



Les TRAIts de la faune du sol pour relier les Changements Environnementaux aux fonctions du Sol

(TRACES)

The soil fauna TRAIts to link the Changes of Environment to Soil functions

DUBS Florence (coord.)

IRD-UMR BIOEMCO. 32, Av. H de Varagnat. 93143 Bondy Cedex

Rapport final

30 JANV 2014

Remerciements :

Le projet TRACES, financé par le programme **GESSOL3** du Ministère de l'écologie, du développement durable et de l'énergie, est le résultat de la collaboration scientifique entre plusieurs unités de recherche et chercheurs, par ordre alphabétique (dont **(†)** co-auteurs du rapport) :

Barot, S **(†)**. DR IRD - UMR Bioemco

Chauvat, M **(†)**. MCU - Université de Rouen - UPRES-EA 1293 EcoDiv

Crouzet, O. CR - INRA - UR251 PESSAC

Decaëns, T. Pr. - Université de Rouen - UPRES-EA 1293 EcoDiv

Hedde, M **(†)**. CR - INRA - UR251 PESSAC

Legras, M. EC. - ESITPA

Marilleau, N. IR. - IRD - UMI UMMISCO

Ponge, JF **(†)**. Pr. - MNHN - UMR 5176

Salmon, S. IE - MNHN - UMR 5176

ainsi que la participation

d'étudiants (Barnier, F. Coulibaly, S. Legeay, J. Pettavino, M. René-Corail, P. Simonneau, S. Suillerot, M. Thevenin, C.),

de doctorants (Heineger, C **(†)**. UMR Bioemco, Richard, B **(†)**. UPRES-EA 1293 EcoDiv),

d'ATER et post-doctorant (Perez, G. UPRES-EA 1293 EcoDiv, Pey, B. INRA - UR251 PESSAC & IFB - CESAB)

de techniciens (Carmignac, D. Meriguet, J. ENS - UMR Bioemco, Marraud, C. Petraud, JP. INRA - UR251 PESSAC), sans qui une grande part de ce projet n'aurait pas vu le jour.

Tous nos remerciements vont également aux gestionnaires du programme GESSOL : Antonio Bispo, Thomas Eglin, Camille Guellier (ADEME), Marion Bardy et Jurgis Sapijanskas (MEDDTL) ainsi qu'aux membres du conseil scientifique du programme GESSOL pour l'ambiance chaleureuse et conviviale des comités de suivi du programme.

Résumé

Le rôle du sol est reconnu dans les politiques publiques européennes. Cette reconnaissance requiert des données sur le sol, sa biodiversité et les liens avec les fonctions du sol. La biodiversité a un rôle central dans la mise à disposition de la plupart des services écosystémiques (production, entretien, culturelle, esthétique). En termes de politiques publiques, on voit bien l'intérêt de porter une attention accrue aux fonctionnements écologiques des écosystèmes car ils sont au cœur de la relation entre la biodiversité et les services écosystémiques. Au sein des écosystèmes terrestres, le sol est l'un des habitats les plus riches en biodiversité. Paradoxalement, nos connaissances actuelles de la taxonomie et des fonctions écologiques des organismes du sol restent des plus faibles. Or *la biodiversité est un facteur essentiel à la production des services écosystémiques et doit donc être au cœur de toute approche portant sur l'évaluation des fonctions écologiques*. Et pour guider la mise en œuvre de politique de gestion des sols, il faut tout d'abord évaluer les effets des activités humaines sur les fonctions du sol et sa biodiversité.

En intégrant des champs théoriques venant de différents champs disciplinaires, ce projet a pour but de quantifier les traits de réponse et d'effet de certains assemblages d'espèces dominants au sein des invertébrés du sol (macrofaune saprophyte, collembole) et d'identifier l'effet de la structure du paysage proche sur ces communautés. Plus précisément, il a été question : de décrire l'impact des facteurs locaux et paysagers sur les assemblages locaux d'espèces; d'étudier les mécanismes biologiques (dispersion, préférence d'habitat, compétition) qui conditionnent ces assemblages ; d'étudier l'impact d'espèces saprophytes sur le fonctionnement du sol ; d'identifier les traits permettant d'expliquer les réponses et les effets des assemblages de faune du sol. Enfin, de concevoir un modèle de spatialisation des règles d'assemblage pour analyser, en se basant sur les mécanismes sous-jacents, l'impact des facteurs qui contrôlent la diversité et l'abondance des assemblages d'invertébrés.

Nous trouvons que les communautés de faune du sol étudiées sont essentiellement gouvernées par la sélection de l'habitat, indiquant pour ces taxa une adéquation de la distribution des espèces à la niche. Cependant dans trois cas (vers de terre dans les deux régions d'étude, Normandie et Morvan et collemboles dans le Morvan) la distribution des espèces résulte d'un compromis entre adéquation à la niche et dispersion. On observe un filtrage hiérarchique de la communauté des traits des espèces localement présente qui se traduit par une augmentation de la diversité fonctionnelle des assemblages locaux d'espèces face au contraste du paysage proche tandis que l'intensification locale de l'usage du sol entraîne une perte de redondance fonctionnelle. Ceci confirme empiriquement la théorie selon laquelle les facteurs environnementaux agissent comme des filtres emboîtés sur les traits des espèces. Le type d'habitat local et la structure du paysage proche influence les assemblages d'espèces de manière complémentaire avec un filtrage des traits écologiques par le paysage proche et un filtrage des traits principalement morphologiques par l'intensification locale de l'usage du sol.

Nous trouvons que la distribution des espèces de collemboles en forêt ou en prairie est le résultat de différents compromis qui vont déterminer leur préférence d'habitat. Les espèces forestières présentent un compromis entre leur tolérance vis-à-vis de la dessiccation et leur préférence pour certaines ressources trophiques et/ou environnements physico-chimiques, tandis que la plus part des espèces prairiales présentent un compromis entre capacité compétitive (faible) et tolérance physiologique (forte). Quelques espèces de prairie montrent à la fois une préférence pour le sol et pour le microclimat forestier et sont donc vraisemblablement exclues du milieu forestier par la compétition avec les espèces de forêt.

A une échelle micro-locale, nous trouvons que les ressources trophiques modifient le patron d'exploration de l'habitat par les collemboles hémi- et euédaphiques même si ces patterns sont idiosyncratiques au sein d'une même forme de vie. Les comportements d'exploration de l'habitat par les vers de terre présentent aussi un caractère idiosyncratique et sont influencés, par le type de communautés de microorganismes du sol ainsi que par la densité intra-spécifique. Ils sont le résultat d'un compromis entre les mécanismes de construction de niche où les individus s'agrègent et la compétition intra-spécifique qui pousse les individus à se disperser. Par ailleurs, les catégories écomorphologiques des vers de terre ne sont pas de bons proxys pour établir des groupes fonctionnels d'effet sur la stabilité des agrégats du sol. Les vers de terre ont globalement un effet neutre ou de protection de la matière organique du sol même s'il apparaît que la minéralisation puisse être augmentée pour les sols arables et prairiaux.

Enfin, la conception d'un modèle multi-agents pour analyser les mécanismes de réponse de la biodiversité du sol à la dynamique du paysage est présentée.

Le projet TRACES confirme l'intérêt de sortir des approches compartimentées par discipline (pédologie, taxonomie, écologie du sol) et de croiser les théories venant de champs différents de l'écologie (écologie végétale, écologie des communautés, écologie du paysage) pour les appliquer à

l'écologie du sol. Encore peu d'études utilisent la faune du sol pour tester les modèles de métacommunauté et, à notre connaissance, c'est la première tentative d'analyse de l'effet conjoint des facteurs locaux et paysagers sur plusieurs taxons de faune du sol, dans différentes régions. Nous trouvons donc que majoritairement, les peuplements de faune du sol sont pilotés par une adéquation à la niche écologique mais que la dispersion semble aussi jouer un rôle. Le projet TRACES confirme le rôle du paysage proche dans la composition des assemblages locaux d'espèces de faune du sol. Ainsi, en termes de gestion et d'aménagement des paysages, s'il est déjà bien admis que la qualité de l'habitat est à prendre en compte pour favoriser la biodiversité (dont celle du sol), la nature du paysage proche serait aussi à considérer dans les pratiques d'aménagements afin de favoriser le maintien de la biodiversité du sol et de ces fonctions attachées.

Mots clés : Faune du sol, Traits fonctionnels, Règles d'assemblage, Métacommunautés, Paysage proche, Préférence d'habitat, Traits d'effet, Modélisation SMA.

Abstract

The role of soil is recognized in European public policy. This recognition requires data on soil biodiversity and its links with the soil functions. Biodiversity has a central role in the provision of most ecosystem services (production, maintenance, cultural, aesthetic). In terms of public policy, we can see the benefit of increased attention to the ecological functioning of ecosystems because they are at the heart of the relationship between biodiversity and ecosystem services. In terrestrial ecosystems, soil is one of the most biodiverse habitats. Paradoxically, our current knowledge of the taxonomy and the ecological functions of soil organisms are low. Biodiversity is essential to the production of Ecosystem Services and must be at the heart of any approach on the assessment of ecological functions. To guide the implementation of soil management policy, it is first necessary to evaluate the effects of human activities on soil functions and soil biodiversity.

By integrating theoretical fields from different disciplines, this project aims to quantify the response traits and effect traits of some species assemblages in soil invertebrates (macrofauna saprophage, Collembola) and identify the effect of neighbourhood landscape structure on the local communities. More precisely, it was studied: the impact on local species assemblages of landscape and local factors, the biological mechanisms (dispersal, habitat preferences, competition) that shape these species assemblages, the impact of saprophagous species on the functioning of soil, which are the species traits that explain the responses and the effects of the soil species assemblages. Finally, design a model of spatial linkage rules to analyze, based on the mechanisms underlying the species distribution, the impact of controlling factors on the diversity and abundance of invertebrate assemblages.

Principally, soil species communities are governed by habitat selection, indicating a match for these taxa of species distribution to the niche. However, in three cases (earthworms in both study areas and springtails in the Morvan) species distribution is a trade-off between the fit to the niche and dispersion. A hierarchical filtering of the traits species assembly at local scale is observed. They are an increase in the functional diversity of local species assemblages when the landscape contrast increase and a loss of functional redundancy with the intensification of the local land use. This confirms empirically the theory that environmental factors act as nested filters on species traits. The local habitat type and the neighbourhood landscape structure influence the species assemblages in a complementary manner with a filtering of ecological traits by the neighbourhood landscape and a filtering morphological traits by the intensification of the land use.

The distribution of species of Collembola in forest or grassland are the result of different trade-offs which determine their habitat preference. Forest species face a trade-off between tolerance to the desiccation and their preference for certain trophic resources and / or physico-chemical environments, while most of the grassland species face a trade-off between competitive ability (low) and physiological tolerance (high). Some species of grassland show both a preference for soil and forest microclimate and so are probably excluded from the forest because of competition with forest species.

A micro-local scale, the trophic resources change the habitat exploration by species of springtails hemi- and euedaphiques even if these patterns are idiosyncratic in the same life form. The behaviors of habitat exploration by earthworms also have an idiosyncratic character and are influenced by the type of soil microbial communities as well as intra-specific density. They are the result of a trade-off between the mechanisms of niche construction where individuals are aggregated and intra-specific competition that pushes individuals to disperse. In addition, eco-morphological categories of earthworms are not good proxies to predict functional groups of effect of the stability of soil aggregates.

And earthworms have an overall neutral effect or protection on soil organic matter even if it appears that the mineralization could be increased in arable and grassland soils.

Finally, the design of a multi-agent model to analyze the response mechanisms of soil biodiversity at the landscape dynamics is presented.

The TRACES project confirms the interest to get out of approaches compartmentalized by discipline (soil science, taxonomy, soil ecology) and to use theories coming from different fields of ecology (plant ecology, community ecology, landscape ecology) for applied them to soil ecology. Very few studies use soil fauna to test metacommunity models and, to our knowledge, this is the first attempt to analyze the combined effect of local and landscape factors on several taxons and several region. Mostly, the species assemblages of soil fauna are controlled by the fit to the niche but the dispersion also seems to play a role. The TRACES project confirms the role of the neighbourhood landscape type on local species assemblages of soil fauna. Thus, in terms of management and landscaping, if it is well accepted that the habitat quality has to be driven in order to improve soil biodiversity, the nature of neighbourhood landscape is also to integrate in landscaping in order to maintain soil biodiversity and the functions related.

Keywords : Soil fauna ; Functional traits ; Assembly rules, Metacommunities, Neighbourhood landscape ; Habitat preference, Effect traits, SMA modelisation.

Sommaire :

INTRODUCTION	11
1 Question 1 – Filtres mosaïque d’habitat	13
1.1 . Poids des filtres environnementaux et modèles de fonctionnement métacommunauté	13
1.2 . Diversité fonctionnelle des communautés locales de faune détritatives du sol : l’effet du paysage proche.....	27
2 Question 2 – Traits de réponse & traits d’effet	41
2.1 Traits de réponse – approche expérimentale.....	41
2.1.1 Expérience d’exco-in situ : «Évaluation expérimentale des préférences des collemboles pour le sol et le microclimat dans les communautés de forêt et de prairie »	41
2.1.2 Expériences en laboratoire : «Les schémas de déplacement des assemblages de collembole impactés par les ressources alimentaires »	59
2.1.3 . Expériences en laboratoire : «Influence des communautés de micro-organismes sur le comportement exploratoire des vers de terre »	66
2.2 Traits d’effets : étude en cosmes	73
3 Question 3 – Modélisation	80
3.1 Réponse des communautés de collemboles à la dynamique du paysage: une modélisation multi agent à l’échelle de la population.....	80
DISCUSSION - CONCLUSION	91

Figure 1 : Représentation schématique des quatre modèles de métacommunautés (Leibold et al, 2004). (a) modèle neutre, (b) modèle patch dynamic, (c) modèle species sorting, (d) modèle mass effect. A et B représentent deux espèces interagissant localement et/ou soumises à des compromis à l’échelle régionale. La dispersion des espèces entre les patches est représentée par les flèches (pointillées, pleines et épaisses pour dispersion faible, modéré ou forte). Les conditions locales de l’habitat ainsi que les adaptations des espèces à ces conditions sont représentées par des carrés et des ovales. Une espèce carrée signifie qu’elle est meilleure compétitrice dans un habitat carré tandis qu’une espèce ovale signifie qu’elle est meilleure compétitrice dans un habitat ovale. _____ 13

Figure 2 : Opérations successives pour quantifier la structure du paysage. _____ 16

Figure 3 : Décomposition de variance pour les communautés de faune du sol entre l’effet conditionnel du spatial (E(S)), l’effet conditionnel de l’environnement (E(S)) et l’effet conjoint (S∩E). U représente la part de variance non expliquée. Modèles de métacommunauté, SS : species sorting, ME : mass effect, NM : neutral model, PD : patch density (** : p<0.01). _____ 21

Figure 4: Analyse interclasses du paysage proche (1F : paysage forestier, 2FP : mosaïque de prairies et de bosquets, et 3PC : mosaïque de prairies et de cultures ou de cultures seules) et des usages du sol (forêt de feuillus et forêt de conifères) en milieu fermé sur les indices de diversité. F1 = 67.08%, F2 = 26.20%. Part de variance expliquée :15.75 % (p<0.004). Anova usage sur les coordonnées de F1 : non significative, sur les coordonnées de F2 : significative. Anova des types de paysage proche sur les coordonnées de F1 : significative (1F ou 2PF significativement différents de 3PC), sur les coordonnées de F2 : non significative. _____ 32

Figure 5: Analyse interclasses du paysage proche (1F : paysage forestier, 2FP : mosaïque de prairies et de bosquets, et 3PC : mosaïque de prairies et de cultures ou de cultures seules) et des usages du sol (forêt de feuillus et forêt de conifères) en milieu fermé sur CWM (traits moins une modalité par trait). F1 = 49.92% F2 = 26.12%. Part de variance expliquée : 12.31 % (p<0.001). Anova usage sur les coordonnées de F1 : non significative, sur les coordonnées de F2 : significative. Anova des types de paysage proche sur les coordonnées

de F1 : significative (1F ou 2PF significativement différent de 3PC), sur les coordonnées de F2 : non significative.

