semaines suivie d'une reprise des abondances jusqu'au niveau de base. Ce niveau rechute de la semaine 30 à 35 avant une inflation exponentielle des abondances en fin de suivi. La différence entre l'allure des dynamiques des trois classes d'âge se situe sur les toutes premières semaines de simulation. Pour les juvéniles, les 5 premières semaines correspondent à une stagnation des abondances avant la première phase d'augmentation enregistrée communément aux trois classes d'âges. Pour les sub-adultes, il s'agit d'une diminution des abondances de moitié par rapport à la valeur d'initialisation (de 1 à 0.55 individus. m^{-2}). Les adultes voient leur population simulée augmenter.

- Parcelle Cb 2009

On constate que pour cette parcelle, le modèle a eu du mal à simuler les valeurs observées. Dans le cas de la population totale, les valeurs simulées sont restées à 0 jusqu'à la semaine n°29, puis ont commencé à décoller mais dans une gamme restant toujours inférieure à 1 individus. m^{-2} . La courbe des juvéniles montre d'où provient cette faible amorce de croissance sur l'abondance totale. En effet, les valeurs de départ de chaque stade ayant été initialisées à 0, la population s'est vu croître de quelques parts de juvéniles (les valeurs n'atteignent pas un individu entier) provenant de l'éclosion des cocons produits dans le sol avant la période d'observation. Cette éclosion a eu une répercussion sur les sub-adultes puis les adultes mais avec à chaque fois un délai correspondant au temps de passage nécessaire d'un stade à un autre. Le modèle est fortement impacté par la valeur d'abondance donnée à l'initialisation (0 individus. m^{-2} au total, 0 juvéniles, 0 sub-adulte et 1 adulte),

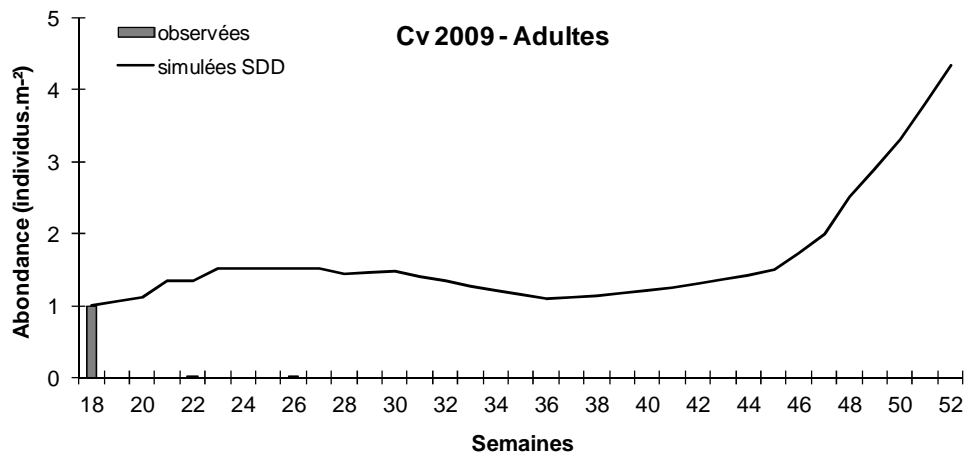
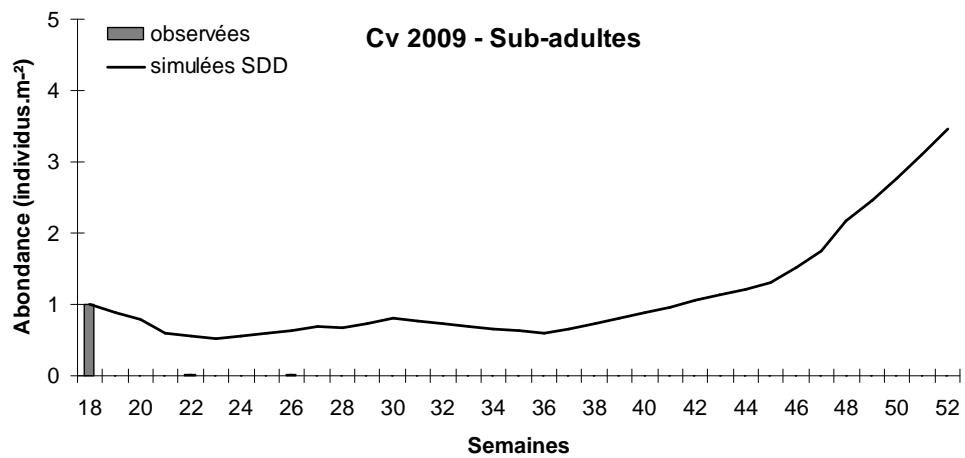
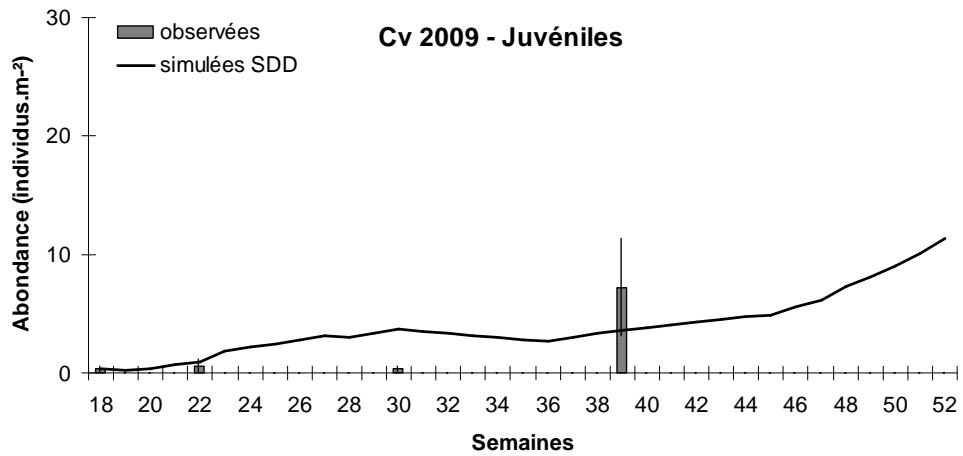
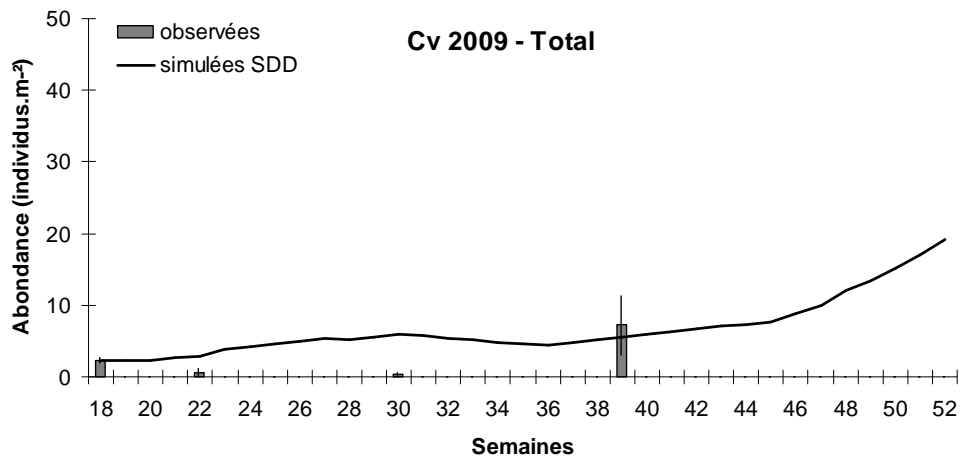


Figure 4.11

Valeurs observées et simulées de la parcelle Cv en 2009 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

valeur qui ne permet pas au modèle de produire des vers en quantité s'il n'a aucun individu au départ en entrée.

- Parcelle ViB 2010

D'après les valeurs de RMSE, les valeurs simulées obtenues pour cette parcelle en 2009 présentait de meilleures estimations qu'en 2010 et ce pour toutes les catégories de classes d'âge (Table 4.4). Pour les abondances totales, concernant l'allure de la dynamique, la courbe simulée suit les variations de la dynamique observée. L'allure observée décrit une baisse des effectifs les premières semaines avec un minimum atteint entre la semaine n°20 et 23 suivi d'un pic des abondances à la 26^{ème} semaine, pic que l'on retrouve parmi les valeurs simulées avec un décalage d'une semaine. Ensuite la dynamique des valeurs observées décrit une stabilité des abondances à un niveau plus faible que le pic enregistré jusqu'à l'observation d'un second pic en semaine 42. Le modèle prédit également une phase de stabilité puis avant l'apparition du pic pour les valeurs observées, celui-ci dès la semaine 40 prédit une inflation des abondances jusqu'à des abondances qui dépassent les 760 individus.m² en fin de période d'observation. Cette dernière phase semble peu probable dans la réalité puisqu'un point d'observation à la semaine 46 montre une tendance de la population réelle à décliner. Les stades de développement les mieux prédits pour cette parcelle en 2010 correspondent aux adultes et juvéniles. Les valeurs de simulations obtenues pour les sub-adultes sont les plus médiocres (RRMSE = 14.46) avec une forte surestimation des abondances (biais = -20.13 individus.m²). Pour les trois classes d'âge on observe en fin de simulation la croissance exponentielle des abondances qui semble bien plus déconnectée des valeurs observées pour les juvéniles et les sub-adultes que pour les adultes. En ce qui concerne les adultes, le modèle a réussi à maintenir un niveau d'abondance moyen en adéquation avec la réalité (RRMSE de 2.64). En revanche, il n'a pas réussi à retraduire l'allure en dent de scie imposée par les valeurs observées.

-Parcelle ViM 2010

La parcelle ViM en 2010 est celle qui a obtenue les simulations les plus proches de la réalité. Si on considère les valeurs totales d'abondances, on obtient le biais le plus faible (-57.48 individus.m²). Ceci se traduit par une allure de dynamique simulée cohérente avec la dynamique réelle. On peut cependant noter une dégradation de la simulation en fin de période avec pour les trois dernières dates, une forte surestimation des abondances (49 à 87% supplémentaires). Les juvéniles sont en particulier bien simulés pour ce qui est de leur niveau d'abondance avec la RRMSE la plus faible des trois classes d'âge. Le modèle là encore surestime de beaucoup les données obtenues pour la classe

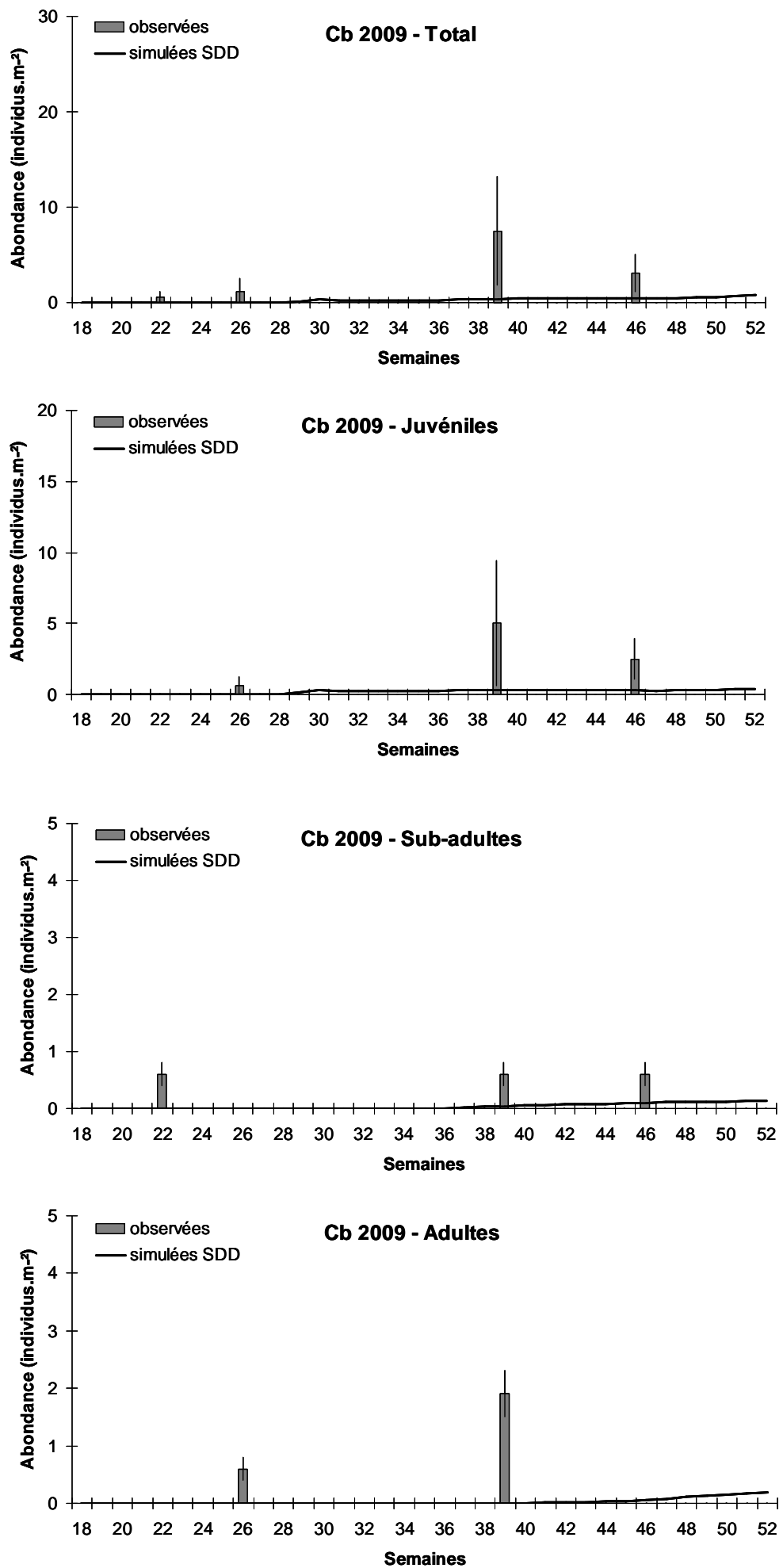


Figure 4.12

Valeurs observées et simulées de la parcelle Cb en 2009 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

des sub-adultes. Pour ce qui est de la classe des adultes le modèle est bien moins pertinent que ce qu'il avait été dans le cas de la parcelle ViB en 2010. Le modèle n'arrive pas à reproduire la forte diminution d'abondance observée dès le deuxième point d'observation et qui dure jusqu'à la semaine 42. Ceci laisse penser que le modèle est resté sous la dépendance de la première observation qui a servi de base pour l'initialisation des populations et qui donnait une valeur d'adultes bien supérieure aux valeurs observées suivantes (24 adultes.m⁻² contre 4 adultes en moyenne sur les trois dates suivantes).

- Parcelle Fa 2010

Le modèle dans le cas de cette parcelle a eu plus de difficulté à être un bon estimateur des abondances de vers d'une part et de l'allure de la dynamique d'autre part comparé aux estimations réalisées pour les deux parcelles précédentes (ViB et ViM). Les valeurs de biais obtenues pour Fa le prouvent avec une surestimation pouvant atteindre quasiment 200 individus de plus au mètre carré (biais total = -197.72 individus.m⁻²). Dès la septième semaine d'observation, les abondances simulées doublent par rapport aux observations. Le modèle décrit une dynamique avec une première phase d'augmentation jusqu'à la semaine n°27 suivie d'une légère décroissance jusqu'à la 32^{ème} semaine. Puis une seconde phase de croissance s'amorce pendant encore 12 semaines avant de terminer la simulation par une croissance exponentielle de la population lombricienne. Le même schéma se reproduit pour les trois classes d'âges. Parmi elles, la population des adultes présente la RRMSE la plus faible. Le modèle prédit correctement les deux premiers points d'observation de la période de simulation, puis pour tous les autres points s'observe une surestimation allant jusqu'à être 16 fois plus élevée que les valeurs observées. Il en est de même pour les juvéniles avec une surestimation un peu moins forte mais avec des valeurs qui se démarquent des observations dès le troisième point. Les sub-adultes sont dès le début bien trop surestimés par le modèle.

- Parcelle Cv 2010

L'allure de la dynamique de la population totale décrite par le modèle pour cette parcelle correspond à une croissance longue et progressive des abondances. Là encore on observe l'envolée des valeurs simulées en fin de période d'observation. Cette augmentation semble plus crédible que dans le cas des parcelles ViB ou Fa et rejoint le cas de la parcelle ViM qui présente en fin de période d'observation des valeurs observées ascendantes d'abondances et qui viennent appuyer cette envolée. De plus dans le cas particulier de la parcelle Cv, tout comme de la parcelle Cb, les valeurs d'abondances observées sont bien plus faibles que ce que l'on trouve habituellement en France dans

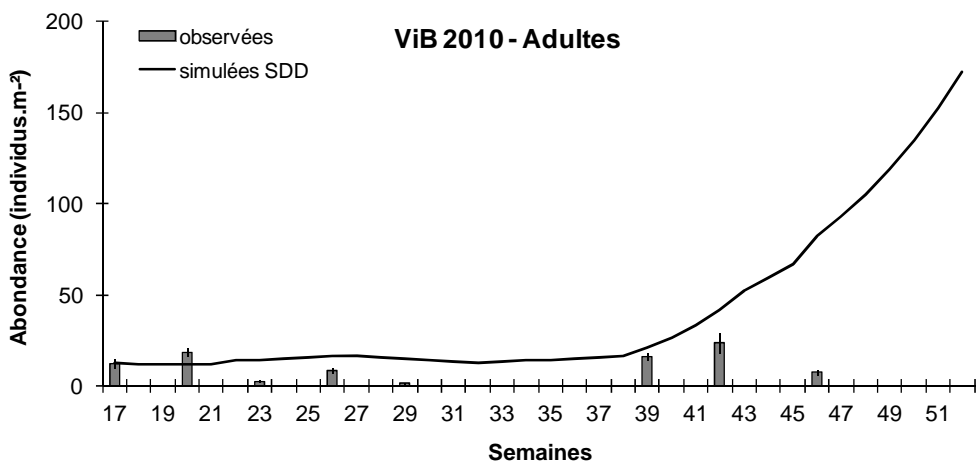
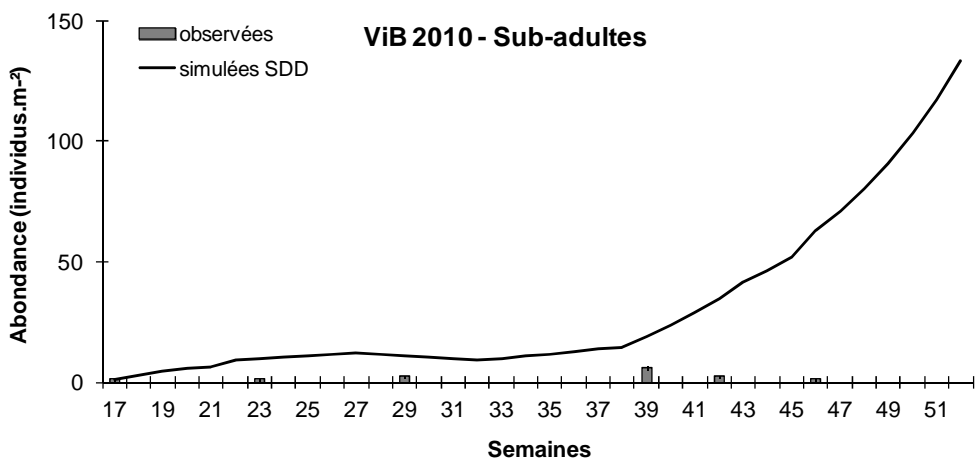
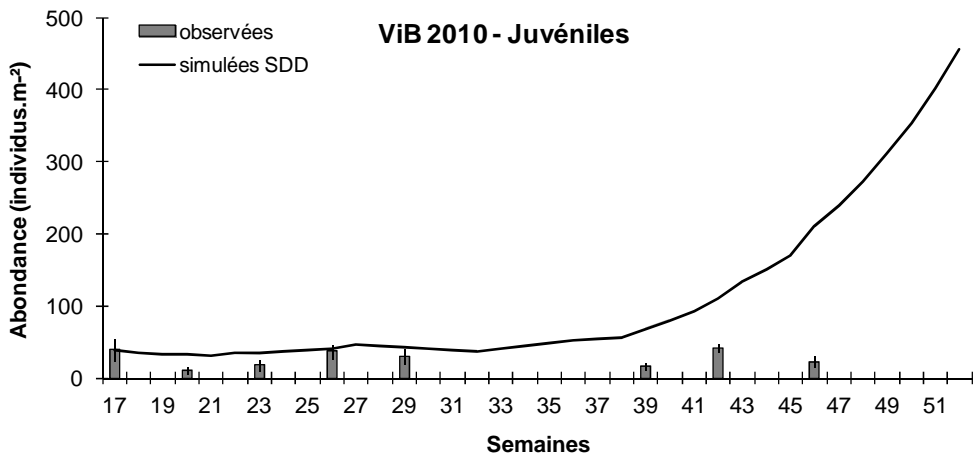
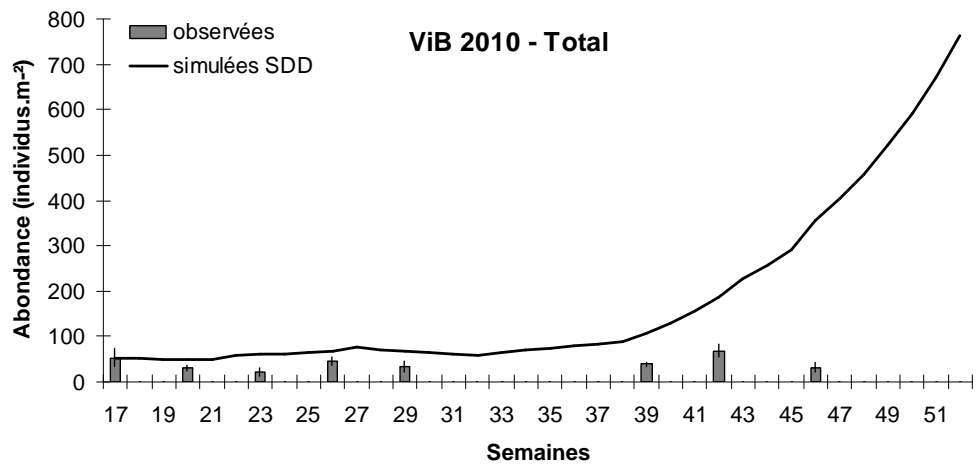


Figure 4.13

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViB en 2010 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

des systèmes cultivés. Ainsi l'augmentation des abondances qui atteint au maximum 40 individus.m² reste logique et même encore en deçà de la moyenne observée sur nos autres parcelles. Parmi les trois classes d'âge, les RRMSE montrent que les individus les mieux prédits sont les adultes (1.65). Le modèle, même avec une faible initialisation des populations (0 pour les juvéniles et les sub-adultes et 1.3 individus.m² pour les adultes) ne peut pas concevoir des valeurs de populations aussi faibles que ce que les observations indiquent à partir des conditions climatiques fournies en entrée.

- Parcelle Cb 2010

La parcelle Cb présente en 2010 une allure de dynamique prédite similaire à celle obtenue pour la parcelle Cv pour ce qui est des abondances totales de lombriciens. En revanche si on regarde chaque point observé, on remarque que le modèle arrive à mieux caler son niveau d'abondance moyen simulé. Le modèle passe par deux points d'observation (semaine 28 et 35). L'envolée des abondances simulées en fin de simulation n'est pas dans le cas de Cb corrélé à des points d'observation décrivant une phase ascendante de la population. Les juvéniles sont assez bien simulés sur cette parcelle. Les adultes obtiennent des valeurs de prédiction aussi bonnes mais le modèle n'a pas pu simuler le pic d'abondances à la 28^{ème} semaine et a conservé un niveau stable des abondances. En ce qui concerne les sub-adultes, le modèle prédit une évolution de cette part de la population allant jusqu'à 12 individus.m² en fin de simulation. Cette estimation du modèle vient essentiellement des données climatiques fournies en entrée et de la production de la croissance des cocons présents dans le système avant le début de la simulation puisque la présence d'aucun individu n'a été renseignée en début de simulation et aucun individu sub-adulte n'a été enregistré sur cette parcelle en 2010.

Conclusions

Le modèle surestime les populations de vers. Cependant, en faisant abstraction de la croissance exponentielle observée en fin de simulation, les valeurs simulées restent dans une gamme cohérente avec les valeurs observées et, plus généralement, mesurées en milieu cultivé.