	32
Figure 6: Analyse interclasses du paysage proche (1F : paysage forestier, 2FP : mosaïque de prairies et de bosquets, et 3PC : mosaïque de prairies et de cultures ou de cultures seules) et des usages du sol (Prairie, Culture) en milieu ouvert sur les indices de diversité. F1 = 56.65%, F2 = 29.20%. Part de variance expliquée : 15.48 % (p<0.003). Anova usage sur les coordonnées de F1 : significative, et sur celles de F2 : significative. Anova des types de paysage proche sur les coordonnées de F1 : significative (1F ou 2PF significativement différents de 3PC), et sur les coordonnées de F2 : non significative.	33
Figure 7: Analyse interclasses du paysage proche (1F : paysage forestier, 2FP : mosaïque de prairies et de bosquets, et 3PC : mosaïque de prairies et de cultures ou de cultures seules) et des usages du sol (Prairie, Culture) en milieu ouvert sur CWM (traits moins une modalité par trait). F1 = 52.15% F2 = 29.17%. Part de variance expliquée : 18.76 % (p<0.001). Anova usage sur les coordonnées de F1 : non significative, et sur les coordonnées de F2 : significative. Anova des types de paysage proche sur les coordonnées de F1 : significative (1F, 2PF et 3 PC sont tous significativement différents), et sur les coordonnées de F2 : non significative.	33
Figure 8 : Effets du paysage proche (1F : paysage forestier, 2FP : mosaïque de prairies et de bosquets, et 3PC : mosaïque de prairies et de cultures ou de cultures seules) sur la richesse spécifique, la diversité fonctionnelle et les traits individuels en milieu fermé.	34
Figure 9 : Effets du paysage proche (1F : paysage forestier, 2FP : mosaïque de prairies et de bosquets, et 3PC : une mosaïque de prairies et de cultures ou de cultures seules) sur la richesse spécifique, la diversité fonctionnelle et les traits individuels en milieu ouvert.	35
Figure 10 : Effets des usages du sol du milieu fermé (forêt de Feuillus et forêt de Conifères) sur la richesse spécifique, la diversité fonctionnelle et les traits individuels.	36
Figure 11 : Effets des usages du sol du milieu ouvert (Prairie et Culture) sur la richesse spécifique, la diversité fonctionnelle et les traits individuels.	37
Figure 12 : Schéma du plan d'expérience. Les blocs sont schématisés par des cylindres (gris foncé pour les blocs récepteurs forestiers et gris clair pour les blocs récepteurs de prairie). Les trois lettres inscrites sur les blocs résumant les traitements. La première lettre désigne l'origine de la communauté (blocs sources) : «F» pour source forestière, «P» pour source prairiale, la deuxième lettre désigne l'origine du bloc récepteur, «F» pour origine forestière, «P» pour origine prairiale et la troisième lettre désigne la nature de l'habitat dans lequel le bloc est transplanté, «F» pour habitat forestier, «P» pour habitat prairial	43
Figure 13 : Illustration d'un bloc de sol mis en exclos et prêt à être transplanté.	45
Figure 14 : Dispositif expérimental in situ. La photo de gauche illustre la disposition des mésocosmes en forêt et la photo de droite la disposition des mésocosmes en prairie.	45
Figure 15 : Détail des étapes expérimentales	45
Figure 16: Densité moyenne des collemboles dans les blocs de sols des témoins de manipulation (expérimentaux, inoculation, naturels au début (t0) et à la fin (tfin) de l'expérience en forêt (barres grises) et en prairie (barres blanches)). Les lettres indiquent des différences significatives.	49
Figure 17 : Moyenne du pH du sol (a) et de l'humidité du sol (b) en forêt (à gauche) et prairie (à droite) des blocs de sol expérimentaux, dans le microclimat de forêt (barres grises) ou de prairie (barres blanches). Les lettres indiquent les différences significatives.	49
Figure 18 : Moyenne de l'abondance des collemboles (a), de la richesse spécifique (b) et de l'indice de Shannon (c) dans les blocs de sol expérimentaux. De gauche à droite: communauté forestière dans le sol de forêt, communauté forestière dans le sol de prairie, communauté de prairie dans le sol de forêt et communauté de prairie dans le sol de prairie. Barres grises : microclimat forestier et barres blanches : microclimat de prairie.	50
Figure 19 : Analyse discriminante sur la structure des communautés de collemboles, avec le facteur composite COM/S/CLIM comme variable discriminante. a) plan factoriel des deux premiers axes discriminants selon une combinaison de COM, S et CLIM. Les codes aux centres de gravité correspondent à chaque traitement ; b) cercle de corrélation des espèces (les codes des espèces sont dans le Tableau 11). Les valeurs propres sont respectivement : 0,44; 0,24; 0,16 pour les axes 1 à 3. Le test de Monte-Carlo est de p = 0.001 et la part de variance expliquée est de 56%.	52
Figure 20 : Abondances de six espèces de collemboles dans les traitements expérimentaux. 9a : Isotomiella minor (Groupe A); 9b : Detriturus jubilarius (Groupe B); 9c : Protaphorura armata (Groupe C); 9d : Mesaphorura macrochaeta (Groupe D); 9e : Isotoma viridis (Groupe F) et 9f : Xenylla tullbergi (groupe F). Les lettres placées au-dessus des barres indiquent des différences significatives. Les codes placés sous les barres correspondent à chaque traitement (codes selon Figure 12).	52
Figure 21 : Dispositif de colonisation unidirectionnelle. Ce dispositif 1 consiste en une série de 5 cylindres de 4cm de diamètre et de 7cm de longueur emboîtés les uns dans les autres. La première section (A) est rempli de sol	

<i>fauné fraîchement récolté du terrain. Les autres sections (B, C, D et E) sont elle remplit de sol préalablement stérilisé. Les cylindres A et E sont obstrués d'un côté. Au bout de 7 jours les différents cylindres sont séparés les uns des autres et mis à l'extracteur.</i>	60
<i>Figure 22 : Pourcentage moyen et écarts types des collemboles dans chaque section du microcosme de contrôle. Les lettres indiquent les différences significatives.</i>	62
<i>Figure 23 : Pourcentage moyen et écarts types des collemboles dans chaque section des microcosmes avec la microflore inoculée dans la dernière section isolée. Les lettres indiquent les différences significatives.</i>	62
<i>Figure 24 : Pourcentage moyen et écarts types des collemboles dans chaque section des microcosmes avec la microflore inoculée et une plante cultivée dans la dernière section isolée. Les lettres indiquent les différences significatives.</i>	62
<i>Figure 25 : Pourcentage moyen et écarts types des formes de vie des collemboles récupérés dans chaque section des microcosmes de contrôle. Les lettres indiquent les différences significatives</i>	62
<i>Figure 26 : Pourcentage moyen et écarts types des formes de vie des collemboles récupérés dans chaque section des microcosmes avec la microflore inoculée dans la dernière une section isolé. Les lettres indiquent les différences significatives.</i>	62
<i>Figure 27 : Pourcentage moyen et écarts types des formes de vie des collemboles récupérés dans chaque section des microcosmes avec la microflore inoculée et une plante cultivée dans la dernière une section isolé. Les lettres indiquent les différences significatives.</i>	62
<i>Figure 28 : Relation entre les formes de vie des collemboles et les distance de déplacement</i>	64
<i>Figure 29 : Types de déplacement des collemboles en réponse à la présence de microflore et de racine de plante. Group 1 : pas d'effet. Group 2 : déplacement en présence de microflore. Group 3 : déplacement en présence de microflore et racine de plante. Group 4 : agmentation du déplacement lors de la présence de racine de plante et de microflore par rapport à la microflore seule.</i>	64
<i>Figure 30 : Représentation du dispositif expérimental. Les zones d'inoculation des différents traitements sont représentées dans la partie terminale de chacun des bras latéraux.</i>	67
<i>Figure 31 : Taux de mouvement général (moyenne \pm erreur standard exprimée en pourcentage) en fonction de la densité intra-spécifique pour les trois espèces de vers de terre. Les différences significatives ont été identifiées à partir de GLMs au seuil de significativité de 5%. (***) p.value < 0.001 ; ** p.value < 0.01 ; * p.value < 0.05 ; NS : non significatif).</i>	69
<i>Figure 32 : Taux de mouvement spécifique (moyenne \pm erreur standard exprimée en pourcentage) en fonction des communautés de microorganismes pour les trois espèces de vers utilisées. Les lettres indiquent les différences entre traitements (TukeyHSD). (***) p.value < 0.001 ; ** p.value < 0.01 ; * p.value < 0.05 ; NS : non significatif).</i>	69
<i>Figure 33 : Taux de mouvement spécifique (moyenne \pm erreur standard exprimée en pourcentage) en fonction des communautés de microorganismes et de la densité intra-spécifique pour les trois espèces de vers de terre. Les tests statistiques associés à cette figure sont résumés dans le Tableau 17.</i>	70
<i>Figure 34 : Schéma illustrant le patron de courbe en cloche inverse observé dans l'expérimentation et le compormis pouvant exister entre construction de niche et compétition intra-spécifique.</i>	72
<i>Figure 35 : Production d'agrégats par cinq espèces lombriciennes sur 6 sols. Les codes des sols sont donnés dans le Tableau 18, les codes des espèces dans le Tableau 20.</i>	76
<i>Figure 36 : Dynamique de population avec K : capacité limite de charge de la parcelle, SD : seuil de diffusion.</i>	82
<i>Figure 37 : Courbe rang-espèce par milieu (agricole ou forestier) en fonction de la préférence d'habitat : forestière spécialiste, forestière préférentielle, agricole spécialiste, agricole préférentielle ou généraliste.</i>	84
<i>Figure 38 : Dynamique du paysage du site d'étude, de 1948 à 2006.</i>	85
<i>Figure 39 : Interface du simulateur (Gama). L'encadré de droite permet à l'utilisateur de modifier certains paramètres du modèle. La carte représente l'univers de la simulation.</i>	88
<i>Figure 40 : Interface du simulateur (Gama). Le graphique montre l'évolution du nombre de collembole par profil d'espèces lors d'une simulation.</i>	89
<i>Tableau 1 : Liste des usages du sol.</i>	16
<i>Tableau 2 : Liste des métriques paysagères et codes correspondant</i>	17
<i>Tableau 3 : Nombre d'espèces par groupe taxonomique</i>	18
<i>Tableau 4 : Part de variance expliquée par l'environnement ou le spatial pour les différents taxons et régions d'étude. Vdt = vers de terre ; Diplo= diplopodes ; Chilo = chilopodes, Iso = isopodes, Coll = collembole.</i>	19

Tableau 5 : Décomposition de variance de la part conditionnel de l'environnement (E(S)) en proportion de la variabilité totale expliquée pour les communautés de faune du sol. Représentation en % de la part expliquée par E(S). (** : p < 0.001, * : p < 0.005, . : p < 0.01)	20
Tableau 6 : Décomposition de la variance de la part marginal de l'environnement (E), en proportion de la variabilité totale expliquée pour les communautés de faune du sol. Représentation en % de la part expliquée par E. (** : p < 0.001, * : p < 0.005, . : p < 0.01)	20
Tableau 7 : Variables environnementales et spatiales sélectionnées pour le modèle (a) collemboles, (b) vers de terre, (c) chilopodes, (d) diplopodes et (e) isopodes. Code des usages du sol pour le paysage : cr : cour, r : route, m : maison, ch : chemin, cf : chemin de fer, s : sol nu, c : culture, p : prairie, pb : prairie avec arbre, ph : prairie humide, t : talus, fo : fossé, pe : prairie enfichée, pte : prairie très enfichée, fa : friche arbustive, faa : friche arbustive et arborée, fb : friche arborée, ff : forêt feuillus dense, ffp : forêt feuillus peu dense, fr : forêt résineux denses, frp : forêt résineux très peu denses, hbc : haie arborée continue, hac : haie arbustive continue, had : haie arbustive discontinue, hbd : haie arborée discontinue, pr : plantation de résineux. Code des métriques paysagères à l'échelle du type de patch : PL : pourcentage de, PD : densité de patch de, ED : densité de lisière de, A : surface moyenne des patchs de, P : fragmentation des patchs de, E : distance au plus proche voisin de patchs de. Code des métriques paysagères à l'échelle de la mosaïque des patchs : PD : densité de patch, ED : quantité de lisière, PR : richesse des usages du sol, SHDI : diversité des usages du sol. Code des variables physicochimiques : pH_H2O, pH_KCl, P-as : phosphore assimilable, pourcentages de calcium : Ca%, de magnésium : Mg%, de sodium : Na%, de potassium : K%, CEC : capacité d'échange cationique, pourcentages de carbone : C% et d'azote : N%, nitrate : NO3 et ammonium : NH4 et respiration à 7 : R7, 14 : R14 et 21 : R21 jours. Code de l'usage du sol au temps du prélèvement : F_feuillus : forêt de feuillus, F_conifere : forêt de conifères, F_arbustive : friche arbustive, P_naturel : prairie naturelle, Prairie, Culture, Jachère	26
Tableau 8 : Nombre de répliquat par facteurs et combinaison de facteurs.	28
Tableau 9 : Liste des traits morphologique et des performances écologiques	29
Tableau 10 : Nombre de blocs de sol (20 cm de diamètre x 10 cm de profondeur) prélevés dans l'ensemble de l'expérience (traitements expérimentaux et témoins de manipulation).	43
Tableau 11 : Présence/absence dans les témoins d'inoculation et d'exclus des 16 espèces les plus communes dans les blocs de sol («X» : espèce non présente dans les témoins; «F» : espèce présente dans le témoin en forêt seulement, «P» : espèce présente dans le témoin en prairie seulement et «FP» : espèce présente à la fois dans les témoins en forêt et en prairie). Résultats des modèles linéaires généralisés testant l'effet des trois facteurs (origine de la communauté, nature du sol et du microclimat) sur l'abondance de chaque espèce (le nombre d'étoiles indique le niveau de signification: * p < 0,05; ** p < 0,01; *** p < 0,001; "/" indique l'absence d'effet significatif; "F" signifie que l'espèce est plus abondante dans les communautés, le sol ou le microclimat de forêt et "P" signifie que l'espèce est plus abondante dans les communautés, le sol ou le microclimat de prairie). La préférence d'habitat a été calculée en utilisant l'indice IndVal avec l'ensemble des données produites dans Ponge et al. (2003). g: espèce généraliste, f: espèce forestière, a: espèce agricole. Le groupe de réponse correspond aux six groupes formés à partir des réponses des espèces aux traitements : l'origine de la communauté, la nature du sol et le type de microclimat. Groupe A : "vraies espèces forestières", groupe B : "espèces forestières préférant le sol de prairie", groupe C : "espèces de prairie préférant le sol de forêt", groupe D : "espèces de prairie préférant le microclimat forestier, Groupe E : "espèces préférant le microclimat de prairie", groupe F : "espèces de prairie".	48
Tableau 12. Résultats des tests post-hoc (Tukey) de la GLM testant l'effet du type de témoin (FFF et PPP: témoins expérimentaux pour la forêt et la prairie; Tft0 et TPt0: témoins naturels au début de l'expérience dans la forêt et la prairie; Tffin et TPfin : témoins naturels à la fin de l'expérience dans la forêt et la prairie; TEF et PTE : témoin d'inoculation dans la forêt et la prairie; TexF et TexP : témoins d'exclus dans la forêt et la prairie) sur la densité de collemboles.	48
Tableau 13 : Effet de la nature du sol et du microclimat (et l'interaction entre les facteurs) sur le carbone total (Ctot), la teneur en azote (Ntot), le pH du sol et l'humidité du sol dans les blocs de sol expérimentaux. Résultats des modèles généralisés (valeur F / Chi carré et le degré de liberté (df)).	49
Tableau 14 : Effet de l'origine de la communauté, du sol et du microclimat sur l'abondance totale, la richesse spécifique et l'indice de Shannon. Résultats des modèles linéaires (valeur et le degré de liberté (df) F) testés après une procédure de sélection automatique basée sur le critère AIC.	50
Tableau 15 : Mouvement moyen, en cm, et écart-type et le des différentes espèces de collembole 12 jours après l'application et à partir du point d'application jusqu'au centre de masse. C: contrôle; M: traitement de la microflore; M + P: traitement microflore+ plante. P-niveau de signification: N.s. > 0,05, * < 0,05, ** < 0,01, *** < 0,001. Pour chaque espèce, des lettres différentes indiquent des valeurs significativement différentes; test HSD de Tukey p < 0,05. Ep: epedaphique, He: hemiedaphique, Eu: euedaphique	63