Le modèle simule mieux le niveau moyen d'abondance que les fluctuations autour de ce niveau moyen. La sensibilité aux variations de conditions de milieu (température, humidité) n'est pas suffisamment forte pour introduire de fortes variations de population.

Le modèle prévoit un fort accroissement des populations en fin de période de simulation. Ce phénomène peut s'expliquer partiellement de la façon suivante : en 2009 comme en 2010, les températures et les humidités en fin de période (octobre) conduisent à des conditions 1 ou 2, favorables. La répétition de périodes favorables introduit un effet cumulatif et l'abondance

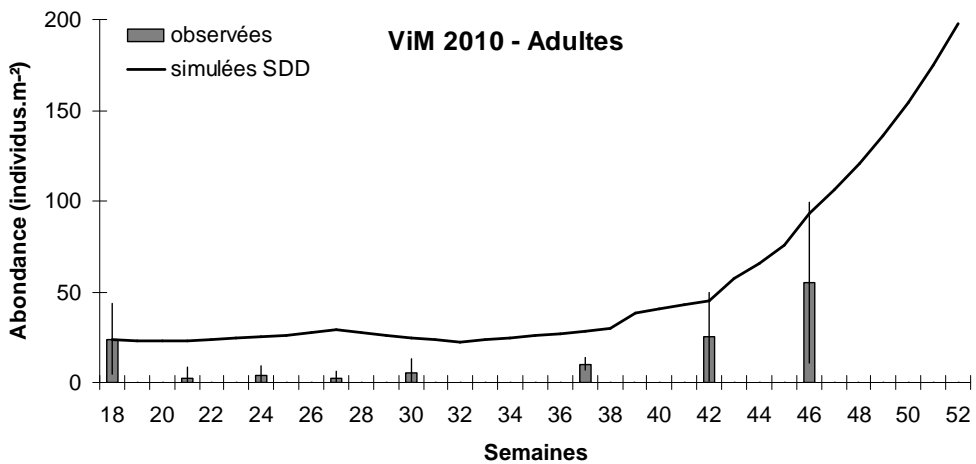
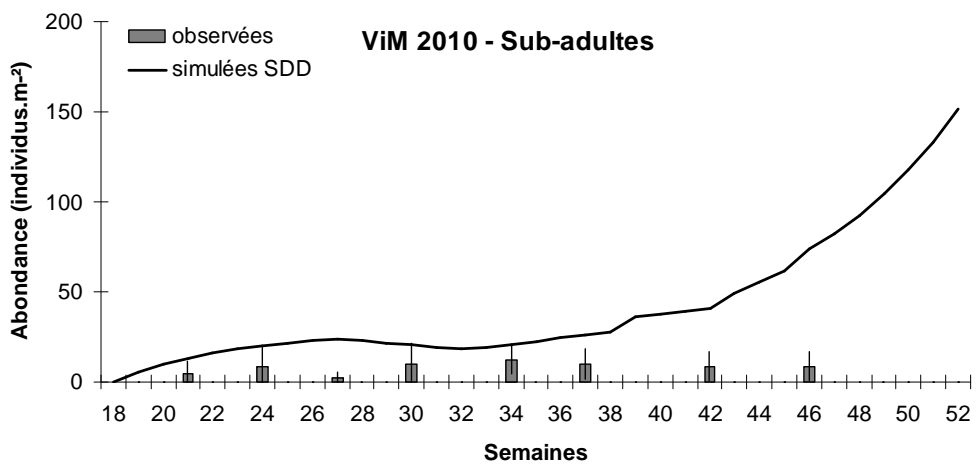
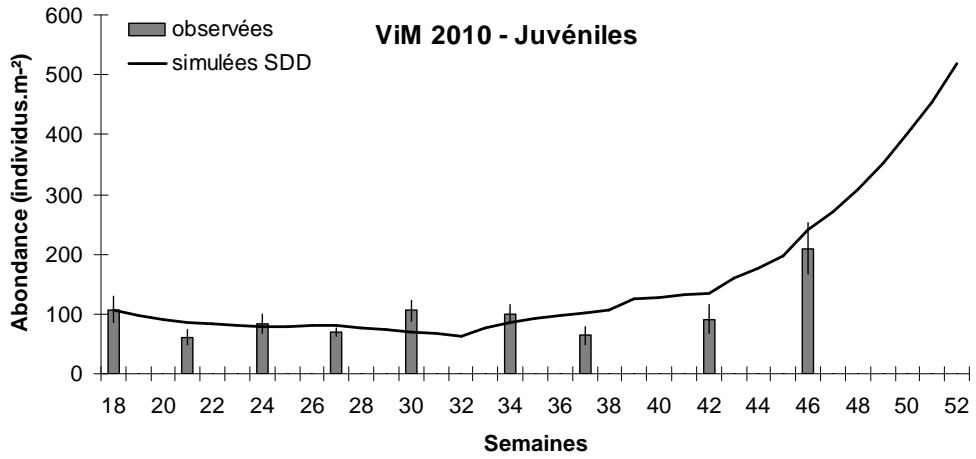
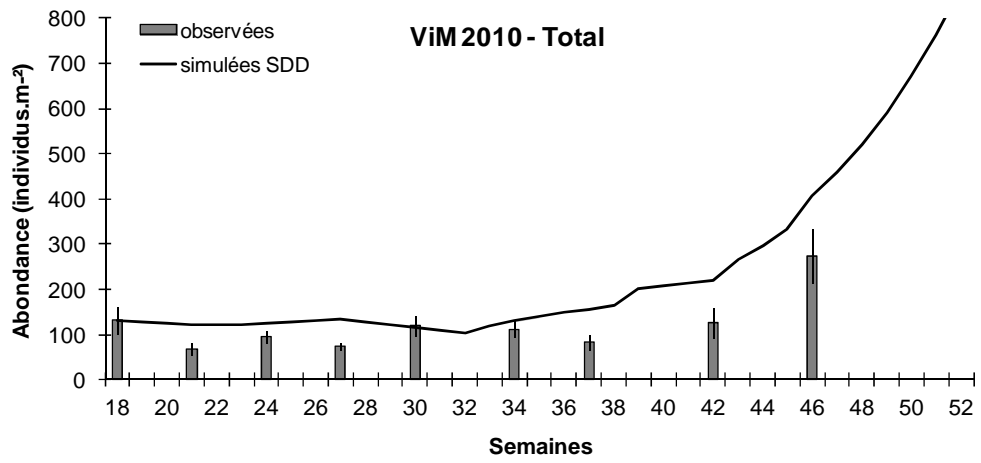


Figure 4.14

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViM en 2010 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

augmente brutalement, atteignant des niveaux irréalistes (plus de 2.500 individus par m² sur ViM en 2009 par exemple).

Pour améliorer les performances du modèle, une première possibilité serait de reconsidérer les valeurs des paramètres du cycle de vie dans les conditions favorables. En effet nous avons fait l'hypothèse que les chiffres trouvés dans la littérature pour des conditions de laboratoire pouvaient s'appliquer aux bonnes conditions du champ. Il est probable qu'en milieu naturel le niveau de ressources trophiques, beaucoup plus faible qu'en conditions contrôlées, conduise à des taux de survie et de fécondité plus faibles. Un paramétrage spécifique à ces conditions de champ serait donc nécessaire.

Une deuxième possibilité consiste à intégrer le niveau de ressources trophiques dans le modèle, en ajoutant une réponse des valeurs de traits de vie à la densité de population. Nous avons privilégié cette approche en développant une version du modèle avec densité dépendance.

4.5. PRISE EN COMPTE DE LA DENSITE DEPENDANCE CHEZ *A. CALIGINOSA*.

4.5.1. Etat des connaissances.

La littérature rapporte que les interactions entre les espèces lombriciennes peuvent être de différente nature, neutre, positive ou négative (Uvarov, 2009).

Lorsque la densité de population devient trop élevée dans un milieu donné, ces interactions peuvent avoir un effet sur la croissance des populations (Eriksen-Hamel et Whalen, 2007). Cette surpopulation provoque une réduction de la croissance et de la reproduction des vers ce qui amène les individus à réduire leur activité de consommation de nourriture lorsque ceux-ci ne peuvent pas migrer pour réduire la pression exercée par cette surpopulation. Eriksen-Hamel et Whalen (2007) ont déterminé dans leur étude en pot que la présence de 10 individus d'*A. caliginosa* ou de 3 individus de *L. terrestris* par litre de sol en compétition intra spécifique engendrait une perte de poids des vers et une réduction de la vitesse de croissance. Dans les cas de mise en compétition inter spécifique de ces deux espèces, la présence d'un seul des deux types d'individus suffit à provoquer les conséquences négatives de la surpopulation. De plus les auteurs concluent que les individus de grande taille réduisent plus leur croissance que ceux de taille plus petite à densité de population comparable. Decaëns *et al.* (2008) concluent dans leur étude que la compétition inter spécifique joue un rôle

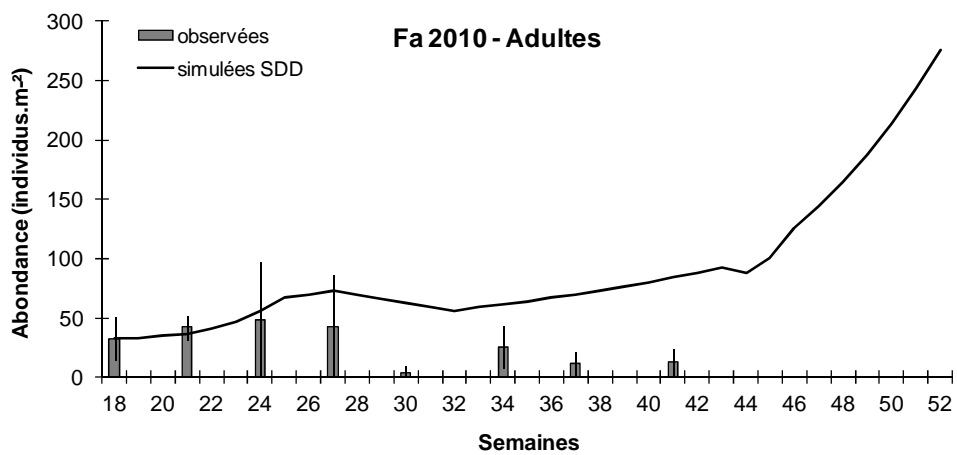
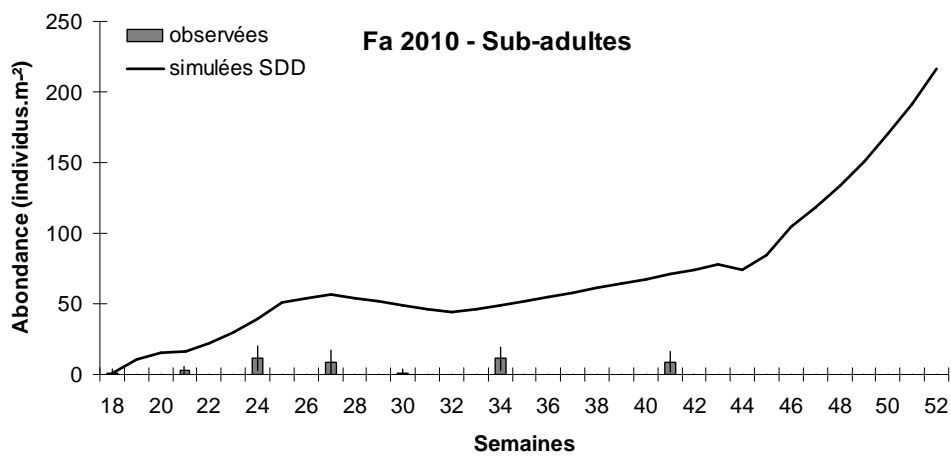
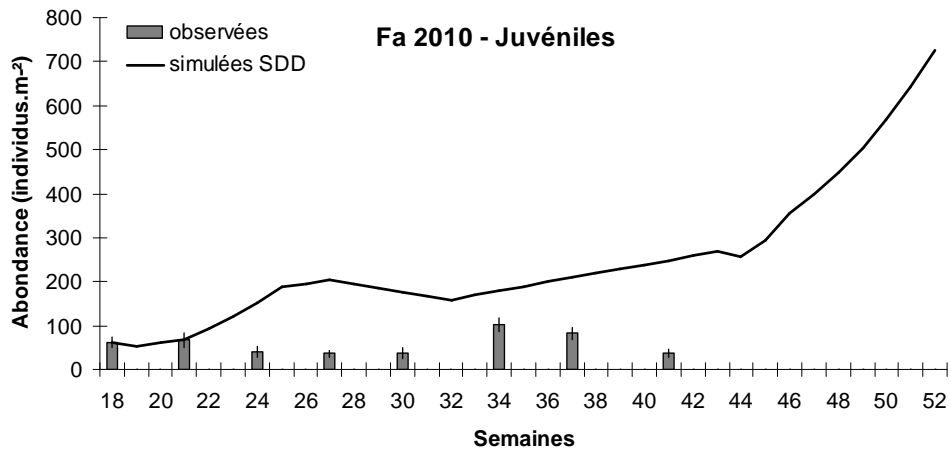
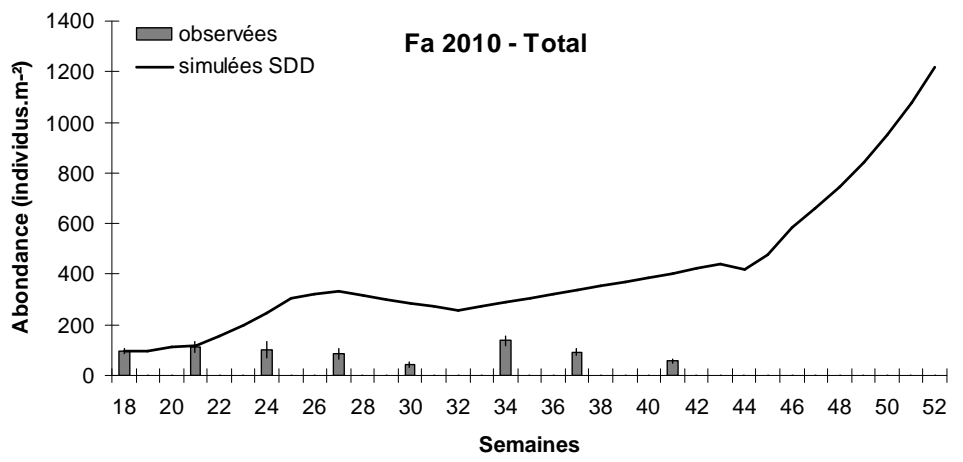


Figure 4.15

Valeurs observées et simulées de la parcelle Fa en 2010 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

fondamental dans l'assemblage des communautés de vers. Aussi, la surpopulation engendre des retards de croissance. Klok (2007), dans une étude en pots, a étudié les effets de l'augmentation de la densité de population sur la population de l'espèce *L. rubellus*, en plaçant les individus à des densités croissantes allant de 300 à 1350 individus.m² (équivalence au champ). Il a observé que pour les valeurs les plus élevées de densité, la croissance individuelle des vers était ralentie, le développement freiné et la production de cocons a diminué. Butt (1998), dans une étude mettant en interaction six espèces (*A. chlorotica*, *A. longa*, *Dendrobaena veneta*, *L. rubellus*, *L. terrestris* et *Octolasion cyaneum*), a mis en évidence les effets de la compétition intra et inter spécifique sur la croissance et la production de cocons. La compétition intra spécifique a eu un effet dépressif plus fort sur la croissance et la reproduction que la compétition inter spécifique mais l'auteur conclue que les deux types de compétition ont eu un effet. La compétition peut aussi s'exprimer par d'autres mécanismes tel qu'il a été montré dans les travaux de Dalby *et al.* (1998) sur la compétition entre les espèces *A. longa*, *Microscolex dubius*, *A. trapezoides* et *A. caliginosa*. L'invasion de l'espèce *A. longa* n'a pas eu d'effet direct sur la population des deux espèces *A. trapezoides* et *A. caliginosa*, en revanche, la population de *M. dubius* a été réduite. Ils attribuent cet effet à la consommation des cocons de *M. dubius* par l'espèce *A. longa*.

Plus spécifiquement pour ce qui concerne l'espèce *A. caliginosa*, il a été démontré que cette espèce était sensible à la compétition inter et intra spécifique. Baker *et al.* (2002) a étudié les effets de la compétition entre l'espèce anécique *A. longa* et l'espèce endogée *A. caliginosa*. Cette étude met en évidence que la nature des interactions qui se mettent en place entre ces deux espèces est négative. La présence de l'anécique a un effet dépressif sur la croissance et l'abondance de la population d'*A. caliginosa*. Dans les monocultures de cette expérimentation, les effets négatifs de la surdensité de vers ont aussi été mis en évidence. Lentzsch et Gollack (2006), ont mené une étude pour déterminer les effets de la richesse spécifique des lombriciens sur la variabilité intra spécifique d'*A. caliginosa*. Ils ont démontré que la diversité intra spécifique des génotypes de cette espèce était significativement influencée par la richesse spécifique en vers. Ils attribuent les changements observés au degré de compétition élevé entre espèces ou à l'utilisation des niches. Baker *et al.* (1999) rapportent que le poids d'*A. caliginosa* a diminué lorsque la pression de compétition intra spécifique a augmenté dans une étude d'inoculation de vers dans des cosmes placés dans des milieux pâturés.

Dans cette étude et vis-à-vis de nos objectifs de modélisation, nous nous limiterons aux interactions uniquement entre lombriciens d'une part et nous ne considérerons pas les phénomènes de compétition avec d'autres taxa dont l'existence a été mise en évidence dans certaines études (e.g.

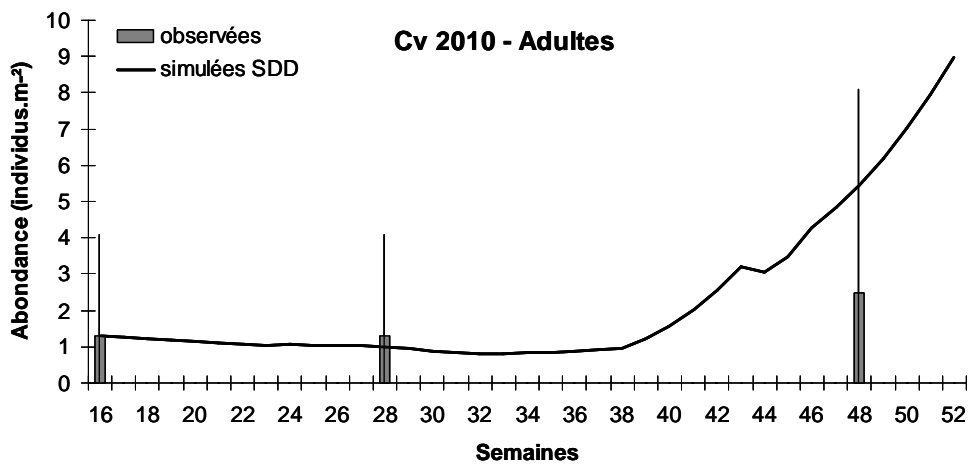
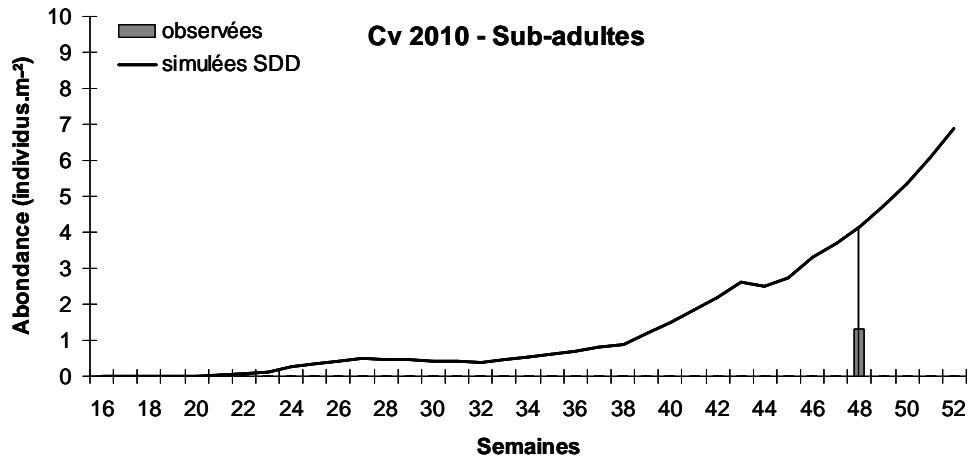
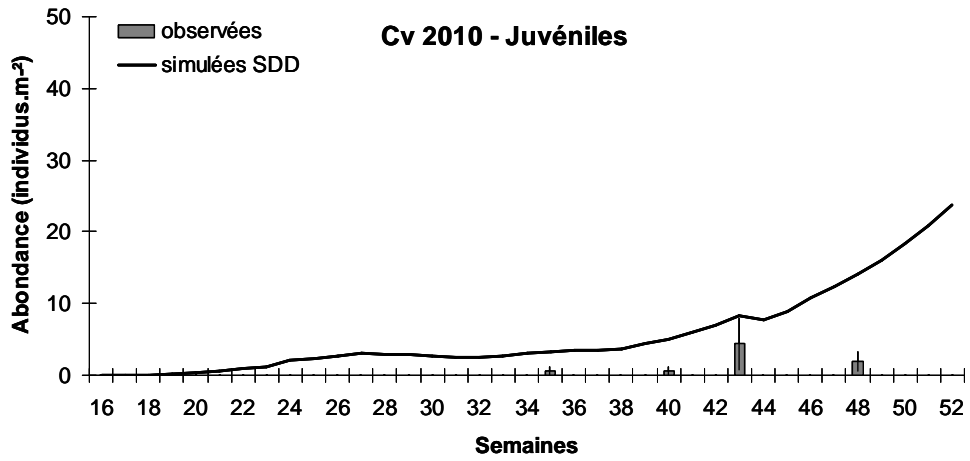
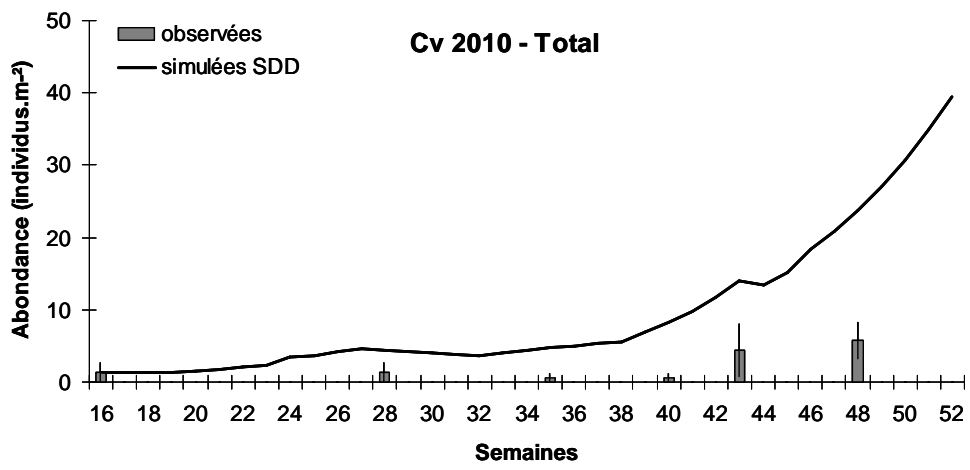


Figure 4.16

Valeurs observées et simulées de la parcelle Cv en 2010 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Cole *et al.*, 2006 ; Snyder *et al.*, 2009). D'autre part, nous ne prendrons en considération que la compétition intra spécifique pour l'espèce *A. caliginosa*.

4.5.2. Modes de représentation de la densité dépendance et de ses impacts.

Sans effet de la densité, le nombre de descendants d'un individu est indépendant de la taille de la population, ce qui conduit à une augmentation exponentielle des effectifs. Cependant, lorsque la population augmente, les individus commencent à se concurrencer pour les ressources ou l'espace. On observe alors une régulation de la population, notamment par modification des taux de mortalité et de reproduction. Lorsque cette régulation conduit à une natalité égale à la mortalité, on obtient une population d'effectif stable, cet effectif étant appelé capacité biotique, ou capacité de charge (K) du milieu.

La compétition peut concerner les relations entre individus d'une même espèce, compétition intra spécifique, ou d'espèces différentes, compétition inter spécifique, qui aboutit alors soit à une exclusion progressive d'une espèce soit à la coexistence d'espèces dans certaines proportions.