Tableau 16 : Résumé des caractéristiques principales du sol utilisé dans l'expérimentation	67
Tableau 17 : Résultats des GLMs testant les effets des traitements microorganismes et de densité intra-spécifique sur les « taux de mouvement spécifiques » des trois espèces de vers : <i>A. chlorotica</i> , <i>A. icterica</i> et <i>L. terrestris</i> . Les différences significatives ont été identifiées à partir de GLMs au seuil de significativité de 5%. (***) p.value < 0.001 ; ** p.value < 0.01 ; * p.value < 0.05 ; NS : non significatif).	68
Tableau 18: Localisation et usage du sol des parcelles sélectionnées	73
Tableau 19 : Caractéristiques pédologiques des sols étudiés	74
Tableau 20: Description des espèces lombriciennes étudiées (d'après (Bouché, 1972).	74
Tableau 21: Valeurs de diamètre moyen pondéral des agrégats (en mm) produits par cinq espèces lombriciennes sur six sols et exposés à une désagrégation mécanique. Les codes des espèces sont donnés dans le Tableau 20 et les codes des sols dans le Tableau 18.	76
Tableau 22: activités enzymatiques phosphatase, glucosidase, uréase, arylsulfatase dans les agrégats produits par cinq espèces de vers de terre sur six sols. Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre espèces. Les astérisques indiquent des différences significatives avec le sol initial. * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.	77
Tableau 23: minéralisation du C dans les agrégats produits par 5 espèces de vers de terre exposés à 6 sols exprimée en $\text{mg C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{C}_{\text{org sol}} \text{ min}^{-1}$. Les codes des espèces sont donnés dans le Tableau 20 et les codes des sols dans le Tableau 18.	78
Tableau 24 : Exemple de définition des paramètres de profil d'espèce, As : espèces spécialistes du milieu agricole, Ap : espèces préférentielles du milieu agricole, Fs : espèces spécialistes du milieu forestier, Fp : espèces préférentielles du milieu forestier et G : espèces généralistes.	83
Tableau 25 : Dynamique réelle du paysage et scénarios	85
Tableau 26 : Fichier attributaire définissant la dynamique du paysage à différents pas de temps.	87

INTRODUCTION

La théorie des règles d'assemblage des communautés permet de comprendre les mécanismes à l'origine de leurs diversités et de leurs richesses fonctionnelles. Elle explique que les espèces observées dans un assemblage local sont celles qui, présentes dans le pool régional, ont passé les filtres environnementaux liés aux conditions biotiques et abiotiques de l'habitat (Drake, 1990 ; Keddy, 1992 ; Weiher et Keddy, 1999). Les filtres environnementaux peuvent opérer à différentes échelles spatiales et temporelles, depuis les interactions biotiques (compétition interspécifique, complémentarité écologique) et les contraintes locales de l'environnement (propriétés des sols, types de végétation, pratiques agricoles, etc) jusqu'à celles liées à l'organisation des habitats à l'échelle régionale (mosaïques paysagères, fragmentation des habitats, etc.). Beleya et Lancaster (1999) distinguent ainsi les contraintes internes aux communautés (contraintes d'interactions) et les contraintes externes à l'intérieure desquelles ils définissent les contraintes d'habitat et les contraintes de dispersion. Ils définissent ainsi plusieurs pools d'espèces, chacun étant défini comme une fraction du pool régional limité par les filtres environnementaux : le pool d'habitat est défini comme l'ensemble des espèces présentes régionalement et adaptées aux conditions locales d'un habitat particulier ; le pool géographique est constitué par l'ensemble des espèces pouvant potentiellement coloniser un habitat donné ; le pool écologique représente les espèces étant à la fois adaptées à l'habitat considéré et présentant la capacité de le coloniser (c.à.d. les espèces ayant passé les filtres définis pas les contraintes d'habitat et de dispersion) ; enfin le pool actuel est défini comme la liste des espèces composant les assemblages réels, c.à.d. les espèces du pool écologique ayant la capacité de co-exister à l'échelle locale. Ainsi, des espèces potentiellement présentes dans une communauté parce qu'elles sont adaptées à l'environnement local, peuvent en être absentes parce qu'elles en ont été exclues par les espèces déjà présentes (contraintes d'interaction) parce que celles-ci sont avantagées même si elles ne sont pas forcément meilleures compétitrices (contraintes d'habitat) ou enfin parce que leur capacité de dispersion limitée ne leur a pas permis d'atteindre la communauté locale (contraintes de dispersion) (Connell et Slatyer, 1977 ; Zalewski et Ulrich, 2006). On peut également s'attendre à ce que plus le milieu est hétérogène, plus la communauté soit dominée par des espèces généralistes (à forte amplitude de niche) et aptes à se disperser, tandis que plus le milieu s'homogénéise plus la communauté sera dominée par les espèces spécialistes ; les règles d'assemblage étant alors dictées par la compétition sensu stricto (Gray, 1989 ; Feary, 2007), tandis que les perturbations environnementales favorisent la dispersion (Parvinen, 2004). **La réponse des espèces aux changements environnementaux est donc gouvernée par leurs traits.** Lesquels permettent de comprendre l'action des filtres liés aux contraintes d'habitat ou de dispersion. **La connaissance des traits de réponse des espèces est donc un essentiel à l'analyse de la structuration des assemblages.**

La similarité dans les réponses (i.e. *traits de réponse*) aux changements environnementaux (par exemple, le changement d'usage du sol) permet d'identifier *des groupes de réponse*. Parallèlement, les espèces réalisant la même fonction écologique (i.e. *traits d'effet*) constituent des *groupes fonctionnels* (Gitay et Noble, 1997 ; Lavorel et al., 1997 ; Loreau et al., 2001). Une difficulté dans l'analyse des effets des activités humaines sur les fonctions du sol est de prédire les conséquences fonctionnelles d'un changement de composition des peuplements sous l'action des changements environnementaux. En effet, on connaît peu de chose sur les 'traits fonctionnels des espèces' (i.e. traits d'effet, par exemple capacité de bioturbation, capacité de fragmentation/décomposition de la matière organique). Il existe des classifications fonctionnelles des invertébrés du sol, mais elles sont très grossières : séparation des niveaux taxonomiques selon leur place dans le réseau trophique ou leur aptitude à la bioturbation (Faber, 1991 ; Brussard et al., 1997 ; Lavelle et al., 1997). Aucune ne renseigne explicitement les traits d'effet des espèces. Cette absence d'information freine sérieusement le développement de l'écologie du sol vers un cadre prédictif comparable à ce qui se fait en écologie végétale depuis plusieurs décades (Diaz et al., 1999). Pour être prédictive, une classification fonctionnelle doit relier explicitement les fonctions aux mécanismes (Woodward et Cramer, 1996). Ce genre de classification requiert une compréhension minimale des effets de quelques traits sur des fonctions spécifiques. Au niveau du fonctionnement du sol, les traits d'effet intéressants sont liés à la bioturbation, la fragmentation et la dégradation de la matière organique.

La menace que fait peser la fragmentation des habitats sur la biodiversité est de plus en plus claire à la lumière d'analyses de suivis à long terme et de travaux de modélisation des aires de distribution futures (Thuiller et al., 2005 ; Badeau et al., 2007). Les écosystèmes vont être profondément modifiés par l'ampleur des changements climatiques en cours et à venir. Les espèces devront migrer à travers les paysages pour persister. La fragmentation des habitats n'est uniforme ni dans l'espace, ni dans le temps. Au sein des paysages, elle va ralentir la migration des espèces. Un changement d'usage ou de

pratique affectant la qualité d'un patch d'habitat entraîne le plus souvent une réponse rapide de la biodiversité du patch. Ces changements locaux sont susceptibles d'avoir également des répercussions sur la biodiversité dans les autres patches du même habitat mais avec un délai de réponse plus long. Par exemple, Ponge et al., (2006) expliquent la chute de la richesse spécifique locale (diversité alpha) des collemboles dans des paysages hétérogènes par la faible capacité de dispersion des espèces les moins mobiles, inféodées au sol. Ce que confirment nos récents travaux dans la même région d'étude (Heiniger et al., 2014) Par ailleurs, Sousa et al., (2006) montrent que l'hétérogénéité du paysage, est un facteur structurant de la diversité gamma des assemblages de collemboles. Quelques autres études montrent que la structure du paysage proche a un impact sur la diversité et la structure des assemblages locaux de faune du sol (Dauber et al., 2003 ; 2005). **La structure du paysage ainsi que sa dynamique sont des moteurs des dynamiques de dispersion s'opérant entre les communautés et donc sont vraisemblablement la cause de la composition des communautés locales ainsi que de leur diversité.**

La compréhension du fonctionnement d'un système peut se faire à l'aide d'un modèle, construction abstraite et représentation simplifiée, décrit par une théorie générale (Treuil et al., 2008). Les techniques de modélisation-simulation des sciences de la complexité sont des outils intéressants pour appréhender les systèmes réels car elles permettent d'obtenir des résultats qu'il n'est pas possible d'obtenir par l'expérimentation (Robert, 2009). Ces techniques ont fait leurs preuves dans de nombreux domaines, comme les transports (Pumain, 2011), la science du sol (Blanchart, 2009) ou l'hydrologie (Bousquet, 2004). Elles permettent (1) d'aller au delà des expérimentations et d'explorer de nouveaux champs d'étude, (2) de discuter des hypothèses et (3) de communiquer, voire d'aider à la décision par des simulations qui explicitent l'évolution à venir du système étudié. La modélisation permet donc de pallier aux difficultés pratiques de l'expérimentation et de tester des mécanismes sous-jacents, inférés à partir d'études phénoménologiques. Le modèle développé ici a pour but de simuler l'effet de la dynamique du paysage sur l'évolution de la biodiversité du sol à partir des mécanismes supposés structurer la réponse des assemblages d'espèces de collemboles.

La première partie de ce projet porte sur l'effet des filtres environnementaux sur la distribution de la faune du sol en analysant : (i) le poids des filtres environnementaux pour en conclure sur les modèles de fonctionnement de métacommunauté à l'œuvre en ce qui concerne la faune du sol (1.1.), et (ii) l'effet de l'intensification locale de l'usage du sol et l'effet du paysage proche sur la diversité fonctionnelle des communautés de faune du sol (1.2.).

Par ailleurs, plusieurs expériences ont été réalisées pour travailler sur les traits de réponse et les traits d'effets afin : (iii) d'évaluer les préférences des collemboles pour le sol et le microclimat en milieu forestier ou en milieu prairiale (2.1.1.), (iv) d'identifier l'effet des ressources alimentaires sur les schémas de déplacement des collemboles (2.1.2.), (v) de mesurer l'effet des micro-organismes sur le comportement exploratoire des vers de terre (2.1.3.) et, enfin, (vi) de quantifier les traits d'effet de plusieurs espèces de vers de terre (2.2.).

Pour finir, la troisième partie de ce projet porte sur (vii) la conception d'un modèle multi-agents pour analyser les mécanismes de réponse de la biodiversité du sol à la dynamique du paysage (3.1.).

1 QUESTION 1 – FILTRES MOSAÏQUE D'HABITAT

1.1 . Poids des filtres environnementaux et modèles de fonctionnement métacommunauté

Les conditions locales de l'environnement et les processus spatiaux déterminent les patrons de biodiversité et façonnent les communautés (Hanski, 1994 ; Ettema et Wardle, 2002 ; Holyoak et al., 2005). Ces processus écologiques se produisent au moins à deux niveaux d'organisation distincts : (i) les processus régionaux qui relient par la dispersion les populations entre des patches d'habitats et donnent naissance aux métacommunautés (Gilpin et Hanski, 1991 ; Leibold et al., 2004) et (ii) les facteurs locaux (tels que les caractéristiques de l'habitat comme la physico-chimie du sol) et la compétition entre les organismes qui agissent comme des filtres permettant aux espèces de maintenir localement une population viable (Shmida et Wilson, 1985 ; Ricklefs, 1987 ; Wardle, 2006). Aux échelles régionale ou locale, les communautés peuvent être affectées par la structure du paysage (Dauber et al., 2003, 2005 ; Jeanneret et al., 2003a, 2003b ; Mathieu et al., 2004 ; Aviron et al., 2005 ; Chacoff et Aizen 2005 ; Comor et al., 2007 ; Dauber et Purtauf, 2007), l'intensité de l'utilisation des terres (Thomas et al, 2001 ; Hutton et Giller 2003 ; Burel et al, 2004 ; Decaëns et al., 1998, 2003, 2008), la distribution des ressources (Halley et Dempster, 1996), la compétition et/ou la prédation (Kruess et Tschardtke 1994 ; Tschardtke et al., 1998 ; Decaëns et al, 2008). L'influence relative et les effets conjoints de ces filtres déterminent la composition des communautés locales. Leibold et al. (2004) identifient 4 modèles de métacommunauté (Figure 1) qui se différencient par l'importance relative de la dispersion, des contraintes locales d'habitat et de la compétition interspécifique.