Sur le plan de la représentation mathématique, on a en l'absence de densité-dépendance, une évolution de l'abondance qui suit la loi suivante :

$$N_{t+1} = N_t + RN_t$$

Avec

N_t : l'effectif de la population à l'instant t

R : le taux de reproduction net maximal, somme des gains par natalité et des pertes par mortalité.

Ce qui mène à :

$$N_t = N_0 \cdot R^t$$

Avec :

N_0 : l'effectif initial

En l'absence de densité dépendance le taux de reproduction est indépendant de l'abondance.

L'introduction de la densité dépendance se fait en rendant le taux d'accroissement fonction de l'effectif N. Le modèle le plus simple est le modèle de Verhulst, ou modèle logistique pour lequel le taux d'accroissement est une fonction linéaire de l'abondance et varie entre R lorsque l'abondance

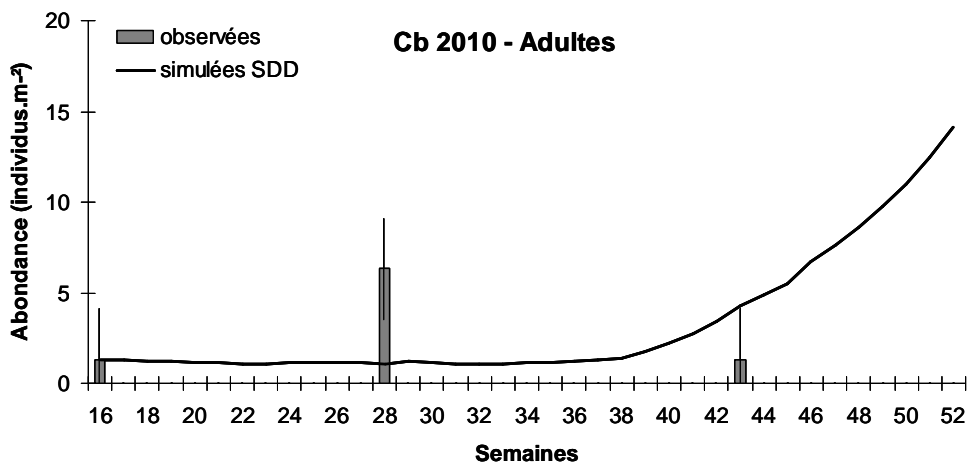
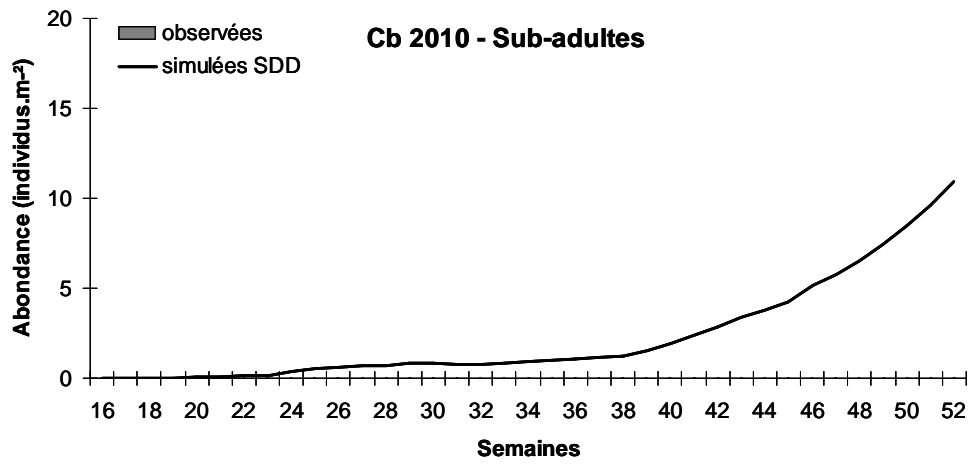
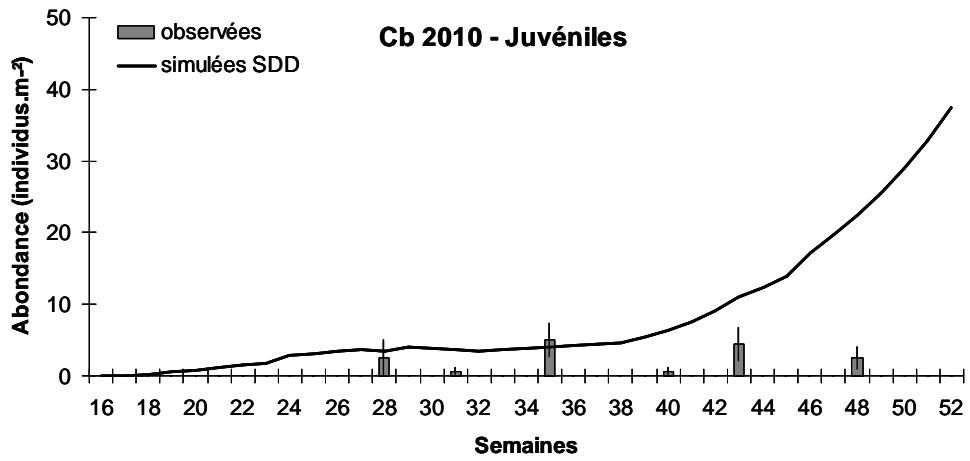
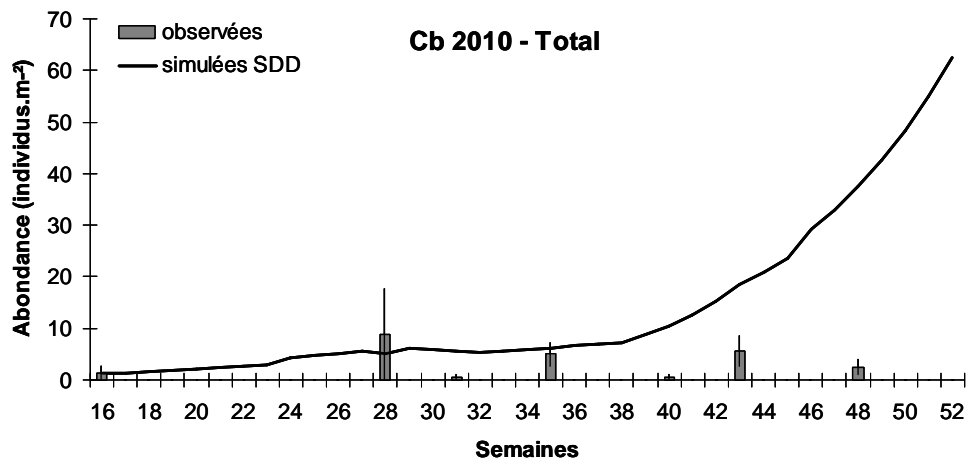


Figure 4.17

Valeurs observées et simulées de la parcelle Cb en 2010 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

est nulle et 0 lorsque l'abondance est égale à la capacité biotique K du milieu, nombre maximal d'individus. On a alors un taux d'accroissement R' égal à :

$$R' = R \times \left(1 - \frac{N_t}{K} \right)$$

Avec K la capacité biotique du milieu,

et :

$$N_{t+1} = N_t + R \times \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \times N_t$$

Cette relation a été très largement utilisée pour différentes populations d'organismes vivants. Des variantes ont été proposées pour tenir compte de différences entre espèces, en particulier selon que la compétition ne se fait sentir que pour des effectifs élevés (type grands mammifères) ou au contraire dès les abondances faibles (type insectes ou poissons). Le modèle logistique conduit à des effectifs qui saturent avec le temps, par compensation entre l'augmentation du nombre d'individus et la baisse du taux d'accroissement par individu. D'autres variantes permettent d'introduire :

- soit une surcompensation, et on a alors des effectifs qui culminent puis diminuent du fait d'une trop forte réduction du taux d'accroissement par individu,
- soit une sous compensation avec des effectifs qui progressent de moins en moins vite mais sans atteindre de niveau maximal. Ce dernier cas permet de traduire l'effet Allee pour lequel le taux d'accroissement par individu est plus bas pour les abondances faibles, par exemple du fait d'une diminution des chances de rencontre pour la reproduction, ce qui peut mener la population à l'extinction.

Nous avons choisi, pour introduire la densité dépendance, d'utiliser le modèle de Verhulst, mais en le mobilisant au niveau des paramètres de la Matrice de Leslie-Lefkovich et non au niveau du taux d'accroissement global de la population.

4.5.3. Introduction de la densité dépendance dans Wormdyn.

La fonction de densité dépendance introduit un facteur Cp de compétition, rapport entre les besoins en ressources et la capacité biotique du milieu, avec :

$$C_p = \frac{(\text{coeff Juv} * \text{NbJuv}) + (\text{coeff Sad} * \text{NbSad}) + (\text{coeff Ad} * \text{NbAd})}{K}$$

Table 4.5

Abondances d'*A. caliginosa* utilisées pour déterminer K. Valeurs indiquées en individus.m⁻².

Parcelles et prélèvements retenus	Juveniles	Sub- adultes	Adultes	Total
ViB – 28/07/2009	57	0	40	97
ViM – 16/11/2010	209.1	8.8	55	272.9
Fa – 24/08/2010	109.1	11.3	25	137.2

Table 4.6

Analyse de la qualité prédictive du modèle avec densité dépendance.

2009		ViB	ViM	Fa
RMSE	Total	19.45	81.19	23.63
	Juveniles	17.40	89.26	19.69
	Sub-adultes	6.14	24.87	18.00
	Adultes	15.01	31.64	6.88
RRMSE	Total	0.29	0.47	0.41
	Juveniles	0.40	0.85	0.72
	Sub-adultes	1.40	1.31	1.10
	Adultes	0.81	0.63	0.52
Biais	Total	-3.72	-72.61	4.67
	Juveniles	-15.68	-69.03	-15.72
	Sub-adultes	4.05	16.73	16.37
	Adultes	7.90	-20.31	4.03
2010		ViB	ViM	Fa
RMSE	Total	16.99	64.51	81.02
	Juveniles	20.41	44.36	86.73
	Sub-adultes	2.76	8.80	7.63
	Adultes	29.54	20.60	12.88
RRMSE	Total	0.42	0.54	0.89
	Juveniles	0.75	0.45	1.50
	Sub-adultes	1.45	1.19	1.35
	Adultes	2.58	1.45	0.47
Biais	Total	-12.38	20.92	-67.02
	Juveniles	-17.43	17.08	-75.52
	Sub-adultes	1.72	8.30	6.14
	Adultes	-15.06	-1.42	2.37

La RMSE et le biais sont donnés en nombre d'individus.m⁻² de sol.

Les valeurs de coeff Juv, coeff Sad et coeff Ad représentent la différence de besoins en ressources des différentes classes de stade. On a considéré que ces coefficients étaient proportionnels aux valeurs de biomasse individuelle moyenne par stade. A partir du suivi de parcelles on a obtenu des valeurs de biomasse de 0.14, 0.30 et 0.33 g respectivement pour les juvéniles, les sub-adultes et les adultes. Les valeurs des coefficients de besoin sont alors prises en donnant aux adultes la valeur arbitraire 1 soit :

$$\text{Coeff Juv} = 0.14/0.33 = 0.424$$

$$\text{Coeff Sad} = 0.30/0.33 = 0.909$$

$$\text{Coeff Ad} = 0.33/0.33 = 1$$

Ce qui revient à exprimer les abondances en équivalent adulte.

La valeur K représente la capacité biotique du milieu, elle correspond à un nombre maximal de vers par unité de surface. Quand la croissance de la population l'amène à s'approcher de ce nombre maximal, il y a répercussion sur les taux de passage.

Dans le modèle avec densité dépendance on remplace les équations :

$$S = JS_i \times J + SS_i \times S$$

$$A = SA_i \times S + AA_i \times A$$

Par les équations :

$$S = (JS_i - Cp) \times J + SS_i \times S$$

$$A = (SA_i - Cp) \times S + AA_i \times A$$

Pour la détermination de la valeur de K on a utilisé les valeurs maximales d'abondance enregistrées sur les parcelles des deux années de suivi en posant que :

- les deux parcelles présentant des très faibles abondances, Cb et Cv, n'atteignaient jamais des niveaux de population tels qu'il y ait compétition. En conséquence ces deux parcelles ne peuvent pas être utilisées pour le paramétrage ;
- sur les trois autres parcelles, la valeur maximale enregistrée au cours des deux années consécutives correspondait à la capacité biotique du milieu ;
- la variable pertinente pour représenter l'intensité de la compétition était le nombre de vers endogés et non le nombre de vers de l'espèce *A. caliginosa* ;
- comme pour les besoins en ressource, la capacité biotique du milieu doit tenir compte du stade des vers. Les abondances maximales enregistrées sur les parcelles ont donc

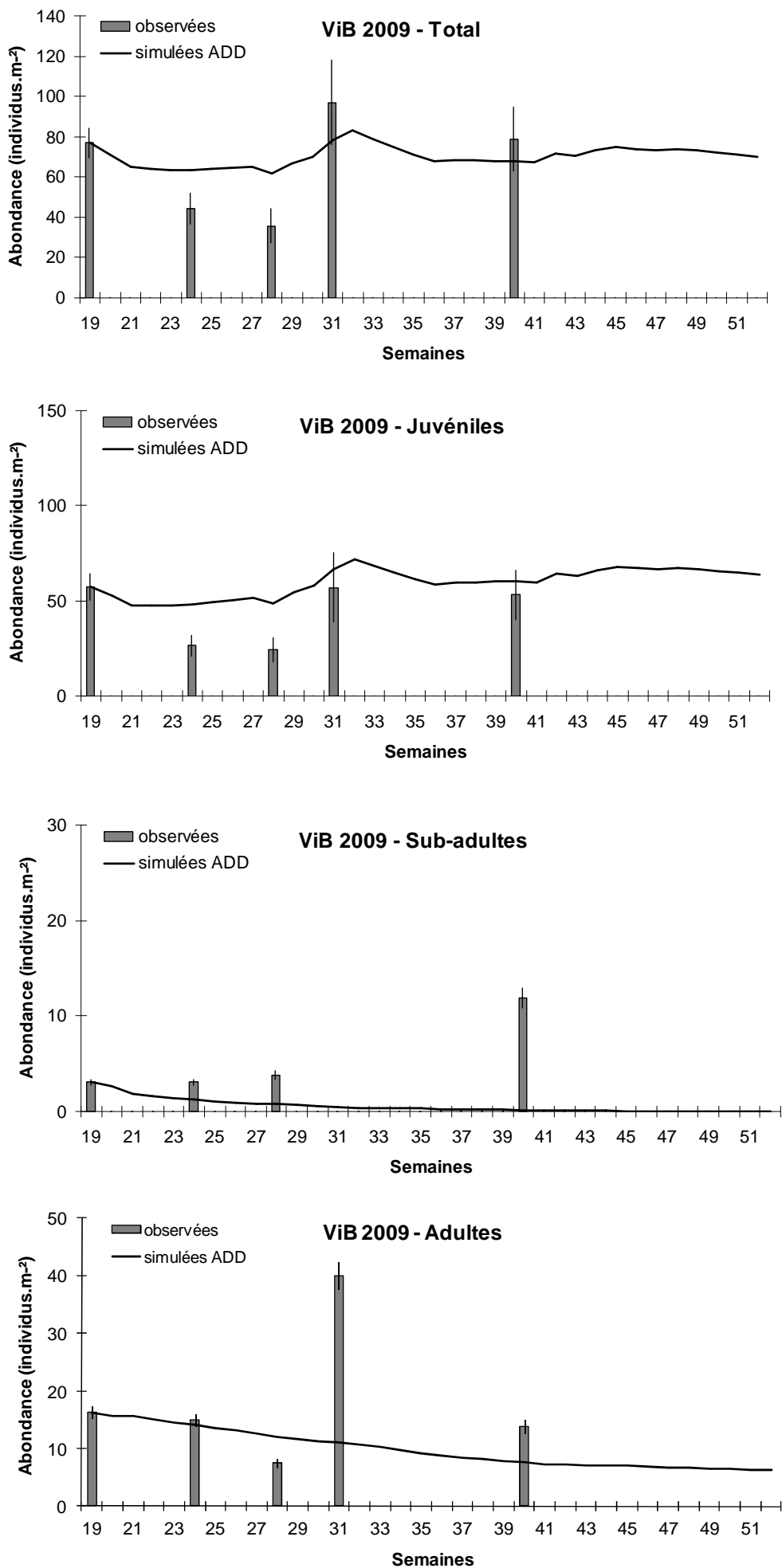


Figure 4.18

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViB en 2009 avec densité dépendance (ADD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

été transformées en pondérant les abondances par stade par un coefficient proportionnel au poids moyen des vers de ce stade.

La Table 4.5 présente les données d'abondance d'*A. caliginosa* utilisées pour déterminer la valeurs de K. Pour chaque parcelle on a retenu la valeur maximale des abondances mesurées à chaque date de prélèvement, pour les deux années de suivi. Cette valeur a ensuite été transformée pour obtenir des équivalents adultes (un juvénile = 0,424 adulte, coefficient estimé à partir de l'analyse du poids des vers trouvés ; un sub adulte = 0.909 adulte). On obtient une capacité de 64 équivalents adultes pour ViB, 152 pour ViM et 78 pour Fa. Ces trois valeurs sont intégrées en données d'entrée de Wormdyn pour les parcelles correspondantes.

Les résultats de ces calculs de capacité biotique du milieu, obtenus à partir des suivis d'abondances, ont été mis en relation avec les caractéristiques des parcelles. Le classement de ces trois valeurs ne suit pas celui des teneurs en MO mesurées en début de suivi sur les parcelles, avec une valeur de 17.1, 18.2 et 21.0 g/kg pour ViB, ViM et Fa respectivement. Par ailleurs la parcelle Fa qui présente la plus forte teneur en matière organique et une valeur intermédiaire de capacité biotique est la seule à avoir reçu des amendements organiques avec un apport de compost de 12 t.ha⁻¹ de déchets verts et un apport de 4.5 t.ha⁻¹ de fientes de volailles en cours de suivi. Cette parcelle devrait donc présenter des valeurs de capacité biotique du milieu supérieures. La teneur en matière organique n'apparaît donc pas comme le critère pertinent pour caractériser la capacité biotique d'une parcelle.

Une autre variable pour caractériser cette capacité biotique pourrait être le nombre total de vers endogés, toutes espèces confondues. Ce résultat interroge le choix de la variable retenue pour caractériser la capacité biotique du milieu. On peut en particulier se demander si les individus d'*A. caliginosa* ne sont en compétition qu'entre eux ou s'ils sont en compétition avec l'ensemble des vers endogés. Pour tester cette hypothèse, des valeurs de capacité biotique en équivalent adultes endogés ont été calculées sur les trois parcelles, avec la même procédure que celle présentée dans la Table 4.5. On obtient une capacité de 70 équivalents adultes pour ViB, 168 pour ViM et 196 pour Fa. Le classement de ces capacités biotiques pour l'ensemble des endogés correspond à celui des teneurs en matière organique. Un jeu de données plus large serait nécessaire pour tester ce premier résultat et bâtir un modèle permettant de prédire la capacité biotique à partir des caractéristiques des parcelles. Dans le cas où la caractérisation de l'intensité de la compétition se ferait à partir du nombre total d'endogés, cela impliquerait que pour utiliser Wormdyn il serait nécessaire de lui fournir en entrée cette variable, actuellement non prise en compte.

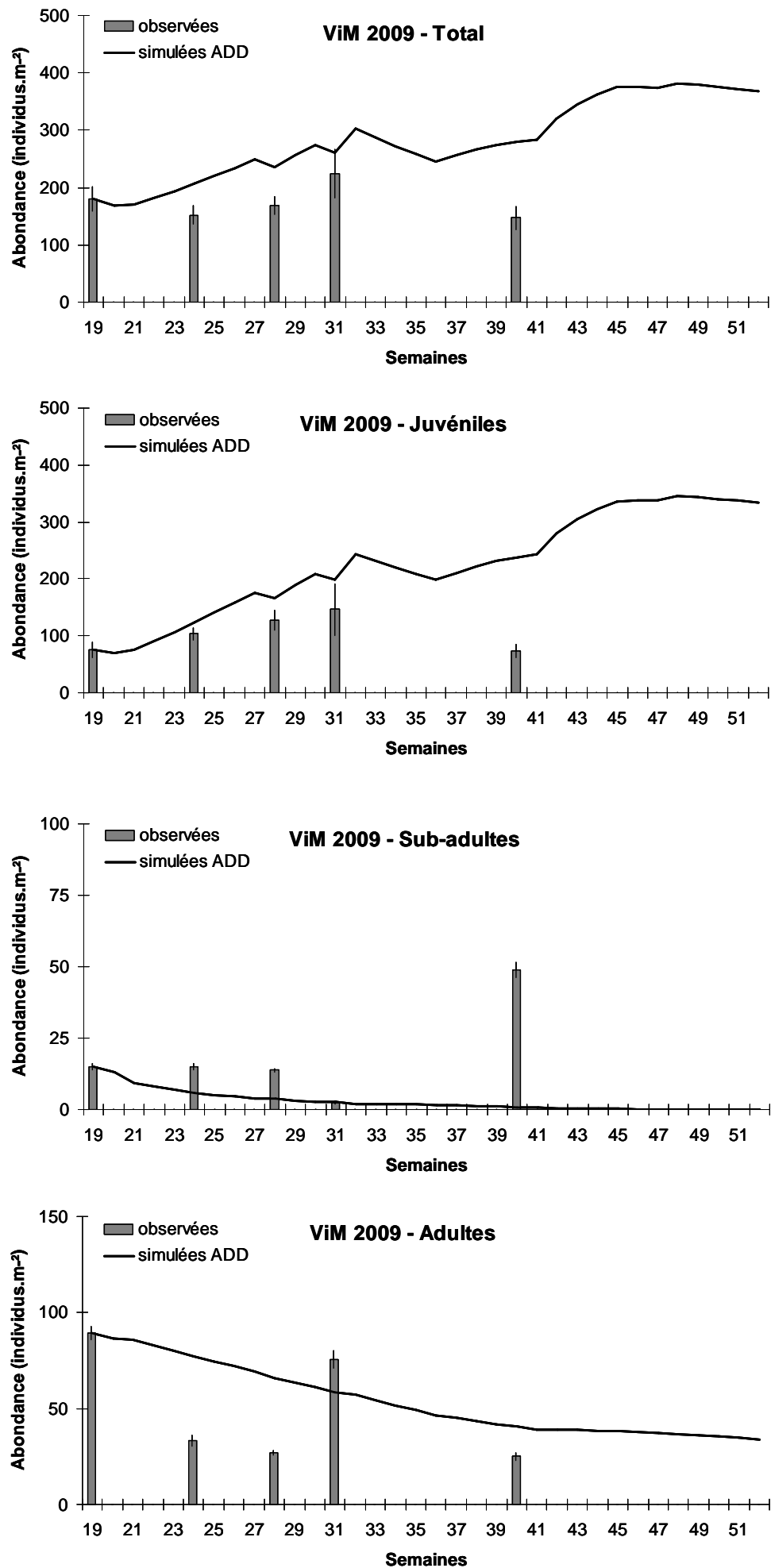


Figure 4.19

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViM en 2009 avec densité dépendance (ADD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

4.5.4. Résultats

Le modèle intégrant la densité dépendance a été testé sur les trois parcelles pour lesquelles on a observé une envolée des valeurs d'abondance dans la version sans intégration de la compétition, à savoir ViB, ViM, et Fa. Les deux autres parcelles ne relèvent pas de cette limitation.