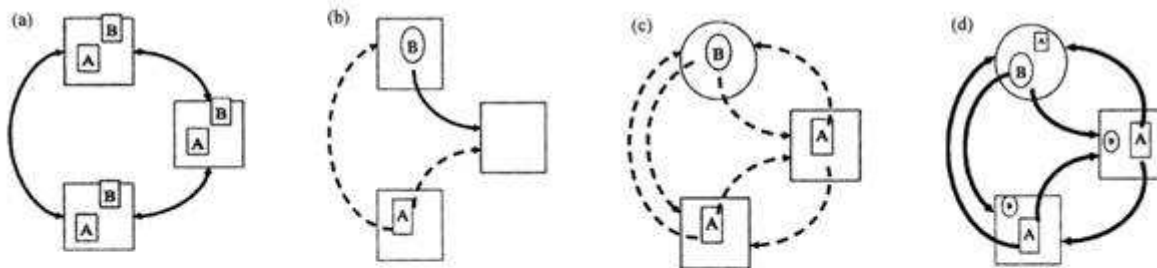


Figure 1 : Représentation schématique des quatre modèles de métacommunautés (Leibold et al, 2004). (a) modèle neutre, (b) modèle patch dynamique, (c) modèle species sorting, (d) modèle mass effect. A et B représentent deux espèces interagissant localement et/ou soumises à des compromis à l'échelle régionale. La dispersion des espèces entre les patches est représentée par les flèches (pointillées, pleines et épaisses pour dispersion faible, modéré ou forte). Les conditions locales de l'habitat ainsi que les adaptations des espèces à ces conditions sont représentées par des carrés et des ovales. Une espèce carrée signifie qu'elle est meilleure compétitrice dans un habitat carré tandis qu'une espèce ovale signifie qu'elle est meilleure compétitrice dans un habitat ovale.

Le *modèle neutre* (Hubbell, 2001) postule que le maintien local d'une espèce résulte de la balance entre immigration et extinction locale, lesquels sont des processus stochastiques. Dans ce modèle les espèces ont les mêmes valences écologiques, capacités compétitives et capacités de dispersion. Les habitats sont équivalents en termes de condition environnementale. Si la dispersion est faible, les espèces ne peuvent se maintenir indéfiniment localement car les extinctions stochastiques ne sont alors pas immédiatement compensées par de l'immigration (Holyoak et al., 2005).

Le *modèle patch-dynamique* (PD) suppose que la qualité des habitats est équivalente entre les différents patches d'habitat. L'extinction locale des espèces est due à la compétition et est contrebalancée par la dispersion. Ce modèle repose sur un compromis entre compétition et dispersion (Tilman, 1994). Pour se maintenir localement, une espèce faiblement compétitive doit donc coloniser de nouveaux patches d'habitat plus vite que ses compétitrices.

Le *modèle species sorting* (SS) est basé sur la théorie de séparation de niche entre espèces coexistant localement (Tilman, 1982). Les patches d'habitat sont considérés comme hétérogènes pour leurs conditions abiotiques, ce qui influence les interactions entre espèces. Le taux de dispersion entre patches est supposé suffisant pour permettre aux espèces d'atteindre tous les patches. Ce modèle repose sur l'idée que les espèces sont adaptées à différents éléments au sein du même habitat (séparation de niche) (Chase et Leibold, 2003) plutôt que sur un compromis entre capacité de dispersion et capacité compétitive. Il suppose donc que les espèces se distribuent en fonction des niches écologiques et que la dispersion est peu importante.

Le *modèle mass effet* (ME) suppose que la dynamique locale des populations est majoritairement influencée par la dispersion. Les patchs d'habitat sont suffisamment connectés entre eux pour qu'un fonctionnement puits-source se mette en place. Ainsi, une population peut-être déficitaire (taux de mortalité supérieur au taux de natalité) car l'espèce est mauvaise compétitrice, mais elle se maintient grâce à l'apport d'individus migrant (rescue effect) (Mouquet et Loreau, 2003). Dans ce modèle la dispersion homogénéise donc la distribution des espèces dans les patchs d'habitats.

Dans la pratique, les communautés ne se conforment vraisemblablement pas qu'à un seul de ces modèles. Cependant leur intérêt est de permettre de comprendre l'importance relative des différents processus impliqués dans la structuration des assemblages locaux d'espèces. La théorie des règles d'assemblage reprend les mécanismes impliqués dans la formation des communautés locales, incluant la théorie des filtres environnementaux, le concept de niche écologique et le fonctionnement des métacommunautés (Weiher et Keddy, 2001). Localement, la coexistence des espèces repose donc sur trois principaux déterminants : les contraintes de dispersion, les contraintes environnementales et les dynamiques internes (qui incluent tous les types d'interactions entre espèces). En résumé, cette théorie explique qu'une espèce est présente dans un habitat si l'espèce est capable d'atteindre l'habitat, si les conditions environnementales de l'habitat permettent à l'espèce de survivre et de se reproduire et si l'espèce n'est pas exclue par de meilleures compétitrices. L'identification des filtres environnementaux et spatiaux significatifs dans la structuration des communautés locales permet d'identifier le ou les modèles de fonctionnement des métacommunautés à l'œuvre dans la structuration des communautés locales.

A. Objectifs et hypothèses

Le premier but de cette étude est d'analyser l'importance relative des différents facteurs environnementaux expliquant la structure des communautés locales de faune du sol. Étant donné la nature hiérarchique des facteurs écologiques opérant dans les paysages, les effets des facteurs environnementaux sont testés sur deux échelles spatiales : l'échelle locale, à savoir les caractéristiques de l'habitat au niveau de la parcelle, et l'échelle paysagère, à savoir la structure du paysage proche (Cushman et McGarigal, 2002). Tout d'abord, nous faisons l'hypothèse que, le long de forts gradients environnementaux, dus à l'intensification des usages du sol, dans les mosaïques paysagères, les facteurs spatiaux ne sont pas aussi importants que les facteurs environnementaux pour expliquer les tendances de la diversité, c.à.d. que les processus neutres (stochastique) sont annulées par les processus écologiques déterministes (Leibold et al., 2004 ; Cottenie, 2005). Nous nous attendons donc à ce que l'effet conditionnel de l'environnement (c.a.d en mettant les positions géographiques en co-variables) explique de façon importante la structure des communautés locales alors que la situation inverse ne devrait pas être très importante. La seconde hypothèse est que les facteurs environnementaux aux différentes échelles spatiales contrôlent la structuration des communautés locales. Nous nous attendons à ce que les facteurs locaux, expliquant directement les changements dans la structure des communautés, soient fortement dépendants des facteurs paysagers, lesquels exercent un contrôle indirect sur les communautés locales en ayant un effet direct sur les conditions locales.

Le second but de cette étude est d'analyser comment les assemblages locaux de faune du sol sont conditionnées par leur position géographique, les caractéristiques locales de l'habitat et la structure du paysage proche et d'identifier les modèles de métacommunauté à l'oeuvre. La troisième hypothèse est qu'il n'y a pas nécessairement qu'un seul modèle de métacommunauté expliquant les tendances observées dans la structure des communautés locales. En effet, si la distribution des espèces s'explique par leur adéquation à leur habitat (théorie de la niche), la disposition des patchs d'habitat dans le paysage proche impacte la dispersion des individus entre les patchs d'un même type d'habitat (Bender et Fahrig, 2005).

B. Matériel et méthodes

Jeux de données

Les sites d'étude, situés dans deux régions, Normandie et Morvan, sont chacun constitués de 6 fenêtres paysagères de 1 km², avec 96 points de prélèvement pour le Morvan et 88 points de prélèvement pour la Normandie. Dans chaque région, 6 fenêtres représentent les divers niveaux d'un gradient d'intensification d'usage des sols au sein des mosaïques paysagères, depuis des forêts jusqu'à des mosaïques de culture de plein champ. Les deux premières fenêtres sont couvertes par un paysage forestier continu (forêt de feuillus et forêt de résineux) tandis que les fenêtres suivantes sont constituées de paysages de plus en plus dominés par les pâturages et les cultures, et où la forêt est de plus en plus réduite à des fragments voir absente (dernière fenêtre du gradient). Les points de prélèvement, dans une fenêtre paysagère, sont régulièrement distribués sur une grille de maille 200m. Il y a 16 points de prélèvements par fenêtre sauf en Normandie où il y en a 15 pour la fenêtre 3

(bocage prairial avec un réseau dense de haie arborée) et 9 pour la fenêtre 4 (bocage prairial avec de grande parcelle et peu de haie arborée). Dans le Morvan et en Normandie, la macrofaune a été échantillonnée en 2005. Les collemboles ont été prélevés en 2001 dans le Morvan et en 2010 en Normandie. Les données suivantes sont disponibles à l'espèce : les vers de terre, les isopodes, les diplopodes, les chilopodes, et les collemboles. Chaque point de prélèvement consiste en une station triangulaire équilatérale de 10 m de côté où ont été échantillonnés, à chaque pointe du triangle, la macrofaune du sol et au centre les collemboles. La macrofaune du sol est prélevée comme suit. Sur un carré de 20 cm de côté, la litière, quand elle est présente, est triée à la main et toute la faune visible est prélevée. Ensuite, deux applications d'une solution formolée à 0,4% sont faites à un intervalle de 15 min et toute la faune visible est prélevée. Enfin le sol est trié sur une profondeur de 15 cm pour y prélever le reste de la faune du sol qui ne l'aurait pas été précédemment. Les animaux à exosquelette sont conservés dans de l'alcool absolu tandis que ceux sans exosquelette sont fixés dans du formol à 4% avant d'être transférés dans de l'alcool absolu. Les collemboles sont prélevés par une carotte de sol de 5 cm de diamètre et 10 cm de profondeur plus la litière le cas échéant. L'extraction des microarthropodes a été réalisée par Berlese et les animaux fixés dans l'alcool. Le tri et l'identification des différents taxons ont été faits sous loupe binoculaire et stéréomicroscope.

Variables environnementales

La **physicochimie du sol** de chaque station d'échantillonnage, sur un échantillon de sol composite pris aux 3 pointes du triangle, est caractérisée par les variables suivantes : pH, phosphore assimilable (méthode Olsen modifiée Dabin), concentration en calcium, magnésium, sodium, potassium, capacité d'échange cationique (CEC, méthode Metson), carbone et azote, nitrate et ammonium ainsi que la respiration du sol après 7, 14 et 21 jours. L'**habitat local** est décrit par l'usage du sol (forêt de feuillus, forêt de conifères, friche arbustive, prairie naturelle, prairie, culture, jachère) au moment du prélèvement.

Les caractéristiques **du paysage proche** sont obtenues à partir d'une cartographie des habitats ou usages du sol (Cousins et Ihse, 1998 ; Antrop et van Eetvelde, 2000). Cette cartographie est réalisée par photo-interprétation sur les photographies aériennes de la zone d'étude à la date la plus proche de la date du prélèvement¹. La Figure 2 résume les différentes étapes de travail pour quantifier la structure du paysage. Les photographies aériennes sont géo-référencées, la zone de cartographie délimitée, puis l'on construit la carte des polygones correspondant chacun à un patch d'un usage du sol donné, auquel on attribue donc l'usage du sol correspondant. Ces étapes permettent de constituer la carte vectorielle des usages du sol. Après rasterisation, sur la base d'un pixel représentant 1 mètre², on croise cette carte avec l'échelle de description du paysage proche pour quantifier la structure du paysage à l'aide de métriques paysagères.

La typologie des habitats (ou usages du sol) a été définie en fonction de la diversité des habitats visibles sur les photographies aériennes. Cette typologie³ est faite en distinguant cinq principaux types de milieu : les surfaces sans végétation (7 usages du sol), le milieu herbacé (5 usages du sol), le milieu arbustif (5 usages du sol), le milieu arboré (11 usages du sol) et le milieu aquatique (3 usages du sol) (

Tableau 1).

La cartographie des habitats est faite en vectorisant, sous SIG (ArcView), l'ensemble des polygones représentant un patch continu d'un usage du sol donné et en associant à chacun de ces polygones l'usage du sol correspondant, information stockée dans une table attributaire. Les photographies aériennes sont donc visuellement interprétées.

Les métriques paysagères sont calculées dans un cercle centré sur la station de prélèvement et d'un rayon de 100 m, afin de ne pas avoir de recouvrement entre les zones de description du paysage proche pour les prélèvements situés dans la même fenêtre paysagère.

¹ Dans le Morvan, pour les prélèvements de 2001, les photographies aériennes sont de 1997 et pour ceux de 2005, elles sont de 2002. En Normandie, pour les prélèvements de 2005, elles sont de 2003 et pour ceux de 2010, elles sont de 2009.

² Le signal lumineux que l'œil perçoit est de l'ordre de 0.1mm (Girard & Girard, 2004), ce qui représente 1m pour une image au 1/10000^{ème}. Dans notre cas, l'échelle des orthophotos est de 1/25000^{ème} avec un raster de 0,5m (fournie par l'IGN). Nous avons rasterisé, après interprétation visuelle, à une échelle plus fine que celle perçue par l'œil (i.e. 1/25000^{ème}, 0,1mm représentant 2,5m), sachant que cela ne change en rien la résolution effectivement définie par l'interprétation visuelle (plus élevée et réalisée lors de la vectorisation) mais que cela nous permet néanmoins de mieux ajuster les limites des patches lors de la rasterisation, ce qui est mieux pour le calcul des métriques paysagères.

³ La typologie a été faite, sans a priori, au plus fin de ce qu'il était possible de voir sur les photographies aériennes. Dans un premier temps, nous avons choisi de garder le niveau le plus fin de la typologie pour analyser les données.

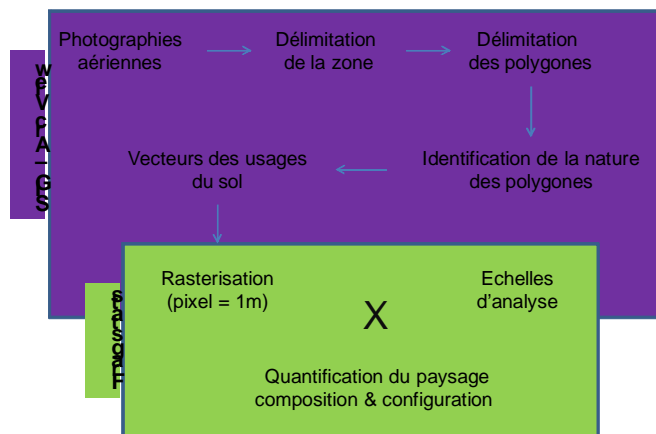


Figure 2 : Opérations successives pour quantifier la structure du paysage.

Tableau 1 : Liste des usages du sol.

	usage du sol		usage du sol
Surface sans végétation	cour route maison chemin chemin de fer sol nu roche	Milieu arbustif	prairie enfichée (<30%) prairie enfichée (30% à 60%) taillis arbustif haie arbustive continue haie arbustive discontinue
			Milieu arboré
Milieu herbacé	culture prairie prairie arborée prairie humide talus		
Milieu aquatique	rivière mare fossé		

Le paysage est quantifié par le biais d'indices renseignant la composition du paysage (quels types d'habitat sont présents, en quelle quantité ?) et la configuration du paysage (comment ces différents types d'habitat sont-ils distribués dans le paysage ?). Ces métriques sont calculées avec le logiciel Fragstats (McGarigal et Marks, 1995), programme d'analyse des structures spatiales sur carte raster catégoriel. Elles quantifient l'extension et la configuration spatiale des patches d'habitat dans un paysage donné en offrant la possibilité de calculer toute une série d'indices permettant de caractériser le paysage soit au niveau de l'unité paysagère (le *patch*), du type de patch (la *classe*) ou au niveau du site d'étude dans son ensemble (le *landscape*).