- Parcelle ViB 2009

L'application de la formule de densité dépendance sur cette parcelle permet d'une part d'éviter l'envolée exponentielle des abondances totales de vers en fin de simulation et, d'autre part, d'avoir un niveau moyen d'abondance simulé plus proche de celui qui a été réellement observé et de celui qui avait été simulé sans la formule de densité dépendance. Les abondances moyennes avec densité dépendance (ADD) atteignent 69.6 individus.m⁻² versus 101 individus.m⁻² sans densité dépendance (SDD) alors que la moyenne totale des abondances observées est de 66.6 individus.m⁻². La RMSE ADD traduit cette constatation indiquant une valeur pour les abondances totales de 19.845 contre 45.26 individus.m⁻² SDD (Table 4.6). Ce constat se retrouve également pour le stade des juvéniles (RMSE ADD de 17.40 versus 25.78 individus.m⁻² SDD), pour le stade des sub-adultes (RMSE : 6.14 versus 12.44 individus.m⁻²). En revanche, le nombre d'adultes était mieux prédit avec le modèle sans densité dépendance qu'avec la densité dépendance (RMSE : 12.44 versus 15.01 individus.m⁻²) si on ne tient pas compte de l'envolée des abondances en fin de simulation que le modèle ADD a évité. La dynamique simulée avec densité dépendance montre une allure stable, sans variation majeure. En ce qui concerne les juvéniles, on a également des abondances qui en fin de simulation gardent un niveau moyen dans la continuité de ce qui est simulé dès le début de la simulation sans envolée des abondances. Le modèle prédit relativement bien les valeurs d'abondance de la 31^{ème} et 40^{ème} semaines d'observation, en revanche il a plus de difficulté à reproduire la baisse d'effectif enregistrée entre les semaines 24 et 28 or ceci était déjà le cas pour les simulations du modèle SDD. En ce qui concerne les sub-adultes, les simulations du modèle ADD sont radicalement différentes des simulations SDD ; en effet, le modèle ADD prévoit un maintien des abondances de sub-adultes à un niveau très faible et ce dès le début des simulations. Ceci s'éloigne de ce que l'on observe en réalité (biais : 4.05 individus.m⁻²) qui montre un niveau d'abondance certes faible mais pas moins prononcé (une seule observation à 0 individu.m⁻² à la 31^{ème} semaine). Néanmoins, le modèle prédit avec moins d'erreur les observations avec cette allure de dynamique que dans la version SDD. Dans la version sans densité dépendance, le modèle surestimait les observations de 13.7 individus.m⁻² (cf biais Table 4.4) en moyenne alors que dans la version ADD on obtient une sous estimation de 4.05 individus.m⁻²

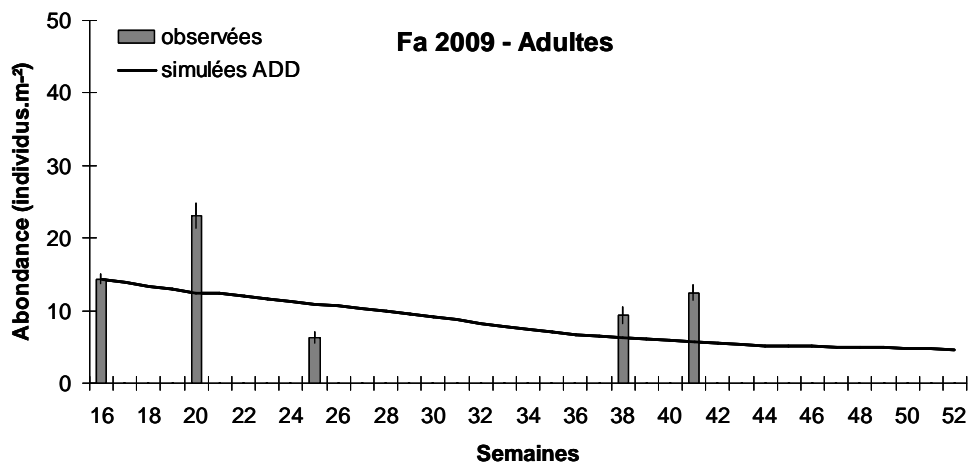
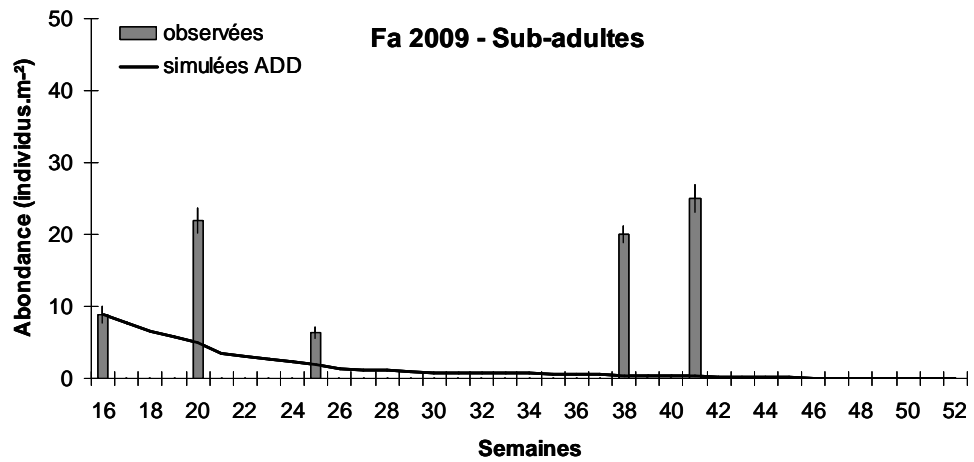
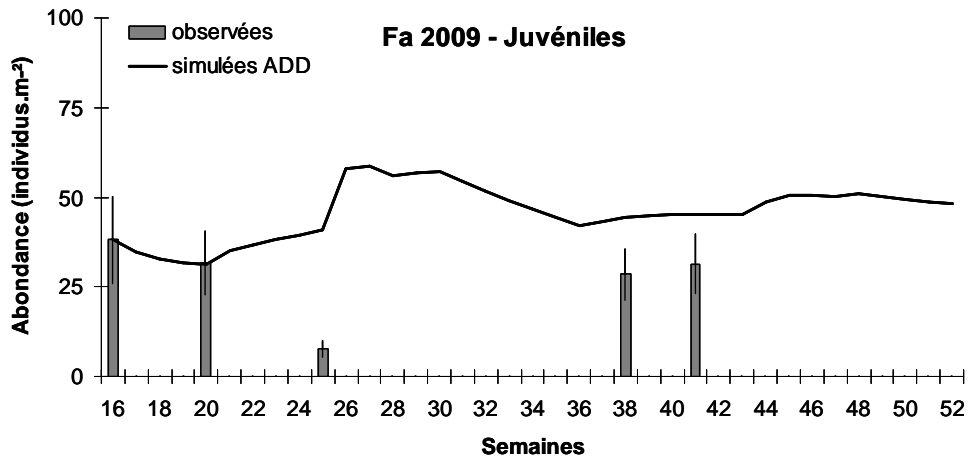
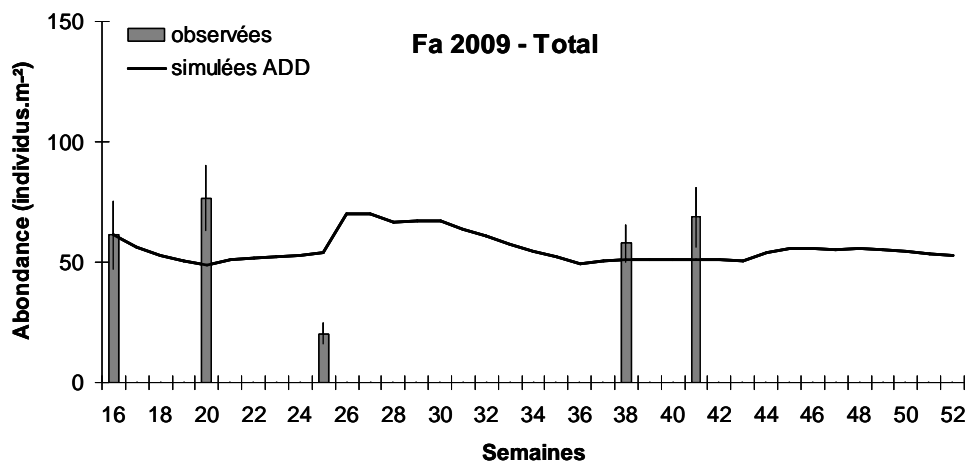


Figure 4.20

Valeurs observées et simulées de la parcelle Fa en 2009 avec densité dépendance (ADD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

(cf biais Table 4.6). Enfin, pour ce qui concerne les adultes, on obtient des simulations qui en moyenne sous estiment les abondances observées (biais : 7.9 individus.m²). Les adultes correspondent au seul stade moins bien simulé avec prise en compte de la densité dépendance que sans pour cette parcelle. Néanmoins, là encore, la densité dépendance permet de ne pas avoir l'envolée anormale de la population en fin de simulation. L'allure de la dynamique ADD correspond à une allure très stable, avec du début à la fin de la simulation une légère et constante diminution des abondances. Ceci ne correspond pas du tout avec ce que l'on peut observer dans la réalité ou à ce que l'on peut traduire des données météorologiques de ViB en 2009 comme comportement des vers. Les observations montrent bien que la population varie et qu'on a une remontée des abondances à la 31^{ème} semaine. Ce pic des abondances avait été mieux prédit sans la densité dépendance.

- Parcelle ViM 2009

La dynamique de la population totale de cette parcelle est relativement bien prédite pour les trois premières dates d'observation. On retrouve le phénomène de stabilisation des effectifs en fin de simulation à la place de l'envolée observée dans la situation SDD et ce pour tous les stades de développement. La RMSE est meilleure dans le cas des prévisions émises ADD (81.19 *versus* 171.2 individus.m²). Le biais est aussi amélioré avec une surestimation qui est passée en moyenne de 153.5 à 72.6 individus.m². En ce qui concerne les juvéniles, on obtient une allure de dynamique dans une première phase croissante jusqu'à la 32^{ème} semaine puis qui se stabilise progressivement jusqu'à la fin de la période d'observation. Les sub-adultes sont ici aussi réduits à un effectif très faible. Il s'agit, néanmoins avec les adultes, des stades pour lesquels le modèle rencontre la meilleure qualité prédictive pour cette parcelle. Comme dans le cas de ViB, malgré cette forte réduction de la population de sub-adulte, le modèle tend dans cette configuration à une meilleure qualité de prédiction que dans la version SDD. En revanche, la densité dépendance n'a pas réduit le biais du modèle qui garde le même ordre de grandeur que pour la non prise en compte de la densité dépendance mais avec un biais inversé (SDD surestimation de 23.3 individus.m², ADD sous estimation de 16.7 individus.m²). Les adultes sont, comme dans le cas de la parcelle ViB en 2009, prédits selon une allure de dynamique très stable et en constante diminution des effectifs. On n'observe pas de calquage des variations rencontrées lors de la lecture de la dynamique des valeurs observées d'adultes. Cette configuration paraît peu crédible pour mimer la réalité. En revanche, celle-ci apparaît, avec le stade des sub-adultes, comme être la plus juste avec un biais faible.

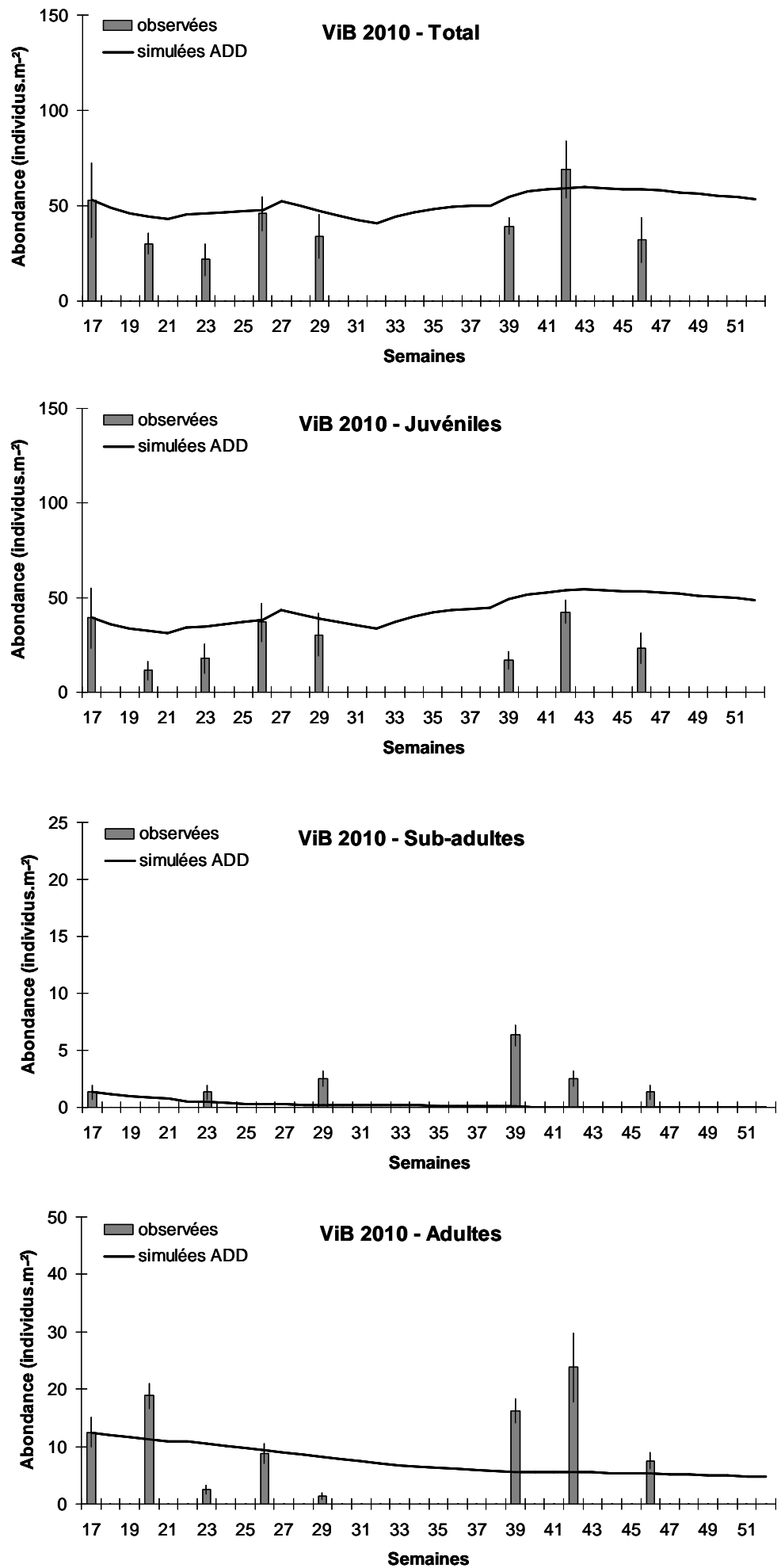


Figure 4.21

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViB en 2010 avec densité dépendance (ADD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

- Parcelle Fa 2009

Sur le nombre total de vers le modèle prédit une certaine stabilité des abondances autour d'une valeur proche de la valeur observée en moyenne sur les prélèvements (57 individus.m⁻² pour la moyenne observée et 53 individus.m⁻² pour la moyenne des valeurs du modèle ADD). Par contre la dynamique des abondances mesurées est assez mal représentée par le modèle, qui en particulier ne retrace pas la diminution brutale des abondances entre la semaine 20 et la semaine 25. En ce qui concerne les juvéniles, les valeurs prédites sont très proches des valeurs observées, sauf pour la semaine 25 où le modèle ne retrace pas la chute des abondances de juvéniles. Pour les sub-adultes on a une divergence nette entre les valeurs prédites et les valeurs observées. Alors que les abondances fluctuent entre 8 et 25 individus.m⁻², le modèle prévoit une chute des effectifs après l'initialisation à des valeurs qui deviennent rapidement très faibles. Il est à noter que sur cette parcelle on a en permanence des valeurs d'abondance de sub-adultes proches de celles des juvéniles et des adultes, à l'opposé de ce que l'on observe sur toutes les autres situations (y compris la même parcelle en 2010) où les abondances de sub-adultes sont toujours nettement plus faibles que pour les autres stades. En ce qui concerne les effectifs d'adultes la moyenne des valeurs prédites (9.9 individus.m⁻²) est proche de la moyenne des valeurs observées (13.1 individus.m⁻²). On observe une valeur de biais très faible (4.03 individus.m⁻²). Par contre le modèle prédit une diminution permanente des abondances d'adultes alors que les valeurs observées fluctuent mais ne présentent pas cette tendance.

La prise en compte de la densité dépendance sur cette parcelle permet bien d'éviter l'envolée des abondances observée précédemment. Par contre la répartition entre stades et la représentation des dynamiques restent perfectibles.

- Parcelle ViB 2010

Cette parcelle, si on considère la valeur de RMSE pour les abondances totales, apparaît comme celle qui possède la meilleure qualité prédictive pour toutes les parcelles et toutes les années simulées avec la densité dépendance. Le biais révèle une faible surestimation des effectifs. Cette acuité de prédiction est également meilleure avec densité dépendance que sans sa prise en compte. Cette parcelle qui présentait dans les simulations de tous ses stades de développement l'envolée des abondances en fin de période d'observation voit cette envolée disparaître grâce à la prise en compte de la densité dépendance. En ce qui concerne le stade des juvéniles, on obtient là aussi une bonne qualité prédictive. Les effectifs prédits par le modèle ADD restent stables jusqu'à la fin de la période de simulation. Le stade des sub-adultes subit le même phénomène de réduction des effectifs que

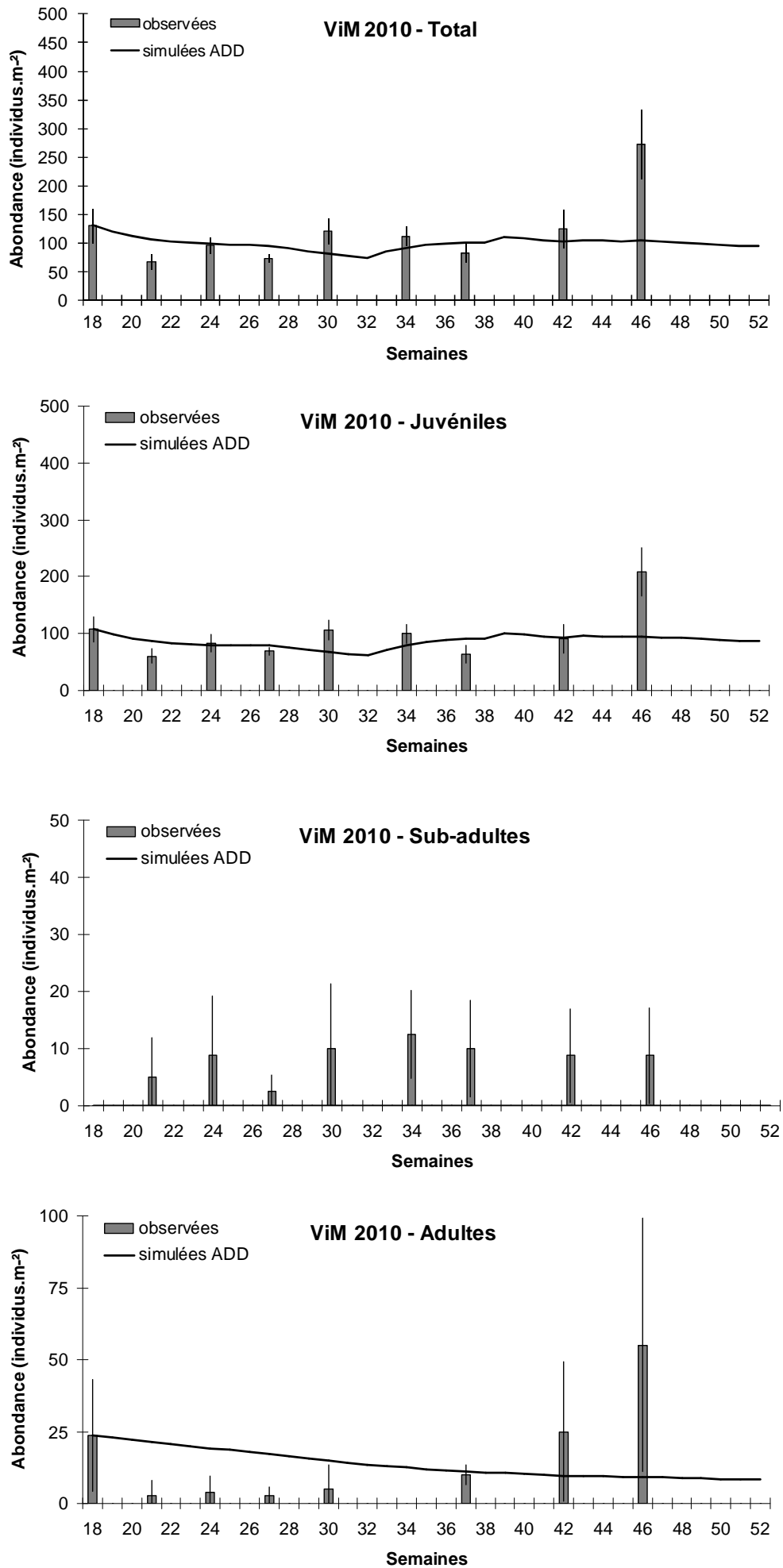


Figure 4.22

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViM en 2010 avec densité dépendance (ADD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

pour les cas précédemment cités. Le niveau moyen d'abondance des sub-adultes étant faible (2 individus.m⁻²), les simulations ADD en terme de qualité prédictive se rapprochent plus de la réalité que le modèle SDD. Les adultes, en 2010, retrouvent le même comportement en ce qui concerne l'allure de la dynamique stable et décroissante que pour les cas précédemment décrits en 2009. Le modèle sous estime quatre dates sur 7 et surestime fortement 2 dates qui font tendre le sens du biais vers, de manière générale, une surestimation.

- Parcelle ViM 2010

Le modèle simule une allure de dynamique des abondances totales proche du niveau moyen d'abondances observées (101.9 *versus* 120.5 individus.m⁻²). Ce niveau simulé est meilleur que celui qui avait été prédit sans prise en compte de la densité dépendance (171.6 individus.m⁻²). L'allure de la dynamique prédit moins bien les fluctuations d'abondances comme à la semaine 30 et à la semaine 46 où pour cette dernière on a une forte sous estimation de la réalité. Le modèle empêche pour tous les stades l'envolée des effectifs en fin de simulation. En ce qui concerne les juvéniles, l'allure de la dynamique ADD est similaire à la dynamique SDD jusqu'à la 34^{ème} semaine puis elle commence à diverger dans le sens d'une diminution des valeurs d'effectifs simulées. Pour les sub-adultes, cette fois, la dynamique reste à valeur d'abondance nulle dès la première semaine d'observation après initialisation. Néanmoins, les estimations ADD sont meilleures que dans le modèle SDD car la sous estimation est moindre vis-à-vis de la surestimation faite SDD. En ce qui concerne les adultes, les prévisions du modèle, bien que les valeurs de RMSE et de biais soient faibles, ne sont pas très bonnes et vont dans le sens inverse de l'allure enregistrée dans la réalité. Les observations décrivent une dynamique globalement en deux phases, de la 19^{ème} semaine à la 34^{ème}, les abondances décroissent, puis de la 37^{ème} semaine à la fin de la période d'observation, les abondances augmentent de nouveau. La dynamique simulée va s'inscrire, comme pour les autres parcelles dans une phase continue et stable de décroissance des adultes. Ceci implique que durant la première phase de la dynamique de la population observée, on a des abondances simulées bien plus élevées et dans la seconde phase, les simulations sous estiment les effectifs.

- Parcelle Fa 2010

Les abondances totales ADD pour la parcelle Fa présentent de meilleures valeurs de simulation que dans la simulation des valeurs SDD. On observe en fin de simulation une stabilisation des abondances sans augmentation exponentielle des abondances et ce également pour tous les stades de développement. La RMSE indique en 2010 une qualité prédictive de la population totale bien

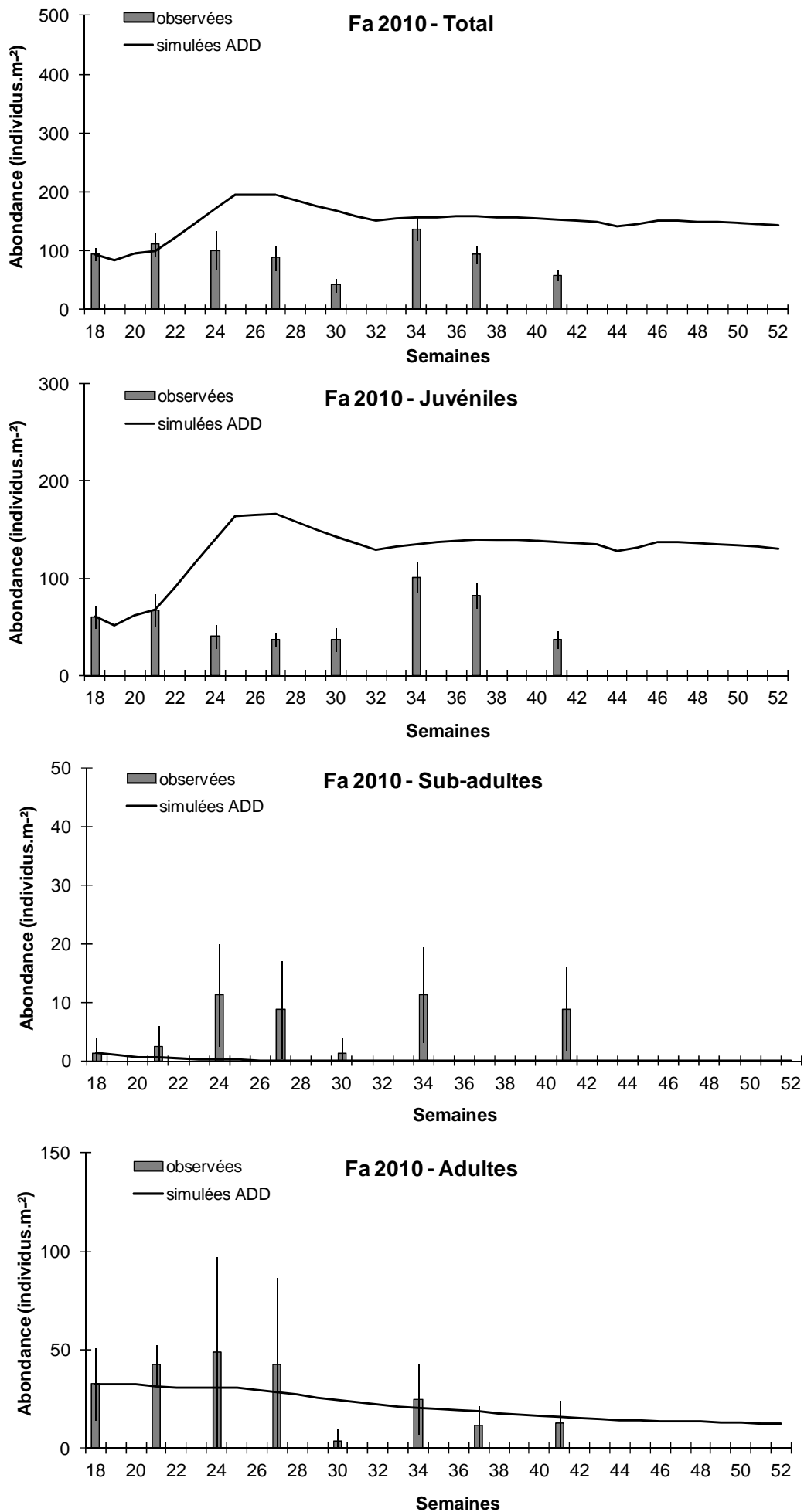


Figure 4.23

Valeurs observées et simulées de la parcelle Fa en 2010 avec densité dépendance (ADD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

meilleure que lorsque la densité dépendance n'est pas considérée (81.02 *versus* 221.2 individus.m⁻²). Le niveau d'abondance total est en moyenne tout de même surestimé (149.5 individus.m⁻² simulés contre 90.9 individus.m⁻² observés) avec un biais de 67.02 individus.m⁻². L'allure de la dynamique n'a pas de similitude réelle avec la dynamique des valeurs observées. En ce qui concerne les juvéniles, on obtient une qualité de prédiction meilleure que sans la densité dépendance mais encore bien en deçà de ce qu'il faudrait pour avoir une allure de dynamique bien traduite. Le modèle surestime de beaucoup les abondances il simule notamment un pic d'abondance de la 21^{ème} semaine à la 34^{ème} alors que les observations montrent plutôt une phase de décroissance. Les sub-adultes de cette parcelle sont affectés par le phénomène précédemment décrit de baisse brutale et de maintien à des valeurs très faibles d'effectifs. Là encore, ce cas de figure se rapproche plus de la situation réelle que la simulation SDD qui surestimait de beaucoup les abondances (biais à 42.3 individus.m⁻²). Or ceci n'est tout de même pas conforme aux observations réelles qui indiquent un niveau moyen d'abondance de 5.6 individus.m⁻². L'allure de la dynamique des adultes suit également la tendance décrite dans les cas précédents pour ce stade et décrit une décroissance stable et progressive des abondances. La qualité prédictive de ce stade est la meilleure pour cette parcelle (RRMSE : 0.47 *versus* 1.35 et 1.50 pour sub-adultes et adultes). Le modèle, lorsqu'il considère la densité dépendance, ne surestime plus les effectifs ; il les sous estime faiblement. L'allure de la dynamique n'arrive pas à traduire l'augmentation des abondances en début de simulation mais de part sa diminution constante, arrive à traduire la diminution des effectifs dans la deuxième moitié de la période d'observation. Cette dynamique ne traduit pas non plus les fluctuations d'abondances pourtant bien marquées pour ce stade de développement.

Conclusion générale sur la simulation avec prise en compte de la densité dépendance

Globalement, sur l'ensemble des parcelles et des deux années d'observation, on constate que cette amélioration du modèle permet, dans les simulations, de freiner l'envolée des abondances observée en fin de période. Les critères statistiques permettant d'évaluer les performances du modèle sont améliorés par l'introduction de la densité dépendance. Cependant, l'introduction de la densité dépendance ne permet pas au modèle de simuler correctement les abondances de sub-adultes. Il faut reconnaître que celles-ci sont très faibles sur le terrain. Le modèle n'arrive pas à faire progresser le niveau d'abondance de cette population qui reste bloquée à 0. Egalement, l'introduction de la densité dépendance ne permet pas de reproduire les fluctuations d'abondance des adultes ; en particulier, le modèle estime que les dynamiques ont des allures stables et en décroissance continue.

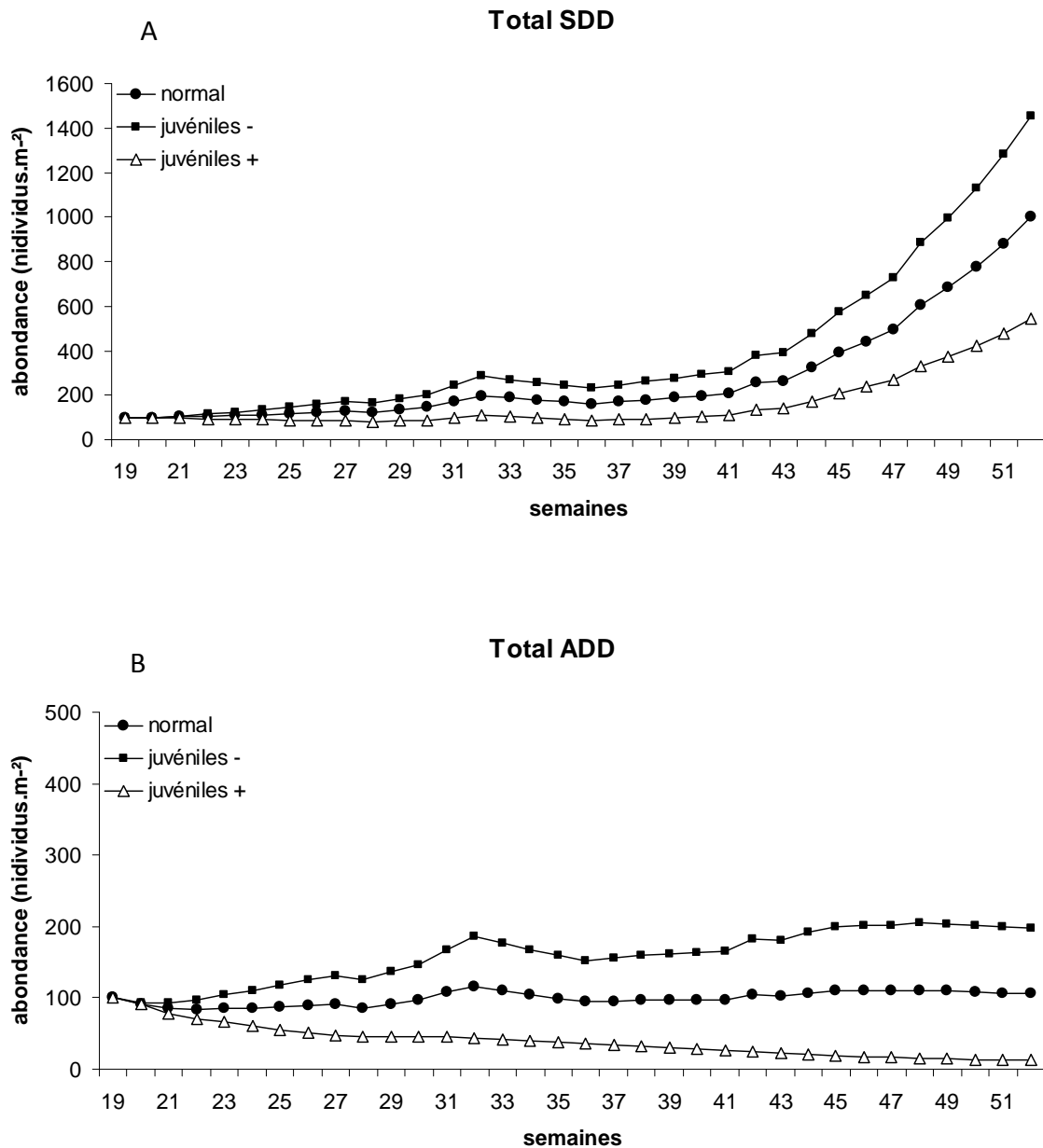


Figure 4.24

Dynamique de la population totale de la parcelle ViB 2009 sans (A) et avec (B) prise en compte de la densité dépendance (SDD et ADD respectivement). Pour chaque courbe l'abondance totale initiale est de 100 vers. La courbe "normal" représente une population à répartition en stades de développement classique pour ce type de parcelle (65 juvéniles, 10 sub-adultes, 25 adultes) ; la courbe "juvéniles -" représente une répartition sous abondante en juvéniles ; la courbe "juvéniles +" représente une répartition surabondante en juvéniles.

4.6. ETUDE DE LA SENSIBILITE DU MODELE.

4.6.1. Sensibilité à la valeur initiale du nombre d'individus dans chaque stade.

Le modèle, dans ses deux versions, est initialisé avec une valeur d'abondance totale et sa répartition entre juvéniles, sub-adultes et adultes. Nous allons étudier la sensibilité des résultats à cette répartition en classes d'âge. A partir d'une population de 100 individus, nous avons considéré une répartition "1" correspondant aux valeurs classiquement rencontrées de 65 juvéniles, 10 sub-adultes et 25 adultes. Cette répartition "1" a d'abord été modifiée en multipliant par 0.5 le nombre de juvéniles et en affectant aux autres classes d'âge le nombre de vers correspondant, ce qui conduit à une répartition "2" de 32.5 juvéniles, 19.75 sub-adultes et 47.75 adultes. La répartition "1" a ensuite été modifiée en multipliant par 1.5 le nombre de juvéniles et en affectant le nombre de vers correspondant aux autres classes d'âges, ce qui conduit à une répartition "3" de 97.5 juvéniles, 0.75 sub-adultes et 1.75 adultes. Ces valeurs ont été intégrées dans des simulations utilisant les données de la parcelle ViB en 2009, afin d'avoir une capacité biotique permettant de mieux extérioriser l'impact de la densité dépendance. Nous considérons ici la période de simulation allant de la semaine n°19 à la semaine n°40 en 2009 pour cette parcelle.

Les Figures 4.24A et 4.24B présentent les courbes obtenues avec ces trois répartitions initiales, respectivement sans et avec densité dépendance. Sans densité dépendance, on obtient à la 40^{ème} semaine, 197, 209 et 103 individus.m⁻² pour les cas n° "1", "2" et "3" respectivement. On voit donc que moins la répartition initiale contient de juvéniles, plus les abondances évoluent vers des valeurs fortes, ce que traduit le poids du terme de reproduction (AC). Ce constat se maintient quand on intègre la densité dépendance, avec à la 40^{ème} semaine 97, 163 et 28 individus.m⁻² pour les répartitions "1", "2" et "3" respectivement. Le modèle apparaît donc très sensible à cette répartition à l'intérieur de l'abondance initiale, qui doit donc être estimée avec une bonne précision, en choisissant une date à l'écart des périodes de fluctuations rapides des répartitions (éclosion des cocons).

4.6.2. Sensibilité à l'abondance totale initiale :

Nous avons étudié la sensibilité du modèle à la valeur initiale d'abondance totale. Nous avons testé trois niveaux de population : 100 individus.m⁻², 25 individus.m⁻², et 150 individus.m⁻². Cette abondance a été répartie entre les espèces en respectant la proportion relative de chaque stade par rapport aux autres soit 65% de juvéniles, 10% de sub-adultes et 25% d'adultes. Nous considérons là

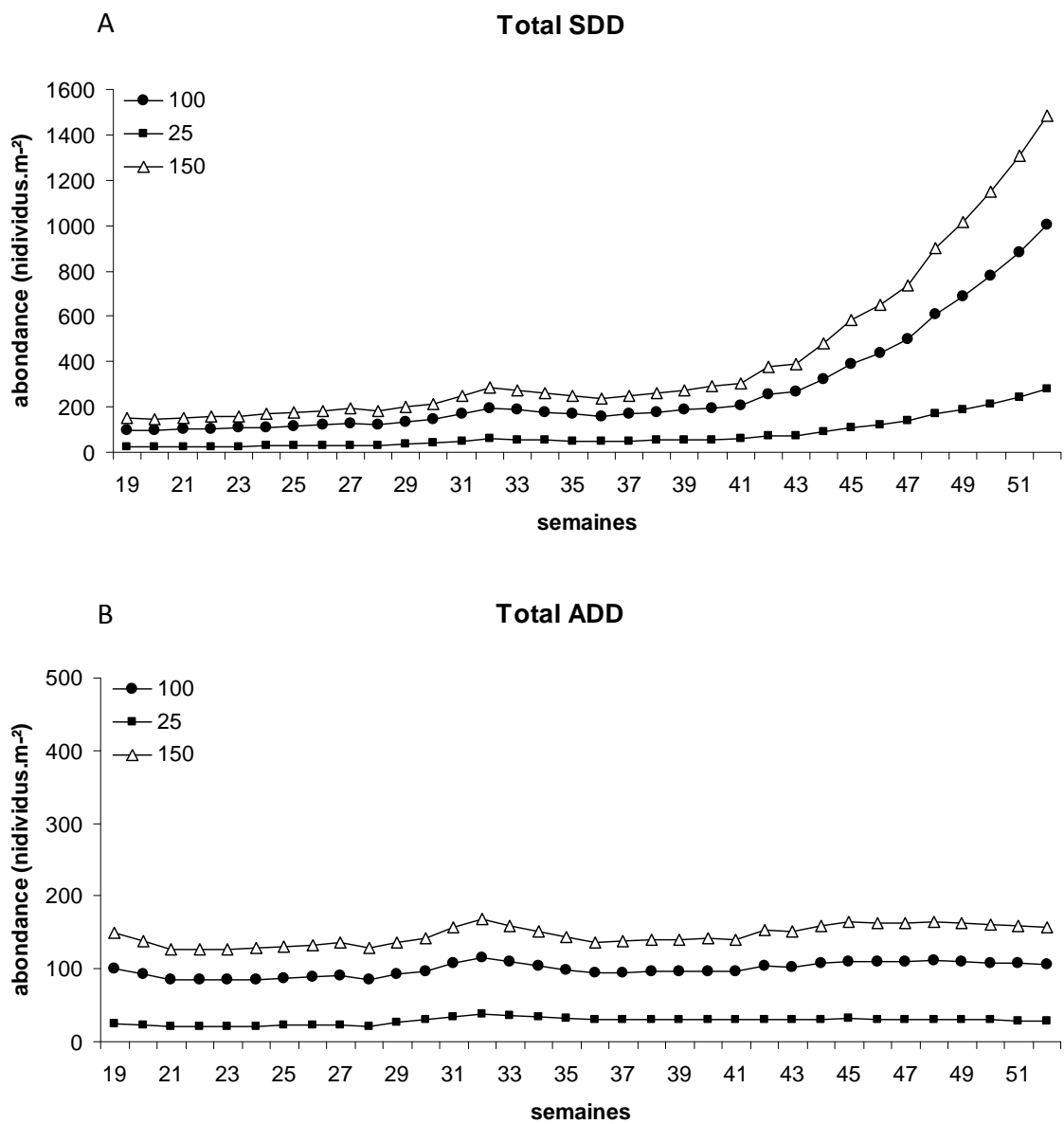


Figure 4.25

Dynamique de la population totale de la parcelle ViB 2009 sans (A) et avec (B) prise en compte de la densité dépendance (SDD et ADD respectivement). La courbe "100" représente une abondance totale initialisée à 100 individus.m⁻², la courbe "25" représente une abondance totale initialisée à 25 individus.m⁻² et la courbe "150" représente une abondance totale initialisée à 150 individus.m⁻².

encore la période de simulation allant de la semaine n°19 à la semaine n°40 en 2009 pour cette parcelle.

Les Figures 4.25A et 4.25B présentent les courbes obtenues avec ces trois répartitions initiales, respectivement sans et avec densité dépendance.

La Figure 4.25A montre que, lorsque l'on modifie (à répartition constante entre stade de développement) le niveau d'abondance total à l'initialisation dans le modèle SDD, les niveaux d'abondance sont modifiés dans le même sens, l'allure de la dynamique de la population étant conservée. Sans densité dépendance il y a conservation des rapports entre les abondances des trois situations considérées, avec à la 40^{ème} semaine 197, 57 et 290 individus.m² pour les abondances initiales de 100, 25 et 150 vers respectivement. Avec densité dépendance ce résultat est retrouvé, avec une légère atténuation des écarts pour les densités les plus fortes traduisant l'effet de la compétition qui dans ce cas reste modérée (Figure 4.25B). L'effet de la valeur initiale d'abondance peut donc être considéré comme homothétique, une erreur dans l'initialisation de 10% se traduira dans la simulation par un écart de la même valeur.

4.6.3. Sensibilité aux paramètres du cycle de vie d'*A. caliginosa*.

Nous avons testé la sensibilité du modèle aux paramètres du cycle de vie de l'espèce *A. caliginosa*. Cinq niveaux de diminution de la valeur des paramètres ont été testés, chaque paramètre étant pris individuellement. Les cinq niveaux correspondaient à 50, 60, 70, 80 et 90% de la valeur initiale de chaque paramètre. Nous avons regardé l'impact sur les sorties simulées avec et sans prise en compte de la densité dépendance, en prenant comme situation la parcelle ViB 2009. Les valeurs de température et d'humidité ont été imposées de manière à se placer toujours dans des conditions favorables (chaque semaine en condition $i=2$).

La Figure 4.26 présente les résultats des abondances à la semaine 40 pour chacun des paramètres du modèle.

De manière générale, avec et sans prise en compte de la densité dépendance, on observe une plus forte sensibilité du modèle pour les paramètres de maintien. Les relations observées sont linéaires pour les paramètres de transition et non linéaires pour les paramètres de maintien. Nous prenons donc comme critère de comparaison la valeur qui résulte de la formule suivante :

$$\frac{\text{Abondance pour la valeur à 100\% du paramètre}}{\text{Abondance pour la valeur à 50\% du paramètre}}$$

Table 4.7

Critère de comparaison de la sensibilité du modèle avec et sans prise en compte de la densité dépendance (ADD et SDD respectivement) pour les huit paramètres du cycle de vie d'*A. caliginosa*. Le critère correspond à la valeur d'abondance simulée avec la valeur normale du paramètre sur la valeur de l'abondance simulée avec un paramètre réduit à 50%.

	SDD	ADD
CC	2.15	2.06
CJ	2.24	1.76
JJ	4.77	3.42
JS	1.95	1
SS	2.04	1
SA	1.81	1
AA	7.71	10.71
AC	2.25	1.77

L'analyse des résultats de comparaison de la sensibilité du modèle entre les différents paramètres montre que le modèle est très sensible à certains paramètres et beaucoup moins à d'autres (Table 4.7). On peut classer ces différences de sensibilité en trois niveaux :

- pas sensible (critère de comparaison à 1) et concerne les paramètres SS, SA et JS pour le modèle ADD dans les trois cas ; ce constat, établi pour la parcelle ViB qui possède une capacité de charge peu élevée, reflète l'impact de la prise en compte de la capacité de charge du milieu qui joue sur l'évolution des juvéniles et des subadultes ;

- moyennement sensible (critère entre 1 et 3) pour les paramètres CC, CJ, JS, SS, SA et AC dans le modèle SDD et les paramètres CC, CJ et AC pour le modèle ADD;

- très sensible (critère supérieur à 3) et concerne les paramètres JJ et AA pour le modèle SDD et ADD.

Les paramètres AA et JJ ressortent beaucoup de l'analyse et montrent une sensibilité très forte du modèle. Le paramètre JJ avait été signalé parmi ceux pour qui le modèle Wormdyn - *L. terrestris* était le plus sensible par Pelosi *et al.* (2008). On obtient donc la même conclusion pour le paramètre JJ. Il apparaît logique que la forte sensibilité du modèle à certains paramètres reste la même avec le modèle *A. caliginosa* puisque les paramètres sont pris en compte de la même manière dans le cycle de vie de ces deux espèces. La prise en compte de la densité dépendance n'a pas non plus changé ce phénomène.

Aussi, on peut tout de même souligner que la sensibilité accrue pour le paramètre AA qui ressort dans le modèle *A. caliginosa*, n'était pas apparue dans la première version du modèle (avec *L. terrestris*).

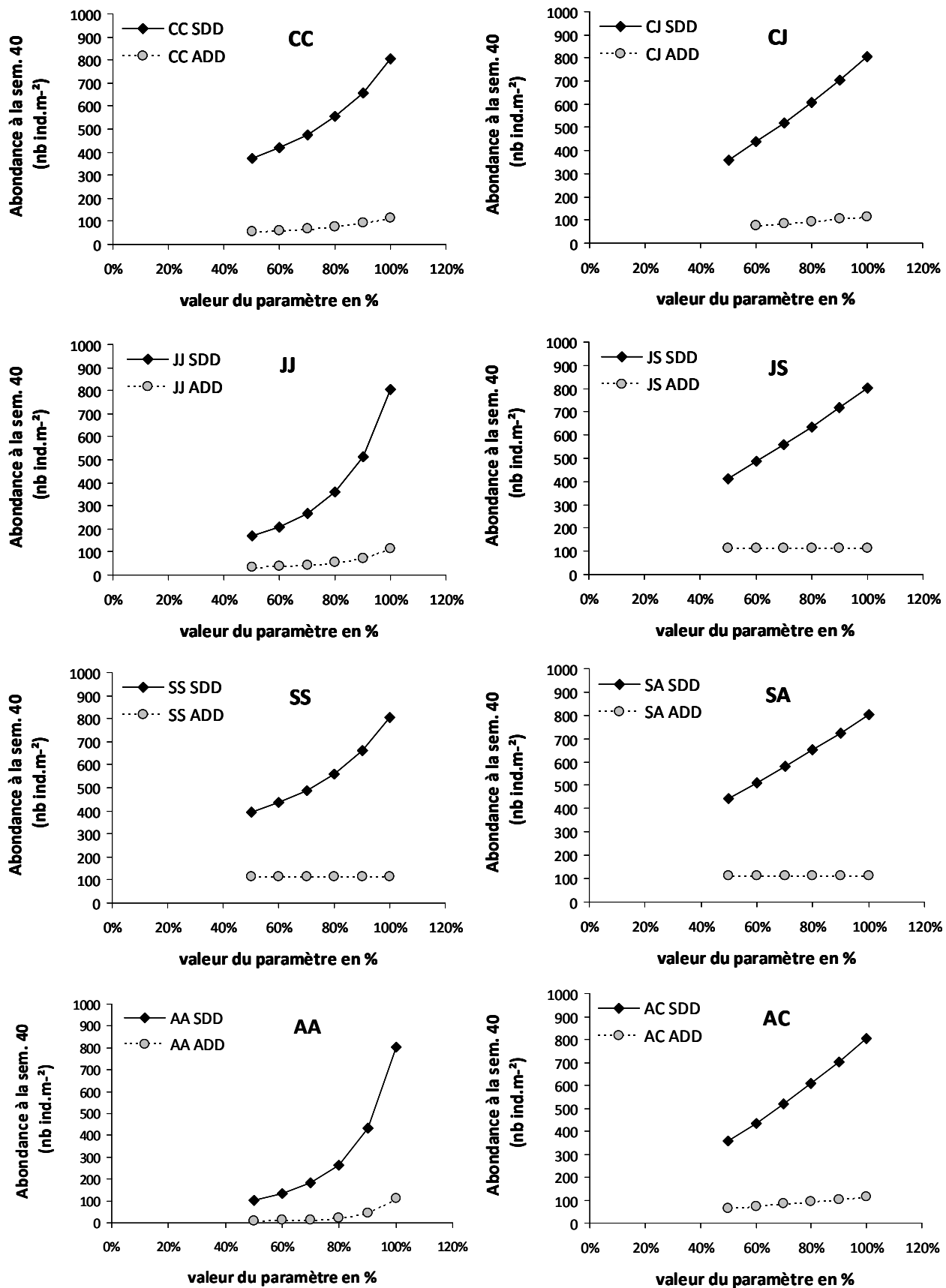


Figure 4.26

Abondances simulées à la semaine 40 avec et sans prise en compte de la densité dépendance (ADD et SDD respectivement) pour chaque valeur de paramètre.