Les paramètres du paysage (i.e. composition et configuration) pouvant influencer les processus écologiques sont plus ou moins corrélés entre eux. C'est un problème courant en analyse de données appelé multicolinéarité. Il n'existe pas de solution pour se prémunir de ce genre d'effet. Nous avons sélectionné a priori quelques indices caractérisant la composition ou la configuration du paysage, si possible parmi les moins corrélés entre eux. Ce sont des indices de surface et de densité (pourcentage du paysage occupé par un usage du sol, nombre total de patches, surface moyenne et longueur totale de lisière d'un usage du sol); de forme des patches (fragmentation moyenne des patches d'un usage du sol); d'isolement (distance au plus proche voisin) et de diversité (nombre d'usage du sol, diversité de Shannon). Nous avons donc pour décrire la mosaïque des usages du sol, 4 métriques : la densité de patches (i.e. le nombre de patches rapporté à la surface de description du paysage proche), la densité de lisière totale, le nombre d'usage du sol et l'indice de Shannon sur les usages du sol. Tandis que pour décrire chacun des usages du sol, 6 métriques sont utilisées : le pourcentage et la densité de patches, la densité de lisière, la surface moyenne des patches, la fragmentation moyenne (rapport lisière sur surface) des patches et la distance moyenne au plus proche voisin (Tableau 2) et ceci pour chaque usage du sol.

Tableau 2 : Liste des métriques paysagères et codes correspondant

Pour la mosaïque paysagère		Paysage
PD	densité de patch	Configuration
ED	densité de lisière totale	
PR	nombre d'usage du sol	Composition
SHDI	indice de Shannon sur les usages du sol	
Pour chaque usage du sol		
PD	densité de patch	Configuration
ED	densité de lisière	
P	fragmentation moyenne (rapport lisière sur surface) des patches	
E	distance moyenne au plus proche voisin	
A	surface moyenne des patches	Composition
PL	pourcentage	

En croisant les usages du sol du

Tableau 1 avec les métriques du paysage listées dans le Tableau 2, on obtient, par exemple, pour décrire les prairies les métriques paysagères suivantes : *PL.prairie* pour le pourcentage de prairie, *ND.prairie* pour la densité de patch de prairie, *ED.prairie* pour la densité de lisière de prairie, *A.prairie* pour la surface moyenne des patches de prairie, *P.prairie* pour la fragmentation moyenne des patches de prairie et *E.prairie* pour la distance moyenne au plus proche voisin entre les patches de prairie. Le croisement des 31 usages du sol avec les 6 métriques décrivant chacun de ces usages du sol, permet d'obtenir un ensemble de 186 métriques paysagères décrivant la mosaïque des usages du sol. A ceci, s'ajoutent les 4 métriques paysagères qui décrivent la mosaïque dans son ensemble.

Outils statistiques

Les filtres environnementaux étudiés sont (1) les facteurs locaux (i.e. le sol (renseigné par sa physico-chimie) et l'usage local du sol), (2) la composition du paysage proche, (3) la configuration du paysage proche et (4) la position géographique.

Sélection des variables explicatives

La quantification du poids des 4 filtres environnementaux est faite par partition de variance à l'aide d'analyses de redondance sur chacun des groupes taxonomiques étudiés. Ces analyses quantifient les parts respectives de variance attribuables à la composition ou la configuration du paysage, aux variables locales et à la position géographique. Les données d'abondance sont transformées par la transformation d'Hellinger (Legendre et Gallagher, 2001). Enfin, d'un point de vue technique, il est recommandé de limiter le nombre de variables explicatives en fonction du nombre de points afin de ne pas augmenter artificiellement les parts de variance expliquée, c'est pourquoi nous avons pris en compte, après sélection des variables, au plus 30 variables explicatives.

Les métriques paysagères, par nature fortement redondantes (Cushman et al. 2008), font que l'on observe une forte colinéarité entre elles. De même des corrélations entre variables décrivant l'habitat peuvent exister. Selon les recommandations de Smith et al. (2009) et de Dormann et al. (2013) nous avons procédé à une réduction du nombre de variables explicatives. Celles-ci ont été soumises à une sélection pas à pas (procédure forward) pour ne garder que les variables significatives et non corrélées entre elles. Ceci a été fait pour chacun des filtres environnementaux et pour chacun des 5 modèles d'étude (vers de terre, diplopodes, chilopodes, isopodes et collemboles). Les variables décrivant la position géographique ont été traitées selon les préconisations de Bocard et al. (1992) puis soumise à la même procédure. Préalablement, pour normaliser la situation géographique de tous les points d'échantillonnage, leurs coordonnées (latitude x et longitude y) ont été transformées en une régression de surface de tendance cubique, ce qui donne neuf variables spatiales: X, Y, X², Y², XY², X²Y, X²Y², X³ et Y³. L'identification des variables les plus contributives est donc faite pour chacune des 4 matrices de variables explicatives (composition du paysage, configuration du paysage, facteurs locaux et position géographique) par sélection pas à pas des variables explicatives au seuil de 5%. Enfin, la significativité respective de chaque jeu de variables ainsi sélectionnées a été testée.

Partition de variance

Pour quantifier les relations entre chacune des matrices 'espèces' et les matrices 'environnement', nous avons hiérarchiquement partitionné la variabilité dans les données de la communauté expliquée par des ensembles spécifiques de données environnementales (Cushman et McGarigal, 2002 ; Jeanneret, et al., 2003a) grâce à l'analyse de redondance partielle (Boccard et al, 1992; Legendre, 1998). Nous avons utilisé, lors de l'étape de sélection des variables explicatives, le même ensemble de variables pour toutes les analyses multivariées afin de permettre des comparaisons fiables entre les groupes taxonomiques (Okland, 1999). Ce qui permet aussi la comparaison des filtres

environnementaux entre les niveaux d'observations ainsi que de calculer les effets marginaux et conditionnels des grands ensembles et sous-ensembles des facteurs environnementaux. L'effet marginal est la variabilité expliquée par un ensemble donné de variables environnementales sans tenir compte d'autres facteurs environnementaux, tandis que l'effet conditionnel est la variabilité expliquée par un ensemble de facteurs environnementaux donnés après avoir enlevé l'effet conjoint dû à d'autres variables environnementales (c.à.d. mises en covariables) (Schweiger et al., 2005). Dans le cas des effets conditionnels, les parts de variance expliquée respectivement par tel ou tel filtre sont donc indépendantes les unes des autres, ce qui n'est pas le cas des effets marginaux puisqu'alors on n'enlève pas la part due aux effets conjoints. Les effets marginaux et conditionnels ont été testés par tests de permutation de Monte Carlo.

En raison des différences, pour les différents taxons, de la part de variabilité totale expliquée par l'ensemble des facteurs environnementaux, nous avons seulement comparé la variabilité expliquée, en utilisant les proportions de la variabilité totale expliquée par les différents groupes de variables environnementales (Okland, 1999). Par conséquent, nous avons analysé l'importance relative des ensembles de variables environnementales et non leur impact absolu.

Identification des modèles de métacommunautés

La partition de variance entre variables géographique et environnementales, permet d'identifier le ou les modèle(s) de métacommunauté à l'œuvre dans la structuration des peuplements locaux (Cottenie, 2005). Elle attribue une part respective de variance soit à l'environnement (ici paysage proche, sol, usage du sol), soit au spatial (i.e. coordonnées géographiques). Dans le cas où seul le spatial est significatif, le modèle de métacommunauté sous-jacent est soit le modèle neutre (MN), soit le patch dynamic (PD), indiquant un rôle majeur de la dispersion dans la structuration de la communauté. Si seul les facteurs environnementaux sont significatifs alors c'est le modèle species sorting (SS) qui gouverne le peuplement, indiquant un rôle majeur des contraintes d'habitat (ou de niche) dans la structuration de la communauté. Enfin, si les deux sont significatifs alors il n'est pas possible de trancher entre le modèle species sorting (SS) et le modèle mass effect (ME), indiquant un effet conjoint des contraintes d'habitat et des contraintes de dispersion.

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (version 2.15.2) et les bibliothèques vegan et packfor. Les données générées par le calcul des métriques paysagères et le format de sortie particulier de Fragstats a nécessité, préalablement à l'analyse des données, l'utilisation de la bibliothèque reshape.

C. Résultats

Description faunistique des sites

Au total, dans le Morvan, 136 isopodes appartenant à 7 espèces (30,2% des relevés, moyenne de $0,4 \pm 0,7$ espèces et $1,4 \pm 3,5$ individus), 278 chilopodes pour 23 espèces (63,5% des relevés, moyenne de $1,4 \pm 1,7$ espèces et $2,9 \pm 4,3$ individus), 50 diplopodes pour 12 espèces (25% des relevés, moyenne de $0,4 \pm 0,8$ espèces et $0,5 \pm 1,2$ individus), 322 vers de terre pour 20 espèces (64,5% des relevés, moyenne de $1,5 \pm 1,7$ espèces et $3,4 \pm 4,6$ individus) et 9743 collembolés pour 93 espèces (98,9% des relevés, moyenne de $3,8 \pm 2,6$ espèces et $17,1 \pm 16,6$ individus) ont été recueillis.

En Normandie, nous avons 375 isopodes pour 5 espèces (47,7% des relevés, moyenne de $0,9 \pm 1,2$ espèces et $4,3 \pm 12,1$ individus), 176 chilopodes pour 19 espèces (47,7% des relevés, moyenne de $1,1 \pm 1,4$ espèces et $2,0 \pm 2,9$ individus), 107 diplopodes pour 7 espèces (53,4% des relevés, moyenne de $0,7 \pm 0,7$ espèces et $1,2 \pm 1,8$ individus), 1504 vers de terre pour 17 espèces (dans 90,9% des relevés, moyenne de $3,8 \pm 2,6$ espèces et $17,1 \pm 16,6$ individus) et 2351 collembolés pour 63 espèces (dans 95,4% des relevés, moyenne de $7,9 \pm 4,4$ espèces et $30,1 \pm 23,6$ individus) ont été collectés.

Le Tableau 3 présente le nombre d'espèces de chacun de ces groupes pour les deux zones d'étude, le nombre d'espèces communes et le nombre d'espèces total. Les isopodes et les vers de terre partagent la moitié de leurs espèces entre les deux régions tandis qu'il y a seulement 30% d'espèces communes pour les collembolés, 21 % pour les chilopodes et 11% pour les diplopodes.

Tableau 3: Nombre d'espèces par groupe taxonomique

	Normandie	Morvan	En commun	Total
Vers de terre	17	20	13	24
Diplopodes	7	12	2	17
Chilopodes	19	23	7	35
Isopodes	5	7	4	8
Collembolés	63	93	37	119

Identité des filtres environnementaux

L'annexe A détaille les facteurs définissant l'identité des filtres environnementaux pour chacun des taxons étudiés.

Dans le cas des **collemboles**, dans les deux régions, le *filtre local* se caractérise par le niveau de fertilité du sol (pH, % de phosphore assimilable, calcium, magnésium, potassium, capacité d'échange cationique et respiration) et par le type de couvert forestier. Le *filtre paysage proche* se caractérise, dans le Morvan, par la présence et la fragmentation des forêts de feuillus et la fragmentation du milieu agricole (prairie et culture) et en Normandie par la présence et la fragmentation du milieu arboré (forêts de feuillus et haies) et par la diversité des usages.

Pour les **vers de terre**, dans les deux régions, le *filtre local* se caractérise par le niveau de fertilité du sol (pH, % nitrates, carbone, magnésium, phosphore assimilable, capacité d'échange cationique) et par le couvert agricole (culture ou prairie) ou forestier (feuillus ou conifères). Le *filtre paysage proche* se caractérise, dans le Morvan, par la fragmentation des prairies et du milieu arboré ainsi que la diversité des usages tandis qu'en Normandie seule la fragmentation du milieu agricole (prairie, culture) ou forestier compte.

Pour les **chilopodes**, dans les deux régions, le *filtre local* se caractérise par le niveau de fertilité du sol (pH, % azote, carbone, magnésium, nitrates, capacité d'échange cationique) et par le couvert arboré. Le *filtre paysage proche* se caractérise, dans le Morvan, par la présence de forêts et de haies et en Normandie par la présence et la fragmentation de tous types de milieux arborés.

Les **diploptides** dans le Morvan, ont un *filtre local* se caractérisant par le couvert en feuillus et en Normandie par le couvert en forêt et par le niveau de fertilité du sol (pH et % de carbone). Le *filtre paysage proche* se caractérise, dans le Morvan, par la fragmentation du milieu arboré et en Normandie, par la présence de milieu agricole (prairie et culture), la présence et la fragmentation du milieu arboré ainsi que la diversité des usages.

Pour finir, les **isopodes**, dans les deux régions, ont un *filtre local* caractérisé par le niveau de fertilité du sol (% de nitrates, de carbone) et par le couvert en milieu arboré. Le *filtre paysage proche* se caractérise, dans le Morvan, par diversité des usages du sol et la fragmentation du milieu arboré alors qu'en Normandie c'est la présence et la fragmentation de milieu arboré.

Poids des filtres environnementaux

La variabilité totale expliquée varie entre 12 et 50 % (Tableau 4) Une grande partie est prise en compte par l'environnement et l'effet conjoint de l'environnement et du spatial. Cet effet conjoint est faible dans la région du Morvan quelque soit le taxon considéré (0-10 %) et toujours inférieur à la part expliquée par l'effet conditionnel de l'environnement (10-19 %) comparativement à la région de Normandie où l'effet conjoint est notablement plus élevé (17-35 %) et toujours plus élevé que la part expliquée par l'effet conditionnel de l'environnement (1-12 %) sauf dans le cas des chilopodes. C'est pourquoi nous nous sommes concentrés, dans la suite des analyses soit sur (i) l'effet conditionnel de l'environnement (avec le spatial en covariable), soit sur (ii) l'effet marginal de l'environnement (c.à.d. incluant la part conjointe entre l'environnement et le spatial). Cet effet marginal représente de 12 à 50 % de la variabilité totale expliquée selon le taxon considéré.

Tableau 4 : Part de variance expliquée par l'environnement ou le spatial pour les différents taxons et régions d'étude. Vdt = vers de terre ; Diplo= diploptides ; Chilo = chilopodes, Iso = isopodes, Coll = collembole.

	Morvan					Normandie				
	VdT	Diplo	Chilo	Iso	Coll	VdT	Diplo	Chilo	Iso	Coll
Effet conditionnel de l'environnement (E(S))	18.06	12.06	10.00	16.50	18.66	0.78	11.14	31.82	7.82	5.04
Effet conjoint de l'environnement et du spatial (E∩S)	9.99	0.00	8.94	4.60	10.68	35.18	23.69	17.87	26.47	24.94
Effet marginal de l'environnement (E)	28.05	12.06	18.94	21.10	29.34	35.96	34.82	49.69	34.28	29.98
Effet conditionnel du spatial (S(E))	1.76	0.00	0.75	0.00	1.63	2.78	2.10	0.00	0.99	1.17
Variation indéterminée	70.19	87.94	80.31	78.90	69.03	61.25	63.08	50.31	64.73	68.86
Variation totale expliquée	29.81	12.06	19.69	21.10	30.97	38.75	36.92	49.69	35.27	31.14

Effet conditionnel de l'environnement (E(S))

De manière générale, le paysage proche (composition, configuration et effet conjoint composition-configuration) expliquent plus de variance que les facteurs locaux sauf dans le cas des vers de terre en Normandie (Tableau 5). Par ailleurs les effets conjoints (Paysage-local conjoint et Paysage conjoint, i.e. entre la composition et la configuration) sont variables (17-90 %) avec une importance plus grande en Normandie que dans le Morvan (respectivement de 16-90 % et 17-47 %).

Tableau 5 : Décomposition de variance de la part conditionnel de l'environnement (E(S)) en proportion de la variabilité totale expliquée pour les communautés de faune du sol. Représentation en % de la part expliquée par E(S). (** : $p < 0.001$, * : $p < 0.005$, . : $p < 0.01$)

	Morvan					Normandie				
	VdT	Diplo	Chilo	Iso	Coll	VdT	Diplo	Chilo	Iso	Coll
Paysage-local conjoint	17.26	27.01	0	25.59	18.27	76.31	0	16.5	8.59	9.14
Facteurs locaux Paysage conjoint (composition-configuration)	14.99 **	4.2 NS	35.94 **	14.2 *	35.76 **	0 NS	34.74 *	16.02 **	0 NS	0 NS
Composition du paysage	30.13	20.89	17.13	19.5	0	23.69	18.9	0	74.2	84.05
Configuration du paysage	6.73 NS	0 NS	11.41 NS	7.88 NS	12.62**	0 NS	13.05 NS	29.45 **	16.92 NS	5.27 NS
	30.89 **	47.9 **	35.53 **	32.82 **	33.35 **	0 NS	33.31 **	38.03 **	0.29 NS	1.54 NS

Dans le Morvan, la part de variabilité maximum est expliquée par la configuration du paysage (30-48 %, selon le taxa) à laquelle s'ajoutent les facteurs locaux à part égale (36%) pour les chilopodes et les collemboles et à part réduite de plus de la moitié (15%) pour les isopodes et les vers de terre. Dans le seul cas des collemboles, s'ajoute un effet de la composition du paysage (13%). Ces effets sont tous significatifs, indiquant une indépendance respective des facteurs locaux et paysagers selon le taxon considéré. Cependant, la confusion entre les effets des facteurs environnementaux (effets conjoints) est non négligeable, que ce soit entre les deux aspects du paysage, composition vs. configuration (18-30 % selon le taxon considéré sauf dans le cas des collemboles) ou entre les deux niveaux d'observation considérés, local vs. paysage (18-28 % selon le taxon considéré sauf dans le cas des chilopodes) (Tableau 5).

En Normandie, la part de variabilité maximum est expliquée par l'effet conjoint du paysage (i.e composition-configuration) pour les isopodes et les collemboles (74 et 84 %, respectivement) et par l'effet conjoint local-paysage pour les vers de terre (76%). Il n'y a aucun effet propre des facteurs locaux ou paysagers pour les vers de terre, les isopodes et les collemboles. La majeure de la variance est prise en compte dans des effets conjoints, ceci indique une dépendance entre les facteurs de ces filtres (paysage ou local). Ce qui n'est pas le cas pour les chilopodes où les facteurs locaux, de composition ou de configuration du paysage, expliquent respectivement 16, 29 et 38% de variance. Ce qui n'est pas non plus le cas pour les diplopodes où les facteurs locaux et de configuration du paysage expliquent respectivement 35 et 33% de variance (Tableau 5).

Effet marginal de l'environnement ($E = E(S) + E \cap S$)

Comme pour l'effet conditionnel de l'environnement, les facteurs environnementaux à l'échelle du paysage expliquent plus de variance que les facteurs locaux sauf dans le cas des vers de terre en Normandie (Tableau 6). Par ailleurs les effets conjoints sont moins variables que précédemment (35-90 %) avec toujours une proportion plus grande en Normandie que dans le Morvan (38-57 % et 35-80 %, respectivement).

Tableau 6 : Décomposition de la variance de la part marginal de l'environnement (E), en proportion de la variabilité totale expliquée pour les communautés de faune du sol. Représentation en % de la part expliquée par E. (** : $p < 0.001$, * : $p < 0.005$, . : $p < 0.01$)

	Morvan					Normandie				
	VdT	Diplo	Chilo	Iso	Coll	VdT	Diplo	Chilo	Iso	Coll
Paysage-local conjoint	30.14	27.01	28.47	26.28	40.8	79.59	47.37	35.4	21.34	61.04
Facteurs locaux Paysage conjoint (composition- configuration)	15.31 **	4.2 NS	25.06 NS	12.39 *	24.3 **	4.93 NS	15.72 **	15.48 **	0 NS	0 NS
Composition du paysage	27.93	20.89	9.9	27.97	2.7	10.15	16.33	0	56.74	22.47
Configuration du paysage	7.49 **	0 NS	9.32 NS	6.47 .	9.43 **	0 NS	0.93 NS	20.82 **	10.74 *	5.3 NS
	19.13 **	47.9 **	27.24 **	26.89 **	22.78 **	5.32 .	19.66 **	28.3 **	11.17 *	11.19 **

Dans le cas du Morvan, la part de variance maximum est expliquée par des effets conjoints, et ce à part égale pour les vers de terre, diplopodes et isopodes (20-30 % chacun). Tandis que pour les collemboles et les chilopodes, la part la plus importante est prise en compte par l'effet conjoint paysage-local (40 et 28 %, respectivement). Par ailleurs, les facteurs locaux, la composition et la configuration du paysage, ont chacun leur effet propre pour les vers de terre, les isopodes et les collemboles, alors que seule la configuration du paysage a un effet propre pour les chilopodes et les isopodes (Tableau 6).

Dans le cas de la Normandie, la part de variance maximum est expliquée par l'effet conjoint du paysage pour les isopodes (56%) et par l'effet conjoint local-paysage pour les vers de terre, les diplopodes, les chilopodes et les collemboles (80, 47, 35 et 61 %, respectivement). Dans le cas des

vers de terre il n'y a aucun effet propre des facteurs locaux ou paysagers, la majeure partie étant prise en compte par l'effet conjoint paysage-local. Dans le cas des chilopodes, les facteurs locaux, de composition ou de configuration du paysage ont chacun un effet propre et expliquent respectivement 16, 20 et 28 % de la variance. Pour les diplopodes, les facteurs locaux et de configuration du paysage ont chacun un effet propre et expliquent respectivement 16 et 20 % de la variance. Dans le cas des isopodes, seuls les facteurs paysagers ont un effet propre, chacun de 10% pour la configuration ou la composition. Enfin, pour les collemboles, seule la configuration du paysage a un effet propre (11 %) (Tableau 6).

Modèles de métacommunauté

L'approche de Cottenie de partitionnement de variance permet d'inférer le ou les modèles de métacommunauté à l'œuvre en déterminant l'influence relative des processus environnementaux (E) par rapport aux processus spatiaux (S). L'effet conditionnel de l'environnement (E(S)) est seul significatif pour les diplopodes, chilopodes, isopodes dans les deux régions ainsi que pour les collemboles en Normandie. Ce qui signe un fonctionnement de métacommunauté species sorting. L'effet conditionnel du spatial (S(E)) est seul significatif pour les vers de terre en Normandie, indiquant par là un fonctionnement soit de patch dynamic soit de modèle neutre. Enfin, les effets conditionnel de l'environnement et du spatialsont tous deux significatifs pour les cas des vers de terre et les collemboles dans le Morvan, ce qui ne permet pas de trancher entre un fonctionnement species sorting ou mass effect (Figure 3).

Il faut noter en Normandie, la très grande part conjointe entre le spatial et l'environnement comparativement au Morvan. Par ailleurs, le résultat sur les vers de terre en Normandie est assez surprenant, laissant supposer l'existence d'une autocorrélation spatiale très forte entre les paramètres environnementaux contrôlant leur distribution. Le résultat sur les diplopodes dans le Morvan est plutôt faible comparé aux autres modèles d'étude quelque soit la région, et notamment comparativement au diplopodes en Normandie, ce qui peut laisser supposer que les diplopodes n'ont pas encore eu le temps de diffuser au sein du paysage dans le Morvan contrairement à la Normandie (l'effet conditionnel de l'environnement étant quasi similaires entre les deux régions, le différentiel étant dû en Normandie à la part conjointe entre l'environnement et le spatial).

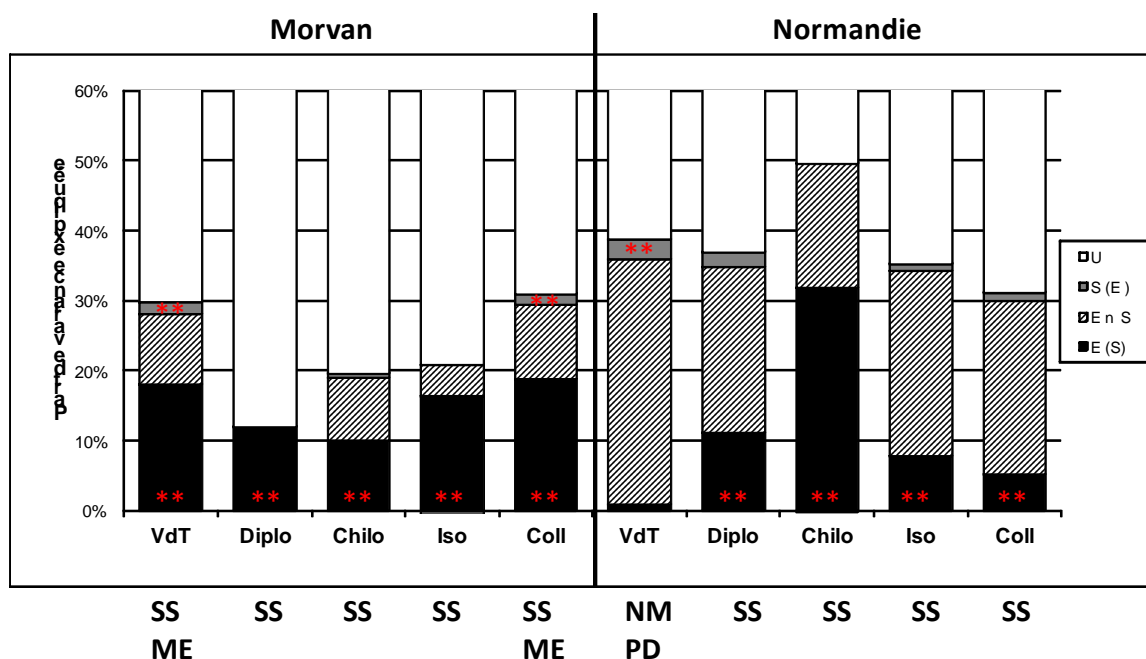


Figure 3 : Décomposition de variance pour les communautés de faune du sol entre l'effet conditionnel du spatial (E(S)), l'effet conditionnel de l'environnement (E(S)) et l'effet conjoint (S∩E). U représente la part de variance non expliquée. Modèles de métacommunauté, SS : species sorting, ME : mass effect, NM : neutral model, PD : patch density (** : p<0.01).

D. Discussion

Peu d'études utilisent la faune du sol pour tester l'importance relative des processus environnementaux vs. spatiaux (Bowler et Benton, 2011 ; Caruso et al., 2012). À notre connaissance, c'est la première étude identifiant les modèles de métacommunauté à l'œuvre dans la structuration de différentes communautés de faune du sol dans les mêmes paysages et comparant deux régions. À l'appui de notre troisième hypothèse, nous constatons qu'il n'y a pas un modèle unique de métacommunauté qui prévaut. Et, conformément à notre première hypothèse, l'effet des facteurs environnementaux prévale sur l'effet des facteurs géographiques, indiquant un fort contrôle de ces communautés par des facteurs écologiques déterministes agissant au niveau local. Enfin, notre seconde hypothèse n'est pas toujours vérifiée lorsque l'on considère l'effet conditionnel des facteurs environnementaux alors qu'elle est toujours vérifiée lorsque l'on considère l'effet marginal. De plus, dans la majeure partie des cas, les facteurs locaux sont sous le contrôle du paysage (effet conjoint paysage-local plus grand que l'effet conditionnel des facteurs locaux), ce qui laisse supposer une dépendance spatiale du contrôle du paysage sur les facteurs locaux dans tous les cas même si, dans la majeure partie des cas, une part non négligeable de cette dépendance est indépendante de la position géographique.

Filtres environnementaux

Les résultats pour les collemboles montrent que les assemblages d'espèces sont nettement sensibles aux facteurs locaux et paysagers. Les facteurs du sol et d'usage du sol (forêt et culture) sont connus pour leur importance dans le contrôle de la distribution des collemboles (Ponge et al., 2003 ; Chauvat et al., 2011 ; Perez et al., 2013). À notre connaissance, il n'y a pas d'étude intégrant l'effet du paysage proche dans l'analyse des facteurs de distribution des collemboles. Les résultats présentés ici montrent que la quantité d'habitats arborés et leur densité de lisière sont importantes dans les deux régions. Pour le Morvan, la surface et la densité des patchs et des lisières d'habitats herbacés ainsi que la distance au plus proche voisin entre les patchs de forêts importent. Pour la Normandie c'est la diversité des usages du sol présents dans le paysage qui est importante. De même, les vers de terre sont sensibles aux facteurs locaux, paramètres du sol (nitrate, phosphore, carbone, azote, pH) et l'usage du sol (forêt, prairie ou culture). Ces paramètres sont connus pour leur contrôle de la distribution des vers de terre (Bouché, 1972). L'effet du paysage proche est par contre mal connu. Ici nous trouvons que c'est principalement la surface des patchs d'habitat arboré ou herbacé qui influence la distribution locale de ces peuplements ainsi que la quantité de lisière de prairie, d'habitats arborés. Les chilopodes et les diplopodes sont contrôlés par le pH et la présence de feuillus et, au niveau du paysage, par la quantité d'habitats arborés et leur fragmentation. Enfin les isopodes sont impactés localement par les habitats arborés, la quantité de carbone ou de nitrates et, dans le paysage, par la quantité ou la taille des habitats arborés et leur fragmentation.

Sur la base de nos résultats, les facteurs locaux d'habitat et les facteurs du paysage ont des impacts divers, fonction du taxon considéré. En raison de la réponse différenciée de chaque taxon, il est important, si l'on souhaite gérer ces populations, de considérer la gestion des facteurs locaux et/ou paysagers en fonction de leur intérêt pour chacun des assemblages d'espèces de faune du sol. La réponse de la biodiversité du sol ne semble pas pouvoir se résumer par un seul taxon, chacun réagissant spécifiquement aux mêmes conditions environnementales.

Modèles de métacommunauté

La partition de variance permet de distinguer les contrôles environnementaux (species-sorting au sens de Leibold et al. 2004) de l'autocorrélation spatiale due aux processus stochastiques de dispersion (dits processus neutres) dans la structuration des assemblages d'espèces (Legendre et Legendre, 1998). On peut ainsi attribuer la part de variance de l'effet conditionnel du spatial à des événements de dispersion purement stochastiques tandis que l'effet conditionnel de l'environnementale est le reflet d'un filtrage des espèces en fonction de leur adéquation à leur niche écologique. L'interaction entre les deux s'interprète comme étant due à de l'autocorrélation spatiale entre les variables environnementales et/ou à une interaction entre les processus de dispersion et la disposition spatiale des composants paysagers (i.e. perméabilité du paysage).