CONCLUSION GENERALE

L'analyse de la diversité spécifique des communautés lombriciennes dans les parcelles que nous avons suivies montre que l'Agriculture Biologique n'est pas un système favorable aux vers de terre dans tous les cas. Le travail du sol intense, pratiqué dans certaines parcelles, probablement ainsi que le tassement, lié à de multiples interventions mécanisées, sont peut-être à l'origine de faibles effectifs. Cette étude n'a cependant pas permis d'apporter d'explication claire sur l'origine des effectifs extrêmement réduits relevés à Cernay-la-Ville. Une hypothèse à creuser en ne considérant pas seulement la communauté des lombriciens serait une compétition possible avec d'autres organismes, comme les enchytréides. Certains auteurs ont en effet observé qu'en présence d'une densité élevée de ces représentants de la mésofaune, il y avait peu de lombriciens. Cela plaide pour des recherches envisageant de manière plus globale l'effet des systèmes de culture sur la faune du sol.

De même notre étude révèle qu'en Agriculture Biologique avec labour, les anéciques sont peu présents dans les parcelles (pas plus de 27 % de l'abondance totale dans des parcelles converties à l'AB depuis plus de 8 ans). Pourtant ces espèces anéciques sont utiles au bon fonctionnement du sol : elles favorisent l'aération, facilitent la pénétration de l'eau et des racines dans de longues galeries plus ou moins verticales qui mettent en relation la surface du sol avec les couches situées sous le fond de labour ; elles agissent aussi sur le cycle de la matière organique récupérant à la surface et en enfouissant dans le sol les débris végétaux dont elles se nourrissent. Elles ont un rôle qui complète celui des espèces endogées. Le moyen le plus efficace pour favoriser cette catégorie de lombriciens est de supprimer le labour. Cela pose néanmoins beaucoup de problèmes en Agriculture Biologique, cette opération jouant un rôle majeur dans le contrôle cultural des adventices (Peigné *et al.*, 2007).

L'étude menée dans cette thèse a également permis de comparer l'effet des facteurs liés aux opérations culturales et au climat sur deux espèces endogées très fréquentes dans les parcelles cultivées du Nord de la France : *A. caliginosa* et *A. rosea*. Ces deux espèces présentent des sensibilités contrastées au travail du sol, superficiel et profond, *A. caliginosa* s'avérant plus sensible qu'*A. rosea*. Les raisons de cette différence de sensibilité, qui n'était pas évidente à la lecture de la bibliographie, la plupart des travaux considérant *A. Caliginosa* comme très bien adaptée aux perturbations par le travail du sol, restent pour l'instant inexplicables. On peut faire l'hypothèse que l'espèce *A. rosea* profite plus de l'enfouissement de matière organique qu'*A. Caliginosa*, ces deux espèces étant en compétition pour leur nourriture.

La différence de sensibilité entre les deux espèces a également été mise en évidence dans l'essai sur le labour ; elle n'est peut-être pas seulement liée à des différences de traits d'espèces (capacité à supporter une dessiccation rapide, différence de taille, degré de parthénogenèse, etc...) ou à la structure en classes d'âges de la population (une espèce ayant plus de juvéniles que l'autre au moment du labour par exemple) : une explication est peut être à rechercher aussi dans le positionnement de cette intervention par rapport au moment où chacune de ces espèces se reproduit, un labour intervenant avant la production de cocons affectant plus la dynamique des populations qu'un labour intervenant après. Cette hypothèse mérite d'être approfondie dans un travail ultérieur car elle ouvre la possibilité de définir des règles de décision sur le choix de la date de labour. De plus, cette sensibilité a varié entre sites et années. A Villarceaux, qui est caractérisé par une ressource en carbone faible (peu de résidus de surface à enfouir), les effets du labour ont été immédiats et sévères, réduisant les effectifs d'*A. caliginosa*. A Favrieux, où la ressource en carbone est plus élevée (plus de résidus de surface à enfouir), les effets du labour sur l'espèce *A. caliginosa* ne sont pas apparus immédiatement. Nous avons suggéré que l'enfouissement plus important de résidus par le labour a un effet sur les lombriciens qui compense les dommages infligés aux vers par blessure, même si ce mécanisme est plus dommageable pour les anéciques que pour les endogés. Les effectifs d'*A. rosea* ont augmenté après labour à Villarceaux, où cette espèce aurait, juste après labour, profité de la disparition d'*A. caliginosa*. L'abondance d'*A. rosea* a au contraire baissé à Favrieux. Dans cette parcelle, les populations d'*A. rosea* sont restées dominées par celles d'*A. caliginosa*. La compétition entre espèces de vers de terre d'un même groupe écologique semble jouer un rôle important pour expliquer les variations d'abondance. Ce sujet est encore peu étudié, surtout dans les milieux cultivés et mériterait d'être approfondi.

Le suivi des populations a montré qu'il existait un schéma général décrivant l'évolution annuelle de l'abondance des endogés actifs dans la couche 0-30 cm du sol. Ce schéma général confirme les informations de la littérature concernant les fluctuations de population au cours d'une année. On observe une phase de décroissance et/ou de stabilité à la fin du printemps, une phase de stabilité durant l'été, une phase d'augmentation des abondances à l'automne et une chute en hiver. Il faut cependant préciser qu'avant la première phase décrite ci dessus existe probablement, juste après la sortie de l'hiver, une phase de reprise des abondances que nous n'avons pu enregistrer dans notre suivi, qui n'a démarré qu'en avril. En revanche, nous avons constaté des variations par rapport à ce schéma général en fonction de l'année, de l'espèce et des parcelles. Notre analyse a permis de préciser le rôle des techniques culturales, du climat et de la sensibilité spécifique sur ces écarts au schéma général. Cependant, nos observations soulèvent encore beaucoup d'interrogations. Parmi celles-ci la principale est le rôle de la matière organique.

Il ne semble pas que la valeur donnée sur l'analyse de terre (teneur en M.O.) soit le bon indicateur de l'importance de la ressource trophique pour les lombriciens. Des recherches sont à entreprendre pour déterminer un indicateur plus pertinent, basé probablement sur l'évaluation de certaines fractions du compartiment de la matière organique liée à la phase minérale du sol.

Le modèle Wormdyn *A. caliginosa* permet de simuler la dynamique de cette population au champ pour des parcelles gérées en Agriculture Biologique. Ce modèle prédit assez bien le niveau moyen d'abondance de chaque parcelle avec tout de même une tendance à la surestimation des effectifs lorsque les conditions climatiques sont favorables pour les lombriciens. La prise en compte de la densité dépendance a partiellement permis de corriger ce problème. Certains aspects de ce travail de modélisation devront être reconsidérés dans une nouvelle version de ce modèle.

Tout d'abord, en ce qui concerne la prise en compte des conditions environnementales, le modèle considère des classes définies par des couples température - humidité. Or ceci ne permet pas de prendre en compte la durée des conditions favorables (ou mauvaises) qui pourrait induire un changement dans la réponse des individus aux conditions, par acclimatation ou à l'inverse par accroissement de l'effet d'un stress lorsqu'il se prolonge. De même la prise en compte du potentiel hydrique permettrait probablement de mieux rendre compte de l'effet de l'humidité du sol sur les vers, mais demanderait d'introduire des relations entre humidité et potentiel qui sont souvent mal établies.

Un autre point de réflexion concerne la paramétrisation du modèle. En effet, nous avons pris en condition 1 (les plus favorables) des valeurs de paramètres obtenues dans des conditions de laboratoire. Or ces dernières ne sont certainement que très rarement atteintes dans le milieu naturel. Malgré la difficulté que cela représente, il faudrait à l'avenir bâtir des expérimentations au champ permettant de mieux cerner la valeur de certains paramètres, cruciaux pour le fonctionnement du modèle (taux de production de cocons, maintien dans les différents stades,...).

Dans ce modèle, nous avons introduit une fonction de densité dépendance prenant en compte la compétition entre les individus pour la ressource trophique. Cela a apporté une amélioration de la qualité de la simulation des dynamiques, notamment en limitant l'envolée des abondances en fin de simulation en conditions favorables de température et d'humidité. Une étape supplémentaire serait d'introduire la compétition avec les autres espèces endogées.

Ce modèle ouvre un certain nombre de perspectives pour des recherches futures. L'une d'entre elles est de coupler les résultats obtenus dans l'expérimentation menée sur le labour avec les travaux de modélisation. Ce lien nécessiterait de définir un effet du labour sur la valeur des paramètres. La seconde perspective de recherche concerne la prise en compte de la ressource trophique dans le modèle.

Enfin, concernant la technique d'échantillonnage des lombriciens dans les parcelles cultivées, cette étude suggère l'intérêt de mettre en place une fréquence d'échantillonnage en trois temps : une fréquence calée sur un pas de temps régulier (e.g. tous les mois) ; une fréquence plus soutenue pendant les mois de forte fluctuation d'abondance chez les vers (e.g. toutes les semaines pendant le printemps et l'automne) ; et, enfin, deux prélèvements encadrants les interventions culturales majeures.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Baker, G.H., Barrett, V.J., Greygardner, R., Buckerfield, J.C., 1992. The life-history and abundance of the introduced earthworms *Aporrectodea-trapezoides* and *A-caliginosa* (annelida, lumbricidae) in pasture soils in the mount Lofty Ranges, South-Australia. *Australian Journal of Ecology* 17, 177-188.
- Baker, G.H., Carter, P.J., Barrett, V.J., 1999. Survival and biomass of exotic earthworms, *Aporrectodea* spp. (Lumbricidae), when introduced to pastures in south-eastern Australia. *Australian Journal of Agricultural Research* 50, 1233-1245.
- Baker, G., Carter, P., Barrett, V., Hirth, J., Mele, P., Gourley, C., 2002. Does the deep-burrowing earthworm, *Aporrectodea longa*, compete with resident earthworm communities when introduced to pastures in south-eastern Australia? *European Journal of Soil Biology* 38, 39-42.
- Barot, S., Rossi, J.P., Lavelle, P., 2007. Self-organization in a simple consumer–resource system, the example of earthworms. *Soil Biol. Biochem.* 39, 2230-2240.
- Bartlett, M.D., Briones, M.J.I., Neilson, R., Schmidt, O., Spurgeon, D., Creamer, R.E., 2010. A critical review of current methods in earthworm ecology: From individuals to populations. *European Journal of Soil Biology* 46, 67-73.
- Bengtson, S.A., Nilsson, A., Nordstrom, S., Rundgren, S., 1979. Short-term colonization success of lumbricid founder populations. *Oikos* 33, 308-315.
- Bengtsson, J., Ahnstrom, J., Weibull, A.C., 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 42, 261-269.
- Berner, A., Hildermann, I., Fliessbach, A., Pfiffner, L., Niggli, U., Mader, P., 2008. Crop yield and soil fertility response to reduced tillage under organic management. *Soil Till. Res.* 101, 89-96.
- Bhadauria, T., Ramakrishnan, P.S., Srivastava, K.N., 1997. Population dynamics of earthworms during crop rotation under rainfed Himalayas, India. *Applied Soil Ecology* 6, 205-215.
- Binet, F., Hallaire, V., Curmi, P., 1997. Agricultural practices and the spatial distribution of earthworms in maize fields. Relationships between earthworm abundance, maize plants and soil compaction. *Soil Biol. Biochem.* 29, 577-583.
- Blanchart E., Albrecht A., Alegre J., Duboisset A., Gilot C., Pashanasi B., Lavelle P., Brussaard L., 1999. Effects of earthworms on soil structure and physical properties. In: Lavelle P., Brussaard L., Hendrix P. eds. *Earthworm management in tropical agroecosystems*. Wallingford: CAB International, 149–172.
- Blanchart, E., Marilleau, N., Chotte, J.L., Drogoul, A., Perrier, E., Cambier, C., 2009. SWORM: an agent-based model to simulate the effect of earthworms on soil structure. *Eur. J. Soil Sci.* 60, 13-21.
- Blouin M., Zuily-Fodil Y., Pham-Thi A. T., Laffray D., Reversat G., Pando A., Tondoh J., Lavelle P., 2005. Belowground organism activities affect plant aboveground phenotype, inducing plant tolerance to parasites. *Ecology Letters*, 8, 202-208.

- Booth, L.H., Heppelthwaite, V., McGlinchy, A., 2000a. The effect of environmental parameters on growth, cholinesterase activity and glutathione S-transferase activity in the earthworm (*Aporrectodea caliginosa*). *Biomarkers* 5, 46-55.
- Booth, L.H., Heppelthwaite, V.J., O'Halloran, K., 2000b. Growth, development and fecundity of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* after exposure to two organophosphates.
- Bostrom, U., 1988. Growth and cocoon production by the earthworm *Aporrectodea-caliginosa* in soil mixed with various plant materials. *Pedobiologia* 32, 77-80.
- Boström, U., 1995. Earthworm populations (Lumbricidae) in ploughed and undisturbed leys. *Soil Till. Res.* 35, 125-133.
- Bostrom, U., Lofs, A., 1996. Annual population dynamics of earthworms and cocoon production by *Aporrectodea caliginosa* in a meadow fescue ley. *Pedobiologia* 40, 32-42.
- Bouché, M.B., 1972. *Lombriciens de France. Ecologie et systématique*, INRA, Ann. Zool. Anim. Publication, Paris, 671pp.
- Brown G. G. 1995. How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? *Plant and Soil*, 170, 209-231.
- Brown, R.W., 1999. Grass margins and earthworm activity in organic and integrated systems. *Aspects of Applied Biology* 54, 207–210.
- Brown, G.G., Pashanasi, B., Villenave, C., Patron, J.C., Senapati, B.K., Giri, S., Barois, I., Lavelle, P., Blanchart, E., Blakemore, R.J., Spain, A.V., Boyer, J., 1999. Effects of earthworms on plant production in the tropics, in: Lavelle, P., Brussaard, L., Hendrix, P. (Eds.), *The management of earthworms in tropical agroecosystems*. CAB International, Wallingford, pp. 87-148.
- Brown, G.G., Barois, I., Lavelle, P., 2000. Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains. *European Journal of Soil Biology* 36, 177-198.
- Buck, C., Langmaack, M., Schrader, S., 2000. Influence of mulch and soil compaction on earthworm cast properties. *Applied Soil Ecology* 14, 223-229.
- Burtelow A. E., Bohlen P. J., Groffman P. M.. 1998. Influence of exotic earthworm invasion on soil organic matter, microbial biomass and denitrification potential in forest soils of the northeast United States. *Applied Soil Ecology*, 9, 197-202.
- Butt, K.R., 1998. Interactions between selected earthworm species: a preliminary, laboratory-based study. *Applied Soil Ecology* 9, 75-79.
- Canellas L. P., Olivares F. L., Okorokova-Facanha A. L., Facanha A. R., 2002. Humic acids isolated from earthworm compost enhance root elongation, lateral root emergence, and plasma membrane H⁺-ATPase activity in maize roots. *Plant Physiology*, 130, 1951- 1957.
- Capowiez, Y., Cadoux, S., Bouchant, P., Ruy, S., Roger-Estrade, J., Richard, G., Boizard, H., 2009. The effect of tillage type and cropping system on earthworm communities, macroporosity and water infiltration. *Soil Till. Res.* 105, 209-216.

- Caswell, H., 2001. Matrix Population Models : Construction, Analysis and interpretation, 2nd ed. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, 722 pp.
- Chan, K.Y., 2001. An overview of some tillage impacts on earthworm population abundance and diversity - implications for functioning in soils. *Soil Till. Res.* 57, 179-191.
- Chan, K.Y., Barchia, I., 2007. Soil compaction controls the abundance, biomass and distribution of earthworms in a single dairy farm in south-eastern Australia. *Soil Tillage Res.* 94, 75-82.
- Chauvel A., Grimaldi M., Barros E., Blanchart E., Desjardins T., Sarrazin M., Lavelle P., 1999. Pasture damage by an Amazonian earthworm. *Nature*, 398, 32-33.
- Choo, L.P.D., Baker, G.H., 1998. Influence of four commonly used pesticides on the survival, growth, and reproduction of the earthworm *Aporrectodea trapezoides* (Lumbricidae). *Australian Journal of Agricultural Research* 49, 1297-1303.
- Clapperton M. J., Lee N. O., Binet F., Conner R. L., 2001. Earthworms indirectly reduce the effects of take-all (*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*) on soft white spring wheat (*Triticum aestivum* cv. Fielder). *Soil Biology & Biochemistry*, 33, 1531-1538.
- Cole, L., Bradford, M.A., Shaw, P.J.A., Bardgett, R.D., 2006. The abundance, richness and functional role of soil meso- and macrofauna in temperate grassland - a case study. *Applied Soil Ecology* 33, 186-198.
- Dalby, P.R., Baker, G.H., Smith, S.E., 1998. Competition and cocoon consumption by the earthworm *Aporrectodea longa*. *Applied Soil Ecology* 10, 127-136.
- Dash M. C., Senapati B. K., Mishra C. C., 1980. Nematode feeding by tropical earthworms. *Oikos*, 34, 322-325.
- Daugbjerg, P., 1988. Temperature and moisture preferences of three earthworm species (*Oligochaeta*, Lumbricidae). *Pedobiologia* 32, 57-64.
- Decaens, T., Margerie, P., Aubert, M., Hedde, M., Bureau, F., 2008. Assembly rules within earthworm communities in North-Western France - a regional analysis. *Applied Soil Ecology* 39, 321-335.
- De Oliveira, T., Bertrand, M., Roger-Estrade, J., 2010. Effects of mouldboard ploughing on changes with time in earthworm abundance in an organic farming system in Northern France, in: The 9th International Symposium on Earthworm Ecology (ISEE9), Xalapa, Mexico, 5-10 September.
- Doube B. M., Ryder M. H., Davoren C. W., Stephens P. M. 1994. Enhanced root nodulation of subterranean clover (*Trifolium subterraneum*) by *Rhizobium leguminosarium biovar trifolii* in the presence of the earthworm *Aporrectodea trapezoides* (Lumbricidae). *Biology and Fertility of Soils*, 18, 169-174.
- Edwards, C.A., Lofty, J.R., 1977. *Biology of earthworms*, 2nd ed., Chapman & Hall, London.
- Edwards, C.A., 1983. Earthworm ecology in cultivated soils, in: Satchell, J.E. (Ed.), *Earthworm ecology - from Darwin to vermiculture*. Chapman and Hall, London, pp. 123-137.
- Edwards, C.A., Bohlen, P.J., 1996. *Biology and Ecology of Earthworms*. 3rd ed. Chapman and Hall, London, 426 pp.

- Edwards, C.A., 2004. Earthworm Ecology. CRC Press LLC, 2nd ed., USA, 471pp.
- Ehlers, W, 1975. Observations on earthworm channels and infiltration on tilled and untilled loess soil. Soil Science, 119, 242-249.
- Eriksen-Hamel, N.S., Whalen, J.K., 2006. Growth rates of *Aporrectodea caliginosa* (Oligochaetae : Lumbricidae) as influenced by soil temperature and moisture in disturbed and undisturbed soil columns. Pedobiologia 50, 207-215.
- Eriksen-Hamel, N.S., Whalen, J.K., 2007. Competitive interactions affect the growth of *Aporrectodea caliginosa* and *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta: Lumbricidae) in single- and mixed-species laboratory cultures. European Journal of Soil Biology, 43, 142-150.
- Eriksen-Hamel, N.S., Speratti, A.B., Whalen, J.K., Legere, A., Madramootoo, C.A., 2009. Earthworm populations and growth rates related to long-term crop residue and tillage management. Soil Tillage Res. 104, 311-316.
- Ernst G., Felten D., Volhand M., Emmerling C, 2008. Impact of ecologically different earthworm species on soil water characteristics. European Journal of Soil Biology, 45, 207-213.
- Ernst, G., Emmerling, C., 2009. Impact of five different tillage systems on soil organic carbon content and the density, biomass, and community composition of earthworms after a ten year period. Eur. J. Soil Biol. 45, 247-251.
- Evans, A.C.G., W.J.McL, 1948a. Studies on the relationships between earthworms and fertility, chapter IV. On the life cycles of some british lumbricidae. Applied Biology 35, 471 - 484.
- FAO Irrigation and Drainage Papers., 1998. Crop evapotranspiration - Guidelines for computing crop water requirements, 56; <http://www.fao.org/docrep/X0490E/X0490E00.htm>.
- Fraser, P.M., Williams, P.H., Haynes, R.J., 1996. Earthworm species, population size and biomass under different cropping systems across the Canterbury Plains, New Zealand. Applied Soil Ecology 3, 49-57.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D. 1991. Ecosystèmes: structure, fonctionnement, evolution. Collection d'écologie 21, Editions Masson, Paris, 392p.
- Gange A. C., 1993. Translocation of mycorrhizal fungi by earthworms during early succession, Soil Biology & Biochemistry, 25, 1021-1026.
- Gerard, B.M., 1967. Factors affecting earthworms in pastures. J. Anim. Ecol. 36, 235-252.
- Gerard, B.M., Hay, R.K.M., 1979. The effect on earthworms of ploughing, tined cultivation, direct drilling and nitrogen in a barley monoculture system. J. Agric. Sci., 93, 147-155.
- Groffman, P. M., Bohlen P. J., Fisk M. C., Fahey T. J., 2004. Exotic earthworm invasion and microbial biomass in temperate forest soils. Ecosystems, 7, 45-54.
- Hendrix, P. F., Peterson A. C., Beare M. H., Coleman D. C.. 1998. Long-term effects of earthworms on microbial biomass nitrogen in coarse and fine textured soils. Applied Soil Ecology, 9, 375-380.

- Hole, D.G., Perkins, A.J., Wilson, J.D., Alexander, I.H., Grice, F., Evans, A.D., 2005. Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation* 122, 113-130.
- Holland, J.M., 2004. The environmental consequences of adopting conservation tillage in Europe: reviewing the evidence. *Agric. Ecosyst. Environ.* 103, 1-25.
- Holmstrup, M., 2001. Sensitivity of life history parameters in the earthworm *Aporrectodea caliginosa* to small changes in soil water potential. *Soil Biology & Biochemistry* 33, 1217-1223.
- Holmstrup, M., Overgaard, J., 2007. Freeze tolerance in *Aporrectodea caliginosa* and other earthworms from Finland. *Cryobiology* 55, 80-86.
- Huang, C.Y., Hendrix, P.F., Fahey, T.J., Bohlen, P.J., Groffman, P.M., 2010. A simulation model to evaluate the impacts of invasive earthworms on soil carbon dynamics. *Ecol. Model.* 221, 2447-2457.
- Irmler, U., Changes in earthworm populations during conversion from conventional to organic farming. *Agric. Ecosyst. Environ.* 135, 194-198.
- IUSS Working Group WRB. 2007. World Reference Base for Soil Resources 2006, first update 2007. World Soil Resources Reports No. 103. FAO, Rome.
- Ivask, M., Kuu, A., Sizov, E., 2007. Abundance of earthworm species in Estonian arable soils, in: 8th International Symposium on Earthworm Ecology (ISEE8), Cracow, Poland, 4-9 September.
- Jager, T., Reinecke, S.A., Reinecke, A.J., 2006. Using process-based modelling to analyse earthworm life cycles. *Soil Biology & Biochemistry* 38, 1-6.
- Jensen, K.S., Holmstrup, M., 1997. Estimation of earthworm cocoon development time and its use in studies of in situ reproduction rates. *Applied Soil Ecology* 7, 73-82.
- Johnson-Maynard, J.L., Umiker, K.J., Guy, S.O., 2007. Earthworm dynamics and soil physical properties in the first three years of no-till management. *Soil Tillage Res.* 94, 338-345.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- Jordan, D., Stecker, J.A., Cacio-Hubbard, V.N., Li, F., Gantzer, C.J., Brown, J.R., 1997. Earthworm activity in no-tillage and conventional tillage systems in Missouri soils: a preliminary study. *Soil Biology & Biochemistry* 29, 489-491.
- Kladivko, E.J., 2001. Tillage systems and soil ecology. *Soil Tillage Res.* 61, 61-76.
- Klok, C., deRoos, A.M., 1996. Population level consequences of toxicological influences on individual growth and reproduction in *Lumbricus rubellus* (Lumbricidae, Oligochaeta). *Ecotox. Environ. Safe.* 33, 118-127.
- Klok, C., DeRoos, A.M., Marinissen, J.C.Y., Baveco, H.M., Ma, W.C., 1997. Assessing the effects of abiotic environmental stress, on population growth in *Lumbricus rubellus* (Lumbricidae, Oligochaeta). *Soil Biology & Biochemistry* 29, 287-293.