En majorité, les communautés de faune du sol sont gouvernées par la sélection de l'habitat (species sorting). C'est le cas pour les diplopodes, les isopodes et les chilopodes dans les deux régions d'étude ainsi que pour les collemboles en Normandie, indiquant pour ces taxons une adéquation de la distribution des espèces à la niche écologique. Cependant dans trois cas, l'effet conditionnel du spatial influence la structuration de la communauté : chez les vers de terre, dans les deux régions d'étude et chez les collemboles, dans le Morvan. Pour les vers de terre du Morvan et les collemboles en Normandie, les facteurs environnementaux et spatiaux jouent tout deux un rôle dans la distribution des espèces, indiquant que celle-ci résulte d'un compromis entre adéquation à la niche et processus de dispersion. Les résultats obtenus ici pour les vers de terre en Normandie sont cependant assez troublants. En effet, nous trouvons que seul le spatial a un effet, ce qui indique une structuration par la seule dispersion. Il faut cependant noter la très forte part conjointe entre le spatial et l'environnement, telle qu'il n'est pas possible d'exclure un effet des filtres environnementaux sur cette distribution et laisse supposer que ce contrôle n'est pas indépendant d'un contrôle conjoint du spatial sur ces filtres environnementaux. Ce contrôle des facteurs du milieu sur la distribution des vers de terre est d'ailleurs établi dans la région (Decaëns *et al.*, 2003, 2008).

L'effet conjoint du spatial et de l'environnement dans les réponses des taxons aux filtres environnementaux est notablement plus prononcée en Normandie que dans le Morvan. Cependant l'effet conditionnel de l'environnement est globalement plus élevé dans le Morvan qu'en Normandie. Ceci laisse supposer que le contrôle des peuplements de faune du sol en adéquation avec la niche est généralement plus important dans le Morvan tandis qu'en Normandie ce contrôle s'additionne à des événements de dispersion en lien avec la perméabilité du paysage. Il est vraisemblable que les espèces dispersant lentement (on parle de 'dispenseurs lents') mettent un certain temps à répondre à des modifications dans la structure du paysage. Cela a été montré dans le cas des collemboles (Ponge *et al.* 2006) et des carabes (Petit et Burel, 1998). Le Morvan, dans les années 1950-1960, a connu une période de déprise agricole entraînant une fermeture du paysage par la plantation de conifères sur des parcelles agricoles et par la transformation de cultures en pâturages, ce qui n'est pas le cas en Normandie. Ainsi l'effet conjoint du spatial et de l'environnement plus élevée en Normandie que dans le Morvan pourraient s'interpréter par une stabilité du paysage plus ancienne en Normandie, ce qui aurait laissé ainsi plus de temps à l'adéquation des peuplements aux conditions du milieu, c.à.d. plus de temps aux espèces pour se disperser et coloniser les milieux leur convenant. Cette plus grande stabilité du paysage en Normandie a dû permettre aux peuplements de faune du sol de se disperser alors qu'il est fort possible que l'adéquation des peuplements aux habitats ne soit pas encore atteinte dans le cas du Morvan. Ce phénomène est connu sous le vocable de time lag (Nagelkerke *et al.*, 2002), c.à.d. que la distribution des espèces ne reflète pas entièrement les conditions présentes du paysage mais aussi ces conditions passées. Ce retard dans la réponse des peuplements à la dynamique du paysage peut générer un crédit de colonisation dans les habitats nouvellement créés (Jackson et Sax, 2010 ; Heiniger *et al.* 2014). Cependant, on peut aussi se demander si les différences observées entre les deux régions pourrait s'expliquer par des histoires biogéographiques propres aux régions d'étude, impliquant des temps de recolonisation différent par rapport aux zones refuges lors des dernières glaciations. Cet effet est pris en compte par les coordonnées géographiques des prélèvements et est globalement de même importance entre les deux régions d'étude.

Ainsi si, en majorité l'on peut conclure que les espèces de faune du sol se répartissent en fonction des niches disponibles et selon les différents filtres environnementaux, la dispersion à l'échelle du paysage semble jouer aussi un rôle pour les vers de terre en Normandie et dans le Morvan ainsi que pour les collemboles du Morvan, soit par des mécanismes de dispersion qui homogénéisent la distribution des espèces dans les habitats (mass effect), soit par un équilibre entre compétition et colonisation dans le cas des vers de terre en Normandie (patch dynamics).

E. Conclusion

L'environnement local a un effet plus important que le spatial pour expliquer la présence et la distribution de faune du sol. Cela signifie que l'on peut avoir un impact sur la présence de celle-ci en améliorant les conditions locales de l'habitat. Ceci peut passer par l'amélioration des propriétés du sol (amendement améliorant le pH, le statut organique, la minéralisation dans les zones agricoles, bois mort laissé en place au sol dans les zones forestières), ce qui va favoriser le développement des populations de faune du sol en apportant des ressources trophiques et une plus grande qualité d'habitat.

La configuration du paysage proche, plus que sa composition, a un effet sur la structuration des communautés de faune du sol et représente souvent autant voire plus d'effet que les facteurs locaux. Cela signifie que l'on peut avoir un impact sur la présence de la faune du sol autant en améliorant les conditions locales de l'environnement (i.e. la qualité de l'habitat) qu'en modifiant la configuration du paysage proche. De petites mosaïques diversifiées entre agriculture et éléments boisés plutôt que de grands openfields ou zones forestières semblent plus favorables à la faune du sol (i.e. landscape sharing). La stabilité du paysage permet également à cette faune de s'installer dans les habitats composant ces mosaïques paysagères. Cela signifie que les résultats d'un aménagement du paysage proche ne seront pas immédiats contrairement sans doute à l'amélioration des conditions locales de l'habitat.

Enfin, la dépendance des facteurs locaux vis-à-vis de la structure du paysage proche semble soit liée à la plus forte dépendance spatiale des facteurs locaux, soit à la plus grande stabilité du paysage. Il est cependant fort possible que ces deux phénomènes agissent conjointement. Ceci rend les conclusions en termes d'aménagement plus difficile à faire car en Normandie les sols les plus pauvres supportent les habitats forestiers. Ainsi, si l'on souhaite établir de petites mosaïques diversifiées, telle que juste préconisée, l'installation autour de parcelle agricole d'éléments boisés dans le paysage proche devrait donc se faire, dans ce cas, plutôt sur des terres fertiles.

Annexe A : Détail des facteurs définissant les filtres environnementaux

Dans le cas des **collemboles** (Tableau 7a), les facteurs locaux influents dans le Morvan sont le pH, les pourcentages de phosphore assimilable, de calcium, de potassium, la capacité d'échange cationique et la respiration à 14 jours ainsi que les forêts de feuillus ou de conifères, tandis que ce sont les pourcentages de phosphore assimilable, de magnésium, la capacité d'échange cationique et les usages du sol de culture, de friche arbustive et de forêt de feuillus pour la Normandie.

En ce qui concerne la composition du paysage, le pourcentage de forêts de feuillus denses et de forêts de résineux denses ainsi que la surface moyenne des patchs de cultures, de prairies naturelles et de prairies très enrichies sont les caractéristiques ayant un impact dans le Morvan tandis que les pourcentages de routes, de forêts de feuillus denses ainsi que de haies arborées continues ou discontinues et enfin le nombre d'usages du sol sont les caractéristiques ayant une influence en Normandie.

Enfin, pour la configuration du paysage, la densité de patchs de prairies arborées, de prairies enrichies et de haies arborées continues, ainsi que la densité de lisière de prairies naturelles et de forêt de résineux denses, la distance au plus proche voisin de forêt de feuillus denses et la fragmentation des patchs de prairies humides, de friches arborées et de haies arborées continues sont les paramètres influents dans le Morvan. Dans le cas de la Normandie, ce sont la densité de lisière de forêt de feuillus denses, de haies arborées continues ou discontinues ainsi que la fragmentation des patchs de talus.

Pour les **vers de terre** (Tableau 7b), les facteurs locaux influents sont, dans le Morvan, le pH, les pourcentages de nitrate de phosphore assimilable, la capacité d'échange cationique ainsi que les prairies naturelles et les forêts de conifères. En Normandie, les facteurs locaux influents sont les pourcentages de carbone, d'azote, de magnésium, de nitrate, le pH ainsi que les forêts de conifères ou de feuillus et les cultures.

La composition du paysage, dans le cas du Morvan, marque son effet par la surface moyenne des patchs de prairies, de forêts de résineux denses, de plantations de résineux de haies arborées continues ou discontinues, de haies arbustives continues ainsi que le nombre d'usages du sol. Dans le cas de la Normandie, ce sont les surfaces moyennes des patchs de cultures et de prairies arborées ainsi que le pourcentage de routes, de prairies, de friches arborées et arbustives, et de haies arborées continues ou discontinues.

L'effet de la configuration du paysage est dû, dans le Morvan, à la densité de lisière de prairies humides et de prairies enrichies ainsi que la fragmentation des patchs de routes et de forêts de résineux denses et la densité de lisière de maisons. Pour la Normandie, les effets de la configuration du paysage sont dus à la densité de lisière de routes, de forêts de feuillus denses et de friches arborées et arbustives, ainsi que la densité de lisière de fossés, la distance au plus proche voisin de forêts de feuillus denses et la fragmentation des patchs de talus.

Pour les **chilopodes** (Tableau 7c), l'effet des facteurs locaux est dû au pH, aux forêts de feuillus et aux friches arbustives dans le Morvan. En Normandie, se sont les pourcentages d'azote, de carbone, de magnésium, de nitrate, la capacité d'échange cationique ainsi que les forêts de feuillus et les friches arbustives qui sont les paramètres influents localement.

L'impact de la composition du paysage est dû, dans le Morvan, aux pourcentages de forêts de feuillus denses ou peu denses et à la surface moyenne des patchs de friches arborées. En Normandie, il est dû aux pourcentages de prairies enrichies ou très enrichies, de friches arbustives, de friches arbustives et arborées, et de forêts de feuillus denses ainsi qu'à la surface moyenne des patchs de forêts de feuillus denses, de friches arborées et arbustives, de forêts de résineux denses et de haies arbustives discontinues.

La configuration du paysage, dans le Morvan, marque son influence par la fragmentation des patchs de haies arborées continues ou discontinues, la densité de lisière de friches arborées et la distance au plus proche voisin de prairies très enrichies. En Normandie, l'effet est dû à la fragmentation des patchs de friches arborées et de friches arbustives et arborées, à la densité de patchs de forêt de feuillus denses et de forêt de résineux denses et à la densité de lisière de forêts de feuillus denses.

Les **diplopodes** (Tableau 7d), sont influencés localement dans le Morvan par les forêts de feuillus et en Normandie par les forêts de feuillus et de conifères ainsi que par le pH et le pourcentage de carbone.

L'effet de la composition du paysage, dans le Morvan passe par la surface moyenne des patchs de forêt de feuillus denses et le pourcentage de friches arborées. En Normandie, c'est le pourcentage de prairies arborées, de cultures et de prairies ainsi que la diversité des usages du sol.

La configuration du paysage est influente, dans le Morvan, à travers, la densité de lisière de friches arborées et la distance au plus proche voisin de prairies et de forêts de résineux denses. Dans le cas de la Normandie, c'est la densité des patchs de forêts de feuillus denses, la fragmentation des patchs de friches arborées et arbustives, et de haies arbustives discontinues

Pour finir, les **isopodes** (Tableau 7e), sont influencés localement, dans le Morvan, par la quantité de nitrate et les friches arbustives alors qu'en Normandie c'est par le pourcentage de carbone et les forêts de feuillus ou de conifères.

La composition du paysage marque son impact dans le Morvan par la diversité des usages du sol alors qu'en Normandie c'est par le pourcentage de forêts de résineux denses et de haies arbustives discontinues ainsi que la surface moyenne des patchs de forêts de feuillus denses, de prairies enrichies et de haies arbustives discontinues.

La configuration du paysage, impacte, dans le Morvan, par la fragmentation des patchs de friches arbustives et la distance au plus proche voisin de forêts de résineux. En Normandie, c'est par la fragmentation des patchs de friches arborées et arbustives, la densité de lisière de haies arbustives discontinues et par la densité de patchs de prairies très enrichies.

Tableau 7 : Variables environnementales et spatiales sélectionnées pour le modèle (a) collemboles, (b) vers de terre, (c) chilopodes, (d) diplopodes et (e) isopodes. Code des usages du sol pour le paysage : cr : cour, r : route, m : maison, ch : chemin, cf : chemin de fer, s : sol nu, c : culture, p : prairie, pb : prairie avec arbre, ph : prairie humide, t : talus, fo : fossé, pe : prairie enfichée, pte : prairie très enfichée, fa : friche arbustive, faa : friche arbustive et arborée, fb : friche arborée, ff : forêt feuillus dense, ffp : forêt feuillus peu dense, fr : forêt résineux denses, frp : forêt résineux très peu denses, hbc : haie arborée continue, hac : haie arbustive continue, had : haie arbustive discontinue, hbd : haie arborée discontinue, pr : plantation de résineux. Code des métriques paysagères à l'échelle du type de patch : PL : pourcentage de, PD : densité de patch de, ED : densité de lisière de, A : surface moyenne des patchs de, P : fragmentation des patchs de, E : distance au plus proche voisin de patchs de. Code des métriques paysagères à l'échelle de la mosaïque des patches : PD : densité de patch, ED : quantité de lisière, PR : richesse des usages du sol, SHDI : diversité des usages du sol. Code des variables physicochimiques : pH_H2O, pH_KCl, P-as : phosphore assimilable, pourcentages de calcium : Ca%, de magnésium : Mg%, de sodium : Na%, de potassium : K%, CEC : capacité d'échange cationique, pourcentages de carbone : C% et d'azote : N%, nitrate : NO3 et ammonium : NH4 et respiration à 7 : R7, 14 : R14 et 21 : R21 jours. Code de l'usage du sol au temps du prélèvement : F_feuillus : forêt de feuillus, F_conifere : forêt de conifères, F_arbustive : friche arbustive, P_naturel : prairie naturelle, Prairie, Culture, Jachère

(a) Collemboles		Morvan				Normandie							
Composition du paysage	PL_ff	PL_fr	A_c	A_p	PL_r	A_c	A_p	PL_ff	PL_hbc	A_hbc	A_hac	A_had	PL_hbd
Configuration du paysage	P_c	ED_p	PD_pb	P_ph	ED_ff	ED_hbc	P_t	ED_hbd					
Facteurs locaux (physicochimie, usage du sol)	R14	pH_H2O	P-as	Ca%	P-as	Mg%	CEC	F_feuillus					
Position géographique	X	XY	Y ²	X ³	X	X ²	X ² Y	Y ³					
		X ² Y	Y ³										
(b) Vers de terre		Morvan				Normandie							
Composition du paysage	A_p	A_fr	A_hbc	A_hac	PL_r	A_c	A_p	PL_p	PL_faa	A_hbd	A_pr	PR	
Configuration du paysage	P_r	ED_m	PD_ph	PD_pe	PD_r	PD_faa	PD_ff	E_ff	P_t	ED_fo			
Facteurs locaux (physicochimie, usage du sol)	N%	pH_KCl	P-as	CEC	NO3	N%	C%	pH_H2O					
Position géographique	Y	X ²	XY	X ³	X	Y	X ²	XY	X ³				
		X ² Y				XY ²							
(c) Chilopodes		Morvan				Normandie							
Composition du paysage	PL_ff	PL_fr	PL_ffp	A_fb	PL_pe	PL_pte	PL_faa	PL_faa	A_faa	PL_ff	A_ff	A_fr	A_hbd
Configuration du paysage	E_pte	P_hbc	ED_fb	P_hbd	P_faa	P_fb	PD_ff	ED_ff	PD_fr				
Facteurs locaux (physicochimie, usage du sol)	pH_KCl	F_feuillus			NO3	NH4	N%	C%					
Position géographique	X	X ³	Y		X ² Y	X ³							
(d) Diplopodes		Morvan				Normandie							
Composition du paysage	A_ff	PL_fb			A_c	PL_p	PL_c	A_hbd	PL_pb	SHDI			
Configuration du paysage	E_p	E_fr	ED_fb		PD_ff	P_hbd	E_p	E_mr	P_faa				
Facteurs locaux (physicochimie, usage du sol)	F_feuillus				C%	pH_KCl	F_feuillus						
Position géographique					X	X ³	XY ²	Y ³					
(e) Isopodes		Morvan				Normandie							
Composition du paysage	SHDI				A_ff	PL_hbd	A_hbd	PL_fr	A_pe				
Configuration du paysage	P_fa	E_fr			P_faa	ED_hbd	PD_pte						
Facteurs locaux (physicochimie, usage du sol)	NO3	F_arbustive			C%	F_feuillus			F_conifere				
Position géographique	X				X ²	XY							

1.2. Diversité fonctionnelle des communautés locales de faune détritivores du sol : l'effet du paysage proche

Les traits fonctionnels sont des caractéristiques mesurables à l'échelle de l'individu. Ils influencent leur fitness, donc leur performance et la capacité à maintenir une biomasse au travers des générations en affectant la survie, la croissance et la reproduction. Ce sont des caractéristiques morphologiques, physiologiques, reproductives ou phénologiques d'une espèce (McGill et al., 2006 ; Violle et al., 2007 ; Pey et al., 2014). Ils sont un moyen pertinent d'évaluer l'influence des facteurs environnementaux sur la biodiversité, et ceci à différents niveaux d'observation (i.e continental, régional et local) (McGill et al., 2006 ; Shipley, 2010) dans la mesure où ils captent différents aspects de l'utilisation des ressources et des préférences d'habitat des individus (Suding et al., 2008). La composition en traits d'une communauté est influencée par différents facteurs environnementaux : les individus sont filtrés à partir du pool régional d'espèce par des facteurs environnementaux à grande échelle (par exemple le climat), par des facteurs environnementaux à plus petite échelle (le type et la qualité de l'habitat) et par leurs interactions biotiques (Woodward et Diament, 1991 ; Weiher et Keddy, 1995 ; Petchey et al., 2007 ; Swenson et Enquist, 2009 ; Shipley, 2010 ; Mason et al., 2011). L'influence du filtrage environnemental à différentes échelles spatiales sur l'assemblage des individus via les traits reste encore peu étudié (Garnier et al., 2007 ; Mason et al., 2008 ; Cornwell et Ackerly, 2009 ; Meynard et al., 2011) notamment pour la faune du sol.

La diversité biologique peut se quantifier en se basant sur les traits des espèces. Ceci permet de tenir compte des différences fonctionnelles entre espèces et de voir comment la répartition des traits diffère entre assemblages d'espèces (Hooper et al., 2005 ; Petchey et Gaston, 2006). On l'appelle aussi la diversité des traits fonctionnels. Dans ce cas, ces variations se réfèrent à des modifications des fonctions biologiques ou des préférences écologiques dans les communautés. Quantifier la diversité des communautés consiste donc à décrire la distribution des individus et leurs poids respectifs (les abondances relatives) dans l'espace euclidien multidimensionnel construit à partir des traits des espèces. Cette diversité fonctionnelle peut être renseignée par l'identité fonctionnelle, estimée par exemple par la «moyenne pondérée des traits de la communauté» c'est-à-dire le CWM, et par la mesure de la diversité des traits entre les individus coexistant au sein de la communauté (Petchey et Gaston, 2002 ; Villeger et al., 2008; Laliberte et Legendre 2010 ; Pakeman 2011). Elle peut se résumer par au moins trois indices : la richesse fonctionnelle (FRic) estimée par la quantité d'espace fonctionnel rempli par la communauté ; l'équitabilité fonctionnelle (FEve) estimée par la régularité de la distribution de l'abondance dans l'espace fonctionnel, et la divergence fonctionnelle (FDiv) estimée par le degré de divergence entre espèces dans l'espace fonctionnel (Villeger et al, 2008). Ces mesures expriment différents mécanismes d'assemblage et de coexistence des espèces (Mouchet et al., 2010 ; Münkemüller et al., 2012). Les réponses de ces composantes de la diversité fonctionnelle aux gradients environnementaux restent mal comprises (Cadotte, 2011 ; Pakeman, 2011) et sont souvent difficiles à appréhender conjointement. Quantifier cette diversité fonctionnelle permet d'étudier plus finement la réponse des communautés à des facteurs environnementaux. La diversité fonctionnelle est une propriété importante d'une communauté, l'étudier permet (i) d'analyser sa réponse à des variables environnementales et (ii) d'apporter de nouveaux éclairages sur les mécanismes de fonctionnement de cette communauté.

A. Objectifs et hypothèses

Cette étude teste l'influence relative de deux filtres environnementaux, le type d'habitat local et la structure du paysage proche sur les assemblages des traits de la macrofaune du sol. Le but de cette étude est de vérifier l'hypothèse selon laquelle les facteurs environnementaux agissent comme des filtres hiérarchiques sur la structure fonctionnelle des communautés de macrofaune du sol (H1) et que leurs mécanismes d'actions sont différents (H2).

B. Matériel et méthodes

Jeux de données

En 2005, 184 stations triangulaires équilatérales de 10 m de côté ont été échantillonnées, dans le Morvan et en Normandie. A chaque pointe du triangle, la macrofaune du sol a été prélevée comme suit : sur un carré de 20 cm de côté, la litière, quand elle est présente, a été triée à la main et toute la faune visible a été prélevée. Ensuite deux applications d'une solution d'eau formolée à une concentration de 0,4% ont été faites à un intervalle de 15 min et toute la faune visible a été prélevée. Enfin le sol a été trié sur une profondeur de 15 cm pour y prélever le reste de la faune visible qui n'a pas été récoltée précédemment avec l'extraction au formol. Les animaux à exosquelette (arthropodes)

sont conservés dans de l'alcool absolu tandis que ceux sans exosquelette (à corps mou, annélides, mollusques) sont fixés dans du formol à 4% avant d'être transférés dans de l'alcool absolu.

À chaque station d'échantillonnage, l'usage du sol a été renseigné (i.e. prairie, culture, forêt de feuillus ou forêt de conifères) ainsi que le type de paysage proche. Le type d'habitat local se réfère à la zone immédiate entourant le point de prélèvement, tandis que le paysage proche considère les types et la couverture des habitats dans un rayon de 100 m autour de ces mêmes points de prélèvement. Le type d'habitat est soit un milieu ouvert (cultures et prairies), soit un milieu fermé (forêt de feuillus ou forêt de conifères). Le type de paysage proche est soit : un paysage forestier (1F), une mosaïque de prairies et de bosquets (2PF) ou une mosaïque de prairies et de cultures ou bien de cultures seules (3PC). Cette typologie du paysage proche a été définie par une classification ascendante hiérarchique à partir des métriques paysagères quantifiant le paysage proche. Le Tableau 8 présente le nombre de réplicats par facteur et combinaison de facteurs.

Tableau 8 : Nombre de réplicat par facteurs et combinaison de facteurs.

		Usage local du sol					
		Milieu fermé		Milieu ouvert			
		Forêt de feuillus	Forêt de conifères	Prairie	Culture		
Type de paysage proche	Forestier (F)	32	14	46	12	5	17
	Mosaïque de bosquets et de prairies (FP)	14	8	22	23	9	32
	Mosaïque de cultures et de prairies (PC)	6	2	8	24	26	50
		52	24		59	40	

Sélection des groupes d'étude, renseignement et codage des traits

En ce qui concerne la faune du sol, les traits morphologiques et les performances écologiques sont plus ou moins faciles à renseigner tandis que les traits de reproduction sont souvent peu renseignés. De plus leur renseignement dépendent de la disponibilité de faunes, synopsis, atlas et monographies. C'est pourquoi, nous avons considéré ici que les groupes d'études suivant : vers de terre, chilopodes, diplopodes et isopodes pour constituer les bases de données renseignant les traits. Nous avons renseigné les traits morphologiques suivants : pigmentation, longueur et largeur, et les performances écologiques suivantes : habitat, micro-habitat et régime trophique (Tableau 9), ceci pour 68 espèces : 23 espèces de vers de terre (Bouché, 1972 ; Sims et Gerard, 1985), 13 espèces de diplopodes (Brolemann, 1935 ; Demange, 1981 ; Blower, 1985 ; Lee, 2006), 27 espèces de chilopodes (Brolemann, 1930 ; Demange, 1981 ; Eason, 1964) et 5 espèces d'isopodes (Richardson, 1905 ; Carl, 1911 ; Hatchett, 1947 ; Vandel, 1960 ; Vandel, 1962 ; Harding et Sutton, 1985 ; Hopkin, 1991 ; Oliver et Meehan, 1993 ; Gregory, 2009).

Ces traits ont été choisis pour les raisons suivantes : la taille comme intégrateur des contraintes locales et/ou du stress, la pigmentation comme protection contre les UV ou comme agent de mimétisme sensu lato (Langlands et al., 2011). Les performances écologiques liées à l'habitat au micro-habitat et au régime trophique renseignent la niche potentielle des espèces. Si une espèce, par exemple forestière, peut se trouver au moment de nos observations dans un milieu ouvert, c'est soit qu'elle est en train de se déplacer, soit qu'elle a une largeur de niche suffisante pour lui permettre de se maintenir dans un milieu non boisé. Les informations renseignant l'habitat sont tirées d'atlas, de synopsis et de monographies couvrant largement plus que notre zone d'étude. Ces informations, sont issues du cumul d'observations synthétisées dans ces ouvrages et couvrant une large zone géographique (France au minimum), elles renseignent donc l'habitat potentiel des espèces de nos régions d'étude, ce qui exclu de fait toute tautologie dans l'analyse des effets du paysage proche ou du type d'habitat sur le trait renseignant l'affinité des espèces à un habitat donné.

L'intégration de données de formats différents (numérique et textuel) se fait par codage flou. Ce qui permet d'intégrer dans les mesures de diversité fonctionnelle des informations de nature différente. Dans le cas d'es informations numériques telles que la longueur et la largeur, les valeurs minimum et maximum sont recensées. Ensuite, selon la gamme des valeurs présent, des modalités sont définies et une note d'affinité d'appartenance à la classe est fixée. Si la plage de la classe est complètement couverte par la gamme des valeurs du trait, la note maximale d'affinité de 3 est donnée. Si la plage de la classe n'est pas complètement couverte, une note d'affinité moindre est donnée. Dans le cas où moins d'1/3 de la classe est couverte, la note d'affinité de 1 est donnée et dans le cas où moins de 2/3 de la classe est couverte, la note d'affinité de 2 est donnée. Dans le cas d'informations textuelles tels que l'habitat, le micro-habitat et le régime alimentaire, le codage flou se fait en pondérant l'affinité à une modalité du trait par la qualité de l'adjectif qualifiant cette modalité dans la phrase renseignant le trait. En fonction de la force de cet adjectif, la valeur d'affinité est donnée. Elle est maximale pour des adjectifs forts comme 'toujours, principalement, majoritairement, etc.', elle est moyenne pour les adjectifs moyens comme 'surtout, aussi bien, commun, souvent, fréquemment, etc.' et elle est

minimale pour les adjectifs faibles comme 'rarement, quelquefois, occasionnellement, etc.'. Les valeurs d'affinité de modalités renseignant le même trait et provenant de différentes sources sont sommées afin de prendre en compte la variabilité des sources d'information. Pour un même trait, les valeurs d'affinité sont ensuite normalisées en faisant en sorte que la somme des affinités des modalités d'un même trait soit égale à 100.

Tableau 9 : Liste des traits morphologique et des performances écologiques

		Renseigne	Modalités
Traits morphologique	Pigmentation	présence	avec ou sans
	Longueur	longueur minimum et maximum du corps	en mm [0-10[, [10-25[, [25-40[, [40-60[, [60-400[
	Largeur	largeur minimum et maximum du corps	en mm [0-1[, [1-2[, [2-4[, [4-6[, [6-10[
	Ratio largeur / longueur		en mm [10-20[, [20-30[, [30-40[, [40-50[
Performances écologiques	Habitat	l'affinité vis-à-vis d'un habitat	Zones urbanisées ; Mines, décharges et chantiers ; Espaces verts artificialisés, non agricoles ; Terres arables ; Cultures permanentes ; Prairies ; Zones agricoles hétérogènes ; Forêts ; Milieux à végétation arbustive et/ou herbacée ; Espaces ouverts, sans ou avec peu de végétation ; Zones humides intérieures ; Zones humides maritimes
	Micro-habitat	l'affinité vis-à-vis d'un micro-habitat	Litière ; Racines ; Mousses ; Troncs d'arbres ; Sous les pierres ; Troncs morts ; Fèces ; Sol ; Herbes ; Pholèophile ; Fourmillières ; Détritus ; Surfaces minérales ; Sédiments
	Régime trophique	le mode alimentaire	Coprophage ; Géophage ; Granivore ; Microphytophage ; Nécropophage ; Saprophage ; Saproxylophage ; Zoophage

Mesure de la richesse spécifique et de la diversité fonctionnelle

Le nombre d'espèces par communauté a été mesuré ainsi que la richesse fonctionnelle, l'équitabilité fonctionnelle, la divergence fonctionnelle et la moyenne pondérée des traits de la communauté.

La *richesse fonctionnelle* (FRic) dépend de la niche fonctionnelle occupée par les espèces et de l'amplitude des valeurs des traits. Cela montre le volume de l'espace fonctionnel occupé par les individus d'une communauté. FRic dépend de la taille de la niche fonctionnelle occupée par les espèces, de leur abondance relative et de la gamme des valeurs des traits. L'indice est calculé comme suit: $FRic_{ci} = SF_{ci} / R_c$, où $FRic_{ci}$ est la richesse fonctionnelle du trait c dans la communauté i, SF_{ci} est l'espace de niche rempli par des individus au sein de la communauté, R_c est la gamme absolue de l'ensemble des traits (Mason et al, 2005).

L'*équité fonctionnelle* (FEve) reflète l'efficacité dans l'utilisation des ressources. Elle montre ainsi l'uniformité de la distribution des caractéristiques fonctionnelles des espèces dans l'espace fonctionnel (Mouillot et al., 2005). FEve mesure la régularité de l'espacement des espèces dans cet espace. Elle est calculée comme suit : $FEve = \sum_{i=1}^C \min(p_i, \frac{1}{C})$ où p_i est la proportion de l'abondance de la communauté appartenant à la $i^{ème}$ catégorie et C le nombre total de modalités.

Enfin, la *divergence fonctionnelle* (FDiv) reflète la probabilité d'avoir aléatoirement deux espèces avec les mêmes caractéristiques fonctionnelles. Elle reflète également le degré de complémentarité de niche entre les espèces. Un degré plus élevé de divergence fonctionnelle implique donc que le recouvrement des niches est plus faible (ou, dit autrement, un degré élevé de différenciation de niche) et que la concurrence pour les ressources est relativement faible au sein de la communauté. Ainsi les communautés avec une divergence fonctionnelle élevée peuvent avoir une utilisation plus efficace des ressources. Mason et al. (2003) présentent une façon de calculer la divergence fonctionnelle sur la base d'une somme de carrés pondérée par l'abondance. La formule est la suivante :

$FDiv = 2 / \pi \arctan [5 \times \sum_{i=1}^N (\ln C_i - \ln x)^2 x a_i]$ où FDiv est la divergence fonctionnelle entre les modalités de traits, C_i la valeur du trait