- Klok, C., 2007. Effects of earthworm density on growth, development, and reproduction in *Lumbricus rubellus* (Hoffm.) and possible consequences for the intrinsic rate of population increase. *Soil Biology & Biochemistry* 39, 2401-2407.
- Klok, C., Holmstrup, M., Damgaard, C., 2007. Extending a combined dynamic energy budget matrix population model with a bayesian approach to assess variation in the intrinsic rate of population increase. An example in the earthworm *Dendrobaena octaedra*. *Environmental Toxicology and Chemistry* 26, 2383-2388.
- Kumar, A. G.; Sekaran, G , 2005. Enteric pathogen modification by anaecic earthworm, *Lampito mauritii*. *Journal of Applied Sciences and Environmental Management*, 9, 15-17.
- Lavelle, P., Martin A., 1992. Small-scale and large-scale effects of endogeic earthworms on soil organic matter dynamics in soils of the humid tropics. *Soil Biology & Biochemistry*, 24, 1491-1498.
- Lavelle P., Blouin M., Boyer J., Cadet P., Laffray D., Pham-Thi A. T., Reversat G., Settle W., Zuily Y. 2004. Plant parasite control and soil fauna diversity. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences série Biologies*, 327, 629-638.
- Le Bayon R. C., Moreau S. Gascuel-Odoux C, Binet F., 2002. Annual variations in earthworm surface-casting activity and soil transport by water runoff under a temperate maize agroecosystem. *Geoderma*, 106, 121-135.
- Lee, K.E., 1985. *Earthworms: Their Ecology and Relationship with Soils and Land Use*. New York, 411 pp.
- Lentzsch, P., Gollack, J., 2006. Genetic diversity of *Aporrectodea caliginosa* from agricultural sites in Northeast Brandenburg, Germany. *Pedobiologia* 50, 369-376.
- Leroy, B.L.M., Schmidt, O., Van den Bossche, A., Reheul, D., Moens, M., 2008. Earthworm population dynamics as influenced by the quality of exogenous organic matter. *Pedobiologia* 52, 139-150.
- Li X., Fisk M. C., Fahey T. J., Bohlen P. J., 2002. Influence of earthworm invasion on soil microbial biomass and activity in a northern hardwood forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 34, 1929-1937.
- Lofs-Holmin, A., 1982. Measuring cocoon production of the earthworm *Allolobophora caliginosa* (Sav.) as a method of testing sublethal toxicity of pesticides. *Swedish Journal of Agricultural Research* 12, 117-119.
- Lofs-Holmin, A., 1983. Reproduction and growth of common arable land and pasture species of earthworms (Lumbricidae) in laboratory cultures. *Swedish Journal of Agricultural Research* 13, 31-37.
- Marinissen, J.C.Y., 1992. Population dynamics of earthworms in a silt loam soil under conventional and "integrated" arable farming during two years with different weather patterns. *Soil Biology & Biochemistry* 24, 1647-1654.
- Marinissen J. C. Y., de Ruiter P. C., 1993. Contribution of earthworms to carbon and nitrogen cycling in agro-systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 47:59-74.

- Mazantseva, G.P., 1982. Growth-patterns in the earthworm *Nicodrilus-caliginosus* (Oligochaeta, Lumbricidae) during the 1st year of life. *Pedobiologia* 23, 272-276.
- McKenzie, B.M., Kuhner, S., MacKenzie, K., Peth, S., Horn, R., 2009. Soil compaction by uniaxial loading and the survival of the earthworm *Aporrectodea caliginosa*. *Soil Tillage Res.* 104, 320-323.
- McLean M. A., Parkinson D., 2000. Field evidence of the effects of the epigeic earthworm *Dendrobaena octaedra* on the microfungal community in pine forest floor. *Soil Biology & Biochemistry*, 32, 351-360.
- Metzke, M., Potthoff, M., Quintern, M., Hess, J., Joergensen, R.G., 2007. Effect of reduced tillage systems on earthworm communities in a 6-year organic rotation. *European Journal of Soil Biology* 43, S209-S215.
- Mulder, C. P. H., Bazeley-White, E., Dimitrakopoulos, P. G., Hector, A., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., 2004. Species evenness and productivity in experimental plant communities. *Oikos*, 107, 50-63.
- Muscolo A, Cutrupi S, Nardi S. 1998. IAA detection in humic substances. *Soil Biology & Biochemistry*, 30, 1199-1201.
- Nair, G.A., Bennour, S.A., 1998. Cocoons and hatchlings of *Aporrectodea caliginosa* (Savigny 1826) (Oligochaeta : Lumbricidae) in Benghazi, Libya. *Journal of Arid Environments* 40, 459-466.
- Nair, G.A., Premkumar, K., 2007. Ecology and breeding biology of the earthworm *Allolobophora (=Aporrectodea) caliginosa trapezoides* (Savigny, 1826) (Oligochaeta: Lumbricidae) in Libya, in: Gupta, V.K., Verma, A.K. (Eds.), *Perspectives in animal ecology and reproduction*. Daya Publishing House, New Delhi, 4, 307-327.
- Noble, J.C., Mills, P.A., 1974. Soil moisture status and its effect on earthworm populations under irrigated pastures in southern Australia, in *proceedings 12th International grassland Congress*, 1, 470-476.
- Nordstrom, S., 1975. Seasonal activity of lumbricids in southern Sweden. *Oikos* 26, 307-315.
- Nowak, E., 1975. Population density of earthworms and some elements of their production in several grassland environments. *Ekologia Polska* 23, 459-491.
- Ouellet, G., Lapen, D.R., Topp, E., Sawada, M., Edwards, M., 2008. A heuristic model to predict earthworm biomass in agroecosystems based on selected management and soil properties. *Applied Soil Ecology* 39, 35-45.
- Owojori, O.J., Reinecke, A.J., Voua-Otomo, P., Reinecke, S.A., 2009. Comparative study of the effects of salinity on life-cycle parameters of four soil-dwelling species (*Folsomia candida*, *Enchytraeus doerjesi*, *Eisenia fetida* and *Aporrectodea caliginosa*). *Pedobiologia* 52, 351-360.
- Pedersen J. C., Hendriksen N. B., 1993. Effect of passage through the intestinal tract of detritivore earthworms (*Lumbricus spp.*) on the number of selected Gram-negative and total bacteria. *Biology and Fertility of Soils*, 16, 227-232.

- Peigné J., Ball B., Roger-Estrade J., David C., 2007. Is conservation tillage suitable for organic farming? A review. *Soil Use and Management*, 23(2), 129-144.
- Peigné, J., Cannavaciolo, M., Gautronneau, Y., Aveline, A., Giteau, J.L., Cluzeau, D., 2009. Earthworm populations under different tillage systems in organic farming. *Soil Tillage Res.* 104, 207-214.
- Pelosi, C., Bertrand, M., Makowski, D., Roger-Estrade, J., 2008. WORMDYN: A model of *Lumbricus terrestris* population dynamics in agricultural fields. *Ecol. Model.* 218, 219-234.
- Pelosi, C., Bertrand, M., Capowiez, Y., Boizard, H., Roger-Estrade, J., 2009a. Earthworm collection from agricultural fields: Comparisons of selected expellants in presence/absence of hand-sorting. *European Journal of Soil Biology* 45, 176-183.
- Pelosi, C., Bertrand, M., Roger-Estrade, J., 2009b. Earthworm community in conventional, organic and direct seeding with living mulch cropping systems. *Agron. Sustain. Dev.* 29, 287-295.
- Pfiffner, L., Mader, P., 1997. Effects of biodynamic, organic and conventional production systems on earthworm populations. *Biological Agriculture & Horticulture* 15, 3–10.
- Pfiffner, L., Luka, H., 2007. Earthworm populations in two low-input cereal farming systems. *Applied Soil Ecology* 37, 184-191.
- Piron, D., 2008. Distribution de la drilosphère lombricienne et caractérisation bio-physique des faciès de bioturbation sous gradient de désintensification du travail mécanique des sols, thèse de doctorat, université de Rennes 1.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3- 900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Reddell P., Spain A. V., 1991a. Earthworms as vectors of viable propagules of mycorrhizal fungi. *Soil Biology & Biochemistry*, 23, 767-774.
- Reddell P., Spain A. V., 1991b. Transmission of infective *Frankia* (Actinomycetales) propagules in casts of the endogeic earthworm *Pontoscolexcorethrurus* (Oligocheta: Glossoscolecidae). *Soil Biology & Biochemistry*, 23, 767-774.
- Reinecke, A.J., Visser, F.A., 1981. Number and size of hatchlings from cocoons of the earthworm species *Eisenia-rosea* and *Allolobophora-trapezoides* (OLIGOCHAETA). *Revue D Ecologie Et De Biologie Du Sol* 18, 473-485.
- Riley, H., Pommeresche, R., Eltun, R., Hansen, S., Korsæth, A., 2008. Soil structure, organic matter and earthworm activity in a comparison of cropping systems with contrasting tillage, rotations, fertilizer levels and manure use. *Agric. Ecosyst. Environ.* 124, 275-284.
- Roger-Estrade, J., Anger, C., Bertrand, M., Richard, G., 2010. Tillage and soil ecology: partners for sustainable agriculture. *Soil Tillage Res.* 111, 33-40.
- Rosas-Medina, M.A., de Leon-Gonzalez, F., Flores-Macias, A., Payan-Zelaya, F., Borderas-Tordesillas, F., Gutierrez-Rodriguez, F., Fragoso-Gonzalez, C., 2010. Effect of tillage, sampling date and soil depth on earthworm population on maize monoculture with continuous stover restitutions. *Soil Tillage Res.* 108, 37-42.

- Satchell, J.E., 1967. Lumbricidae. In: Burges, A, Raw, F. (Eds.), Soil Biology. Academic Press, London, pp. 259-322.
- Scheu S., Schlitt N., Tunov A. V., Newington J. E., Jones T. H., 2002. Effects of the presence and community composition of earthworms on microbial community functioning. *Oecologia*, 133, 254-260.
- Scheu, S., 2003. Effects of earthworms on plant growth: patterns and perspectives. *Pedobiologia* 47, 846-856.
- Schmidt, O., Curry, J.P., Hackett, R.A., Purvis, G., Clements, R.O., 2001. Earthworm communities in conventional wheat monocropping and low-input wheat-clover intercropping systems. *Annals of Applied Biology* 138, 377-388.
- Senapati B. K. 1992. Biotic interactions between soil nematodes and earthworms. *Soil Biology & Biochemistry*, 24, 1441-1444.
- Shuster W. D., McDonald L. P., McCartney D. A., Parmelee R. W., Studer N. S., Stinner B. R., 2002. Nitrogen source and earthworm abundance affected runoff volume and nutrient loss in a tilled-corn agroecosystem. *Biology and Fertility of Soils*, 35, 320–327.
- Sims, R.W., Gerard, B.M., 1999. Earthworms. FSC Publications, London, 167 pp.
- Smith, R.G., McSwiney, C.P., Grandy, A.S., Suwanwaree, P., Snider, R.M., Robertson, G.P., 2008. Diversity and abundance of earthworms across an agricultural land-use intensity gradient. *Soil Till. Res.* 100, 83-88.
- Snyder, B.A., Boots, B., Hendrix, P.F., 2009. Competition between invasive earthworms (*Amyntas corticis*, Megascolecidae) and native North American millipedes (*Pseudopolydesmus erasus*, Polydesmidae): effects on carbon cycling and soil structure. *Soil Biology & Biochemistry* 41, 1442-1449.
- Stephens, P. M., Davoren C. W., 1997. Influence of the earthworms *Aporrectodea trapezoides* and *A. rosea* on the disease severity of *Rhizoctoniasolani* on subterranean clover and ryegrass. *Soil Biology and Biochemistry*, 29:511-516.
- Stephens P. M., Davoren C. W., Doube B. M., Ryder M. H., 1994a. Ability of the lumbricid earthworms *Aporrectodea rosea* and *Aporrectodea trapezoides* to reduce the severity of take-all under greenhouse and field conditions. *Soil Biology & Biochemistry*, 26, 1291- 1297.
- Stephens P. M., Davoren C. W., Doube B. M., Ryder M. H., 1994b. Field experiments demonstrating the ability of earthworm to reduce the disease severity of *Rhizoctonia* on wheat. In Pankhurst C. E., Ed., *Soil Biota: Management in Sustainable Farming Systems*, East Melbourne, Australia: CSIRO, 19-20.
- Tabarant, P., Villenave, C., Risede, J.M., Roger-Estrade, J., Dorel, M., 2011. Effects of organic amendments on plant-parasitic nematode populations, root damage, and banana plant growth. *Biol. Fert. Soils* 47, 341-347.
- Uvarov, A.V., 2009. Inter- and intraspecific interactions in lumbricid earthworms: their role for earthworm performance and ecosystem functioning. *Pedobiologia* 53, 1-27.

- Vercesi, M.L., Krogh, P.H., Holmstrup, M., 2006. Can *Bacillus thuringiensis* (Bt) corn residues and Bt-corn plants affect life-history traits in the earthworm *Aporrectodea caliginosa*? *Applied Soil Ecology* 32, 180-187.
- Vorpahl, P., Moenickes, S., Richter, O., 2009. Modelling of spatio-temporal population dynamics of earthworms under wetland conditions - an integrated approach. *Ecol. Model.* 220, 3647-3657.
- Weber, R.A., 1917. Observations on the structure of double monsters in the earthworm. *Biol. Bull.* 33, 339-54.
- Whalen, J.K., Parmelee, R.W., Edwards, C.A., 1998. Population dynamics of earthworm communities in corn agroecosystems receiving organic or inorganic fertilizer amendments. *Biol. Fertil. Soils* 27, 400-407.
- Whalen, J.K., Parmelee, R.W., 1999. Growth of *Aporrectodea tuberculata* (Eisen) and *Lumbricus terrestris* L. under laboratory and field conditions. *Pedobiologia* 43, 1-10.
- Wyss, E., Glasstetter, M., 1992. Tillage treatments and earthworm distribution in a Swiss experimental corn field. *Soil Biol. Biochem.* 24, 1635-1639.
- Yeates G. W., 1981. Soil nematode populations depressed in the presence of earthworms. *Pedobiologia*, 22, 191-195.

ANNEXES

Annexe 1

Les espèces lombriciennes sont classiquement réparties en trois groupes écologiques (Bouché, 1972) en fonction de leur mode de vie:

- **les épigés** : sont des lombriciens de petite taille, très pigmentés, vivant généralement à la surface du sol et qui se nourrissent de débris végétaux en décomposition ou de racines ;

- **les anéciques** : sont des organismes de grande taille, caractérisés par une pigmentation suivant un gradient antéro-postérieur, qui vivent dans le sol et cherchent leur nourriture à la surface et la redistribue en profondeur grâce aux galeries verticales, pouvant dépasser le mètre, qu'ils creusent ;

- **les endogés** : sont de taille petite à moyenne, non pigmentés, vivent en permanence dans le substrat du sol, construisent des galeries essentiellement horizontales et sont essentiellement géophages (se nourrissent essentiellement de matière organique plus ou moins intégrée au substrat).

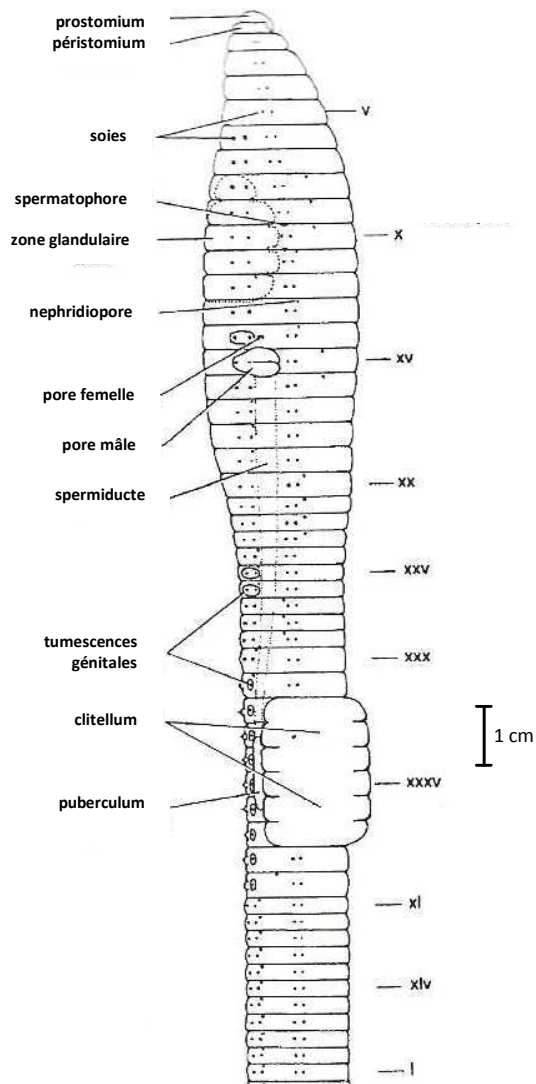


Description et représentation schématique des trois groupes écologiques de lombriciens avec
(1) les épigés, (2) les anéciques et (3) les endogés.

L'indication (4) indique la production de Middens (structures de rejets produites par les anéciques composées de déjections et de débris végétaux) et de turricules.

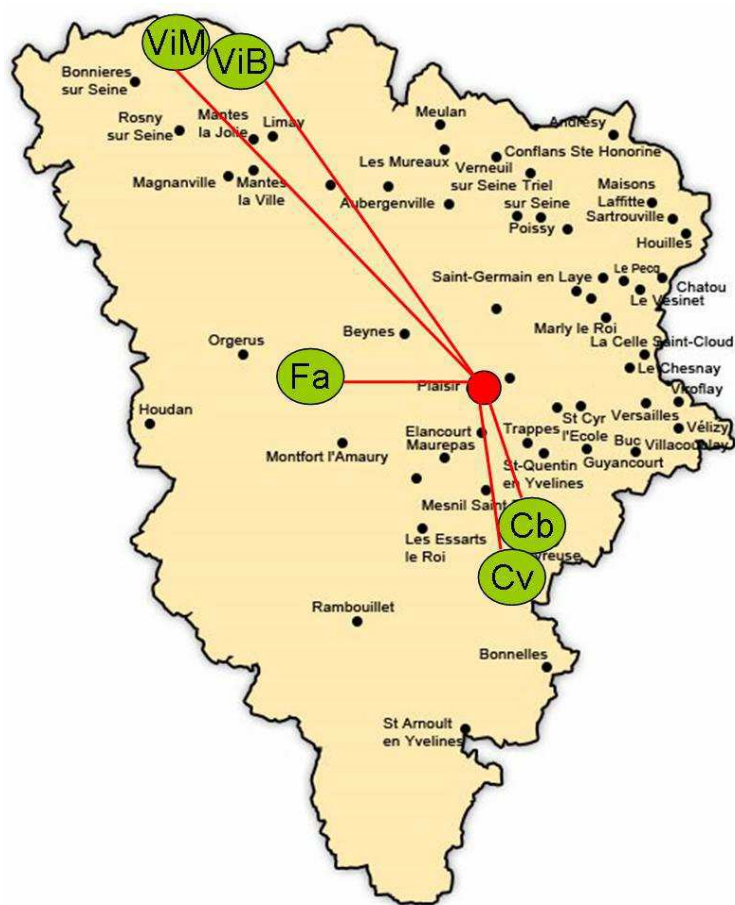
(après D. Piron, 2008).

Annexe 2



Morphologie externe d'un lombricien en vue latérale
de la région postérieure
(adapté de Sims et Gerard, 1999 sur un exemple anécique).
Les chiffres romains représentent la numérotation des segments.

Annexe 3



Localisation des parcelles du suivi des dynamiques lombriciennes vis-à-vis de la carte des Yvelines (région Ile-de-France).
L epoint central en rouge situe le centre de recherche INRA de Thiverval-Grignon.

Suite annexe 4.

date	Cv 2009	Juv	Sub-A	A	Total
27/04/2009	moyenne	0.3	0.0	0.0	0.3
	se	0.3	0.0	0.0	0.3
26/05/2009	moyenne	0.6	0.0	0.0	0.6
	se	0.6	0.0	0.0	0.6
23/06/2009	moyenne	0.0	0.0	0.0	0.0
	se	0.0	0.0	0.0	0.0
22/07/2009	moyenne	0.3	0.0	0.0	0.3
	se	0.3	0.0	0.0	0.3
24/09/2009	moyenne	7.2	0.0	0.0	7.2
	se	4.1	0.0	0.0	4.1

date	Cb 2009	Juv	Sub-A	A	Total
27/04/2009	moyenne	0.0	0.0	0.0	0.0
	se	0.0	0.0	0.0	0.0
26/05/2009	moyenne	0.0	0.6	0.0	0.6
	se	0.0	0.2	0.0	0.6
23/06/2009	moyenne	0.6	0.0	0.6	1.3
	se	0.6	0.0	0.2	1.3
22/09/2009	moyenne	5.0	0.6	1.9	7.5
	se	4.4	0.2	0.4	5.7
12/11/2009	moyenne	2.5	0.6	0.0	3.1
	se	1.4	0.2	0.0	2.0

Annexe 4

Données observées des abondances d'*A. caliginosa* en 2009 (individus.m⁻²). "se" sont les erreurs standards, "Juv" les juvéniles, "Sub-A" les sub-adultes et "A" les adultes.

date	ViB 2009	Juv	Sub-A	A	Total
05/05/2009	moyenne	57.5	3.1	16.3	76.9
	se	6.9	0.3	1.0	7.3
09/06/2009	moyenne	26.4	3.1	15.0	44.5
	se	5.7	0.3	1.1	7.6
07/07/2009	moyenne	24.5	3.8	7.5	35.8
	se	6.3	0.5	0.8	8.4
28/07/2009	moyenne	57.0	0.0	40.0	97.0
	se	18.4	0.0	2.4	21.2
29/09/2009	moyenne	53.1	11.9	13.8	78.8
	se	13.1	1.0	1.2	15.8

date	ViM 2009	Juv	Sub-A	A	Total
05/05/2009	moyenne	75.6	15.0	89.4	179.9
	se	13.3	1.1	3.5	21.5
09/06/2009	moyenne	104.1	15.0	33.1	152.2
	se	10.6	1.0	2.8	17.1
07/07/2009	moyenne	127.5	13.8	26.9	168.1
	se	16.6	0.6	1.1	15.9
27/07/2009	moyenne	146.0	2.5	75.6	224.1
	se	45.8	0.6	4.6	42.1
29/09/2009	moyenne	73.1	48.8	25.0	146.9
	se	11.1	2.7	1.9	20.1

date	Fa 2009	Juv	Sub-A	A	Total
14/04/2009	moyenne	31.6	21.9	23.1	76.6
	se	8.8	1.8	1.8	13.4
12/05/2009	moyenne	7.8	6.3	6.3	20.3
	se	2.3	0.8	0.8	4.1
16/06/2009	moyenne	38.1	8.8	14.4	61.3
	se	12.2	1.2	0.7	14.2
14/09/2009	moyenne	28.4	20.0	9.4	57.8
	se	7.0	1.1	1.1	7.8
07/10/2009	moyenne	31.3	25.0	12.5	68.8
	se	8.3	2.0	1.1	12.5

Suite annexe 5.

date	Fa 2010	Juv	Sub-A	A	Total
04/05/2010	moyenne	60.7	1.3	32.5	94.5
	se	12.0	2.8	18.4	11.3
25/05/2010	moyenne	67.0	2.5	42.5	112.0
	se	16.5	3.4	10.3	19.8
17/06/2010	moyenne	40.9	6.3	55.0	102.2
	se	12.2	8.8	48.5	32.1
08/07/2010	moyenne	36.8	8.8	41.3	86.8
	se	7.5	8.4	44.3	21.3
28/07/2010	moyenne	37.1	1.3	6.3	44.6
	se	11.9	2.8	6.3	11.2
24/08/2010	moyenne	100.9	11.3	25.0	137.1
	se	15.4	8.2	17.7	18.7
14/09/2010	moyenne	82.5	0.0	11.3	93.8
	se	13.3	0.0	10.3	15.1
14/10/2010	moyenne	36.9	8.8	12.5	58.1
	se	8.9	7.1	11.7	8.0

Annexe 5

Données observées des abondances d'*A. caliginosa* en 2010 (individus.m⁻²). "se" = erreur standard ; "Juv" = juvéniles, "Sub-A" = sub-adultes et "A" = adultes.

date	ViB 2010	Juv	Sub-A	A	Total
27/04/2010	moyenne	39.1	1.3	12.5	52.9
	se	16.1	0.6	2.5	19.4
17/05/2010	moyenne	11.3	0.0	18.8	30.0
	se	5.0	0.0	2.2	5.4
08/06/2010	moyenne	17.8	1.3	2.5	21.5
	se	7.7	0.6	0.7	8.4
29/06/2010	moyenne	37.0	0.0	8.8	45.7
	se	10.2	0.0	1.7	8.9
22/07/2010	moyenne	30.3	2.5	1.3	34.1
	se	11.2	0.7	0.6	11.4
30/09/2010	moyenne	16.6	6.3	16.3	39.1
	se	4.7	0.9	2.1	4.2
19/10/2010	moyenne	42.5	2.5	23.8	68.8
	se	6.1	0.7	6.0	14.9
16/11/2010	moyenne	23.1	1.3	7.5	31.9
	se	8.0	0.6	1.4	11.5

date	ViM 2010	Juv	Sub-A	A	Total
04/05/2010	moyenne	107.5	0.0	23.8	131.3
	se	21.8	0.0	19.5	29.9
25/05/2010	moyenne	60.4	5.0	2.5	67.9
	se	12.8	6.9	5.6	13.6
17/06/2010	moyenne	83.0	8.8	3.8	95.5
	se	16.3	10.5	5.6	14.3
08/07/2010	moyenne	68.8	1.3	3.8	73.8
	se	7.1	2.8	3.4	8.0
28/07/2010	moyenne	106.3	10.0	5.0	121.3
	se	17.3	11.4	8.2	22.5
25/08/2010	moyenne	100.1	12.5	0.0	112.6
	se	16.2	7.7	0.0	17.6
14/09/2010	moyenne	63.8	10.0	10.0	83.8
	se	15.0	8.4	3.4	16.4
19/10/2010	moyenne	91.3	7.5	26.3	125.0
	se	25.0	8.2	24.4	33.0
16/11/2010	moyenne	209.1	8.8	55.0	272.8
	se	42.7	8.4	44.1	60.4

Suite annexe 5.

date	Cv 2010	Juv	Sub-A	A	Total
20/04/2010	moyenne	0.0	0.0	1.3	1.3
	se	0.0	0.0	2.8	1.3
10/05/2010	moyenne	0.0	0.0	0.0	0.0
	se	0.0	0.0	0.0	0.0
02/06/2010	moyenne	0.0	0.0	0.0	0.0
	se	0.0	0.0	0.0	0.0
24/06/2010	moyenne	0.0	0.0	0.0	0.0
	se	0.0	0.0	0.0	0.0
16/07/2010	moyenne	0.0	0.0	1.3	1.3
	se	0.0	0.0	2.8	1.3
03/08/2010	moyenne	0.0	0.0	0.0	0.0
	se	0.0	0.0	0.0	0.0
02/09/2010	moyenne	0.6	0.0	0.0	0.6
	se	0.6	0.0	0.0	0.6
05/10/2010	moyenne	0.6	0.0	0.0	0.6
	se	0.6	0.0	0.0	0.6
26/10/2010	moyenne	4.4	0.0	0.0	4.4
	se	3.6	0.0	0.0	3.6
30/11/2010	moyenne	1.9	1.3	2.5	5.6
	se	1.3	2.8	5.6	2.5

date	Cb 2010	Juv	Sub-A	A	Total
20/04/2010	moyenne	0.0	0.0	1.3	1.3
	se	0.0	0.0	2.8	1.3
10/05/2010	moyenne	0.0	0.0	0.0	0.0
	se	0.0	0.0	0.0	0.0
02/06/2010	moyenne	0.0	0.0	0.0	0.0
	se	0.0	0.0	0.0	0.0
24/06/2010	moyenne	0.0	0.0	0.0	0.0
	se	0.0	0.0	0.0	0.0
16/07/2010	moyenne	2.5	0.0	1.3	3.8
	se	2.5	0.0	2.8	2.5
03/08/2010	moyenne	0.6	0.0	0.0	0.6
	se	0.6	0.0	0.0	0.6
02/09/2010	moyenne	5.0	0.0	0.0	5.0
	se	2.3	0.0	0.0	2.3
05/10/2010	moyenne	0.6	0.0	0.0	0.6
	se	0.6	0.0	0.0	0.6
26/10/2010	moyenne	4.4	0.0	1.3	5.6
	se	2.3	0.0	2.8	2.9
30/11/2010	moyenne	2.5	0.0	0.0	2.5
	se	1.5	0.0	0.0	1.5

Annexe 6

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES ET VALORISATION

Publications issues des travaux de thèse :

De Oliveira, T., Bertrand, M., Roger-Estrade, J. 2012. Short-term effects of ploughing on the abundance and dynamics of two endogeic earthworm species in organic cropping systems in northern France. *Soil & Tillage Research*, 119, 76-84.

Publications issues du parcours universitaire (hors thèse) :

De Oliveira, T., Hättenschwiler, S., Handa, I.T. 2010. Snail and millipede complementarity in decomposing Mediterranean forest leaf litter mixtures. *Functional ecology*, 24, 937-946.

Participation à des ouvrages collectifs :

Bertrand, M., Barot, S., Blouin, M., Whalen, J., De Oliveira, T., Roger-Estrade, J. What is the potential for the use of earthworm services in organic farming?, livre projet springler (*in press*).

Communications à des manifestations nationales ou internationales :

De Oliveira, T., Bertrand, M., Roger-Estrade, J., 2010. Effects of mouldboard ploughing on changes with time in earthworm abundance in an organic farming system in Northern France, in: The 9th International Symposium on Earthworm Ecology (ISEE9), Xalapa, Mexico, 5-10 September. (Communication orale)

De Oliveira, T., Bertrand, M., Roger-Estrade, J., 2010. Earthworm community structure in organic fields in North-Western France. In: the XIth ESA congress(Agro2010), Montpellier, France, 29 August-3 September. (Poster)

LISTE DES FIGURES

Figure 2.1

Températures moyennes hebdomadaires du sol (-10 cm) en °C (Station météorologique de Thiverval-Grignon).

Figure 2.2

Température moyenne hebdomadaire (°C). Stations MétéoFrance de Maganville pour Fa, de Choisel pour Cb-Cv et de Buhy pour ViB-ViM.

Figure 2.3

Pluviométries mensuelles (mm) enregistrées par les stations MétéoFrance de Magnanville pour Fa, de Choisel pour Cb-Cv et de Buhy pour ViB-ViM.

Figure 2.4

Dynamique des abondances de lombriciens observées sur les cinq parcelles du suivi au cours des deux années d'échantillonnage, 2009 (A) et 2010 (B).

Figure 2.5

Diversité spécifique de chaque parcelle pour les deux années d'observation (2009 en A et 2010 en B). Les résultats sont présentés en pourcentage de la part de chaque espèce.

Figure 2.6

Répartition des espèces en pourcentages par date et par parcelle en 2009.

Figure 2.7

Répartition des espèces en pourcentages par date et par parcelle en 2010.

Figure 2.8

Dynamique des abondances de lombriciens rapportées en indice 100 pour l'année 2009 (A) et 2010 (B). Les valeurs indicées ont été obtenues en relativisant les valeurs d'abondances par la moyennes de toutes les dates et ceci pour chaque parcelle.

Figure 2.9

Teneurs en eau pondérales moyennes de l'horizon 0-30 cm en 2009 (A) et 2010 (B). Résultats exprimés en %. Chaque point est la moyenne de quatre répétitions.

Figure 2.10

Dynamique des abondances d'*A. caliginosa* (A) et d'*A. rosea* (B) sur les parcelles ViB, ViM, et Fa en 2009.

Figure 2.11

Dynamique des abondances d'*A. caliginosa* (A) et d'*A. rosea* (B) sur les parcelles ViB, ViM, et Fa en 2010.

Figure 2.12

Dynamique des abondances d'*A. caliginosa* (A) et d'*A. rosea* (B) sur les parcelles Cv et Cb en 2009.

Figure 2.13

Dynamique des abondances d'*A. caliginosa* (A) et d'*A. rosea* (B) sur les parcelles Cv et Cb en 2010.

Figure 2.14

Représentation du schéma général observé sur les parcelles en 2009 et en 2010.

Figure 3.1

Total decadal rainfall and mean temperature of the soil at a depth of 10 cm. Rainfall was measured at the meteorological station at Magnanville (F-78200). Temperatures were measured at the meteorological station at Thiverval-Grignon (F-78850). Vertical arrows are point at the sampling dates.

Figure 3.2

Total abundances of the earthworms *A. caliginosa* and *A. rosea* per m² over time at Vil (A) and Fa (B), for the unploughed treatment.

Figure 3.3

Total abundances of the earthworms *A. caliginosa* (A and C) and *A. rosea* (B and D) per m² over time at Vil (A and B) and Fa (C and D), for the unploughed treatment.

Figure 3.4

Total abundances of the earthworms *A. caliginosa* (A and C) and *A. rosea* (B and D) per m² over time at Vil and Fa, for the unploughed and ploughed treatments.

Figure 4.1

Matrice de dynamique des populations et vecteur associé utilisé dans le modèle de Klok et al. (1997). Avec P, G, F : probabilités de maintien dans le stade de développement, de passage au stade suivant et de production de cocons respectivement. Le vecteur n présente le nombre d'individus de chaque classe d'âge (cocons c(t), juvéniles j(t), sub-adultes s(t) et adultes a(t)).

Figure 4.2

Représentation de la Matrice de Leslie-Lefkovitch étendue utilisée dans le modèle de Vorpahl et al. 2009.

Figure 4.3

Représentation de la structure et du cycle de vie d'une population de lombriciens utilisé dans le modèle de Vorpahl et al. 2009. Où C, J, A sont les densités de chaque stade cocons, juvéniles et adultes, au temps t et pour une itération donnée ; PC, A, J sont les probabilités de survie des cocons, adultes et juvéniles ; Ph la probabilité d'éclosion des cocons ; Pm la probabilité de maturation des juvéniles et Pf la probabilité de fertilité des adultes.

Figure 4.4

Matrice de la dynamique de population utilisée dans le modèle Wormdyn (Pelosi et al., 2008).

Figure 4.5

Cycle de vie de l'espèce *L. terrestris* représenté dans le modèle de Pelosi et al. (2008).

Figure 4.6

Cycle de vie de l'espèce *A. caliginosa* dans Wormdyn II. Les flèches représentent les différents processus qui affectent l'abondance dans chaque stade (mortalité, maintien dans le même stade, passage au stade supérieur, ponte).

Figure 4.7

Découpage des conditions de températures (en °C) et d'humidité (en %) du sol

Figure 4.8

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViB en 2009 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.9

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViM en 2009 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.10

Valeurs observées et simulées de la parcelle Fa en 2009 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.11

Valeurs observées et simulées de la parcelle Cv en 2009 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.12

Valeurs observées et simulées de la parcelle Cb en 2009 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.13

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViB en 2010 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.14

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViM en 2010 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.15

Valeurs observées et simulées de la parcelle Fa en 2010 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.16

Valeurs observées et simulées de la parcelle Cv en 2010 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.17

Valeurs observées et simulées de la parcelle Cb en 2010 sans densité dépendance (SDD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.18

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViB en 2009 avec densité dépendance (ADD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.19

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViM en 2009 avec densité dépendance (ADD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.20

Valeurs observées et simulées de la parcelle Fa en 2009 avec densité dépendance (ADD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.21

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViB en 2010 avec densité dépendance (ADD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.22

Valeurs observées et simulées de la parcelle ViM en 2010 avec densité dépendance (ADD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.23

Valeurs observées et simulées de la parcelle Fa en 2010 avec densité dépendance (ADD) pour les abondances totales, juvéniles, sub-adultes et adultes.

Figure 4.24

Dynamique de la population totale de la parcelle ViB 2009 sans (A) et avec (B) prise en compte de la densité dépendance (SDD et ADD respectivement). Pour chaque courbe l'abondance totale initiale est de 100 vers. La courbe "normal" représente une population à répartition en stades de développement classique pour ce type de parcelle (65 juvéniles, 10 sub-adultes, 25 adultes) ; la courbe "juvéniles -" représente une répartition sous abondante en juvéniles ; la courbe "juvéniles +" représente une répartition surabondante en juvéniles.

Figure 4.25

Dynamique de la population totale de la parcelle ViB 2009 sans (A) et avec (B) prise en compte de la densité dépendance (SDD et ADD respectivement). La courbe "100" représente une abondance totale initialisée à 100 individus.m⁻², la courbe "25" représente une abondance totale initialisée à 25 individus.m⁻² et la courbe "150" représente une abondance totale initialisée à 150 individus.m⁻².

Figure 4.26

Abondances simulées à la semaine 40 avec et sans prise en compte de la densité dépendance (ADD et SDD respectivement) pour chaque valeur de paramètre.

LISTE DES TABLES

Table 1.1

Répartition des effectifs de vers (individus.m⁻²) entre espèces anéciques et endogées pour différents auteurs ayant prélevé les lombriciens au champ dans différents agrosystèmes avec travail du sol (d'après Chan, 2001). Les chiffres entre parenthèses dans les colonnes de gauche indiquent le pourcentage de la population totale.

Table 2.1

Description caractéristique de la texture et de la composition des sols des sites de l'étude. Les résultats sont évalués sur 25 cm de profondeur.

Table 2.2

Densités apparentes des sols des sites de l'étude.

Table 2.3

Itinéraires techniques des parcelles du suivi général des abondances lombriciennes sur la période d'observation allant d'avril 2009 à décembre 2010. (partie 1/3 : ViB et ViM ; partie 2/3 : Fa ; partie 3/3 : Cb et Cv).

Table 2.4

Diversité spécifique de chaque parcelle pour les deux années d'observation. La présence d'une espèce est signalée par le symbole "x" et l'absence par le symbole "-".

Table 2.5

Indice de diversité de Simpson (1- \bar{D}), de Shannon (H') et indice d'équitabilité (E) par site et pour chaque année d'observation.

Table 2.6

Dominance de chaque espèce pour chaque parcelle de l'étude (2009 en A et 2010 en B). Les espèces dont l'indice est à 0 ne sont pas présentes dans l'échantillon.

Table 2.7

Résultats après 45 jours d'expérimentation en serre d'élevage d'adultes d'*A. caliginosa* dans la terre de Cernay la Ville (parcelle Cv). Pour un traitement donné, quatre vers juvéniles ont été placés dans chaque pot ; chaque traitement comprend neuf pots, moins deux pots sacrifiés en cours d'expérimentation : il y avait donc 28 vers par traitement au début de l'expérience.

Table 2.8

Synthèse des effets combinés du travail du sol, de l'humidité et des apports de MO sur nos deux espèces endogées pour les deux années de suivi.

Table 3.1

Mean characteristics of the 0-30 cm layer of soil from the Villarceaux (Vil) site in 2009 and the Favrieux (Fa) site in 2010. Analysis carried out before the start of the experiment, in July 2009.

Table 3.2

Crop management at Villarceaux (Vil) and Favrieux (Fa).

Table 3.3

Soil water content (gravimetric method ; expressed as g g^{-1}) for each sampling date, at Villarceaux and Favrieux. The sampling depth was under the 30 first centimetres of soil surface. At Villarceaux, the gravimetric water content at the wilting point (1.500 kPa) correspond to 0.14 g g^{-1} and to 0.24 g g^{-1} at the field capacity (10 kPa). At Favrieux, the gravimetric water content was 0.15 and 0.26 g g^{-1} respectively at wilting point and at field capacity.

Table 3.4

Monthly climatic data: 1989-2008 average and 2009-2011 values of rainfall, minimal and maximal soil temperatures at 10 cm depth. Meteorological station at Thiverval-Grignon (F-78850).

Table 3.5

Abundances and species diversity of earthworm communities at Villarceaux and Favrieux, for the unploughed and ploughed treatments.

Table 4.1

Paramètres compris dans le modèle de Barot *et al.* 2007.

Table 4.2

Valeurs des paramètres utilisés pour les simulations de Wormdyn II.

Table 4.3

Origine des données météorologiques utilisées pour la modélisation.

Table 4.4

Analyse de la qualité prédictive du modèle sans densité dépendance.

Table 4.5

Abondances d'*A. caliginosa* utilisées pour déterminer K. Valeurs indiquées en individus.m⁻².

Table 4.6

Analyse de la qualité prédictive du modèle avec densité dépendance.

Table 4.7

Critère de comparaison de la sensibilité du modèle avec et sans prise en compte de la densité dépendance (ADD et SDD respectivement) pour les huit paramètres du cycle de vie d'*A. caliginosa*. Le critère correspond à la valeur d'abondance simulée avec la valeur normale du paramètre sur la valeur de l'abondance simulée avec un paramètre réduit à 50%.

ABSTRACT

Dynamics of the earthworm communities in organic farming fields. Modeling of the population dynamics of *Aporrectodea caliginosa*.

The earthworms fulfil, in the agroecosystems, many services, crucial for the production and proper functioning of the soil. Therefore, it is necessary to deepen our understanding of the drivers of the changes with time of the density and the specific diversity of earthworms communities. Indeed such a knowledge is necessary to predict the effects of the agricultural practices on soil macrofauna and to design cropping systems in organic farming, beneficial to the earthworm abundance.

The purpose of this PhD thesis was to analyse, in agricultural fields, the annual variations of the earthworm abundances in the organic farming context of Northern France. We focused on endogeic species, whose abundance was measured during two years (2009 and 2010) in five cropped fields. A model, simulating the earthworm population dynamics of the most abundant species in our cropped fields, *A. caliginosa* was parametrised with the data collected in those fields (and the bibliography). It was also inspired by Pelosi's model (Pelosi *et al.*, 2008).

The analysis of the populations dynamics showed a general scheme describing the annual evolution of the abundance (i.e. active endogeic earthworms in the 0-30 cm layer) of these ploughed fields, cropped with cereals. This scheme is characterized by a four-step evolution. a decrease in the abundance (or a stability) at the end of the spring, followed by a summer period with a stability of the population, before an increase at fall, where the abundance reached a higher level compared to the end of spring. Lastly, in winter, the abundance decreases again. This study, which confirmed the general data given by the literature, revealed also significant variations from one year to the other, between *A. caliginosa* and *A. rosea*, and also as a function of the crop field. The causes of these variations are discussed in this PhD thesis.

Among the possible causes of these variations, soil tillage, especially ploughing, played an important role. This led us to carry out an experiment to study the effects of this practice on the population dynamics of the two endogeic species mentioned above. The results obtained suggested that the effects of the ploughing was species dependent. *A. caliginosa* was more sensitive than *A. rosea*, whose abundances were not systematically affected by the ploughing. Those of *A. caliginosa* were reduced immediately after ploughing in 2009, with some delay (about two months) after this operation. These results emphasize the necessity to study the effect of the agricultural practices through their impact on population dynamics (and not only through the average level of abundance).

The third part of our work was devoted to the improvement of the model Wormdyn. We first adapted the model to the species *A. caliginosa* based on a literature review to determine the the life cycle parameter values for this species. A function describing the effect of density dependence on the abundance was also introduced in the model. The model correctly simulated the average abundances measured in the cropped fields, despite a general tendency to overestimate the abundances, when environmental conditions are favorable. This was only partially corrected by the addition of the density dependence function. The model has to be improved by the introduction of the effect of other factors, first and foremost the quality and quantity of trophic resources.

Keywords: earthworms, endogeic species, *A. caliginosa*, *A. rosea*, population dynamics, modelisation, organic farming, agroecology.

RESUME

Dynamique des communautés lombriciennes dans les parcelles conduites en Agriculture Biologique. Modélisation de la dynamique des populations d'*Aporrectodea caliginosa*.

Les lombriciens remplissent, dans les agrosystèmes, de nombreux services, importants pour la production et le bon fonctionnement du sol. Cependant, on manque de connaissances sur la manière dont les facteurs jouent, au champ, sur la densité et la diversité spécifique. Cela rend difficile la prévision des effets des pratiques sur la macrofaune du sol et la mise au point de systèmes de culture en Agriculture Biologique, favorables aux populations de vers endogés.

L'objectif de cette thèse était d'analyser, au champ, les variations au cours de l'année de l'abondance des lombriciens dans le contexte de l'Agriculture Biologique du Bassin Parisien. Nous nous sommes tout particulièrement intéressés au cas des espèces endogées dont nous avons suivi les abondances dans 5 parcelles pendant 2 ans (2009 et 2010). L'analyse de ces données (et de la littérature scientifique) nous a amené à proposer un modèle simulant la dynamique des populations de vers de l'espèce la plus fréquemment rencontrée sur ces parcelles, *A. Caliginosa*. Ce modèle est basé sur celui de C. Pelosi (Pelosi *et al.*, 2008).

L'analyse des données de suivi des populations a montré qu'il existait un schéma général décrivant l'évolution annuelle de l'abondance (*i.e.* la densité de vers endogés actifs dans la couche 0-30 cm) de ces parcelles labourées et cultivées en céréales. Ce schéma général est caractérisé par une première phase de décroissance (ou de stabilité) en fin de printemps, suivie d'une période estivale pendant laquelle la population est stable, avant d'augmenter à nouveau à l'automne, pour atteindre un niveau maximal supérieur à celui de l'entrée de l'été. Enfin, l'hiver, l'abondance chute à nouveau. Ce travail, qui confirme les données générales de la littérature sur les endogés, a cependant montré que par rapport à ce schéma il existait d'importantes variations d'une année sur l'autre, entre *A. caliginosa* et *A. rosea* et en fonction des parcelles. Les causes de ces variations, complexes, sont discutées dans cette thèse.

Parmi ces causes, le travail du sol, et tout particulièrement le labour, joue un rôle important. Cela nous a amené à mettre en place un essai, sur deux des parcelles du suivi, pour étudier les effets de cette opération sur la dynamique des populations des deux espèces endogées citées ci-dessus. Les résultats obtenus suggèrent que les effets du labour sont variables en fonction de l'espèce considérée. *A. caliginosa* s'est révélée plus sensible qu'*A. rosea*, dont les abondances n'ont pas été systématiquement affectées. Celles d'*A. caliginosa* ont été réduites, juste après le labour en 2009, avec un certain retard (deux mois environ) après cette opération. Ces résultats soulignent ainsi la nécessité d'étudier l'effet des techniques culturales à travers leur impact sur la dynamique des populations (et non sur le niveau d'abondance moyen).

La troisième partie de notre travail a été consacrée à l'amélioration du modèle Wormdyn. Nous l'avons tout d'abord adapté au cas de l'espèce *A. caliginosa* en nous basant sur une étude bibliographique approfondie pour fixer la valeur des paramètres du cycle de vie. Nous avons ensuite introduit une fonction décrivant l'effet de la densité dépendance sur l'abondance. Le modèle a correctement simulé le niveau moyen des abondances mesurées dans les parcelles suivies, malgré une tendance générale à la surestimation des effectifs lorsque les conditions du milieu sont favorables. L'ajout de la densité dépendance a corrigé partiellement ce biais et ouvre à la prise en compte d'autres facteurs de variation des populations, au premier rang desquels la qualité et la quantité des ressources trophiques.

Mots clés : lombriciens, espèces endogées, *A. caliginosa*, *A. rosea*, dynamique des populations, modélisation, Agriculture Biologique, agroécologie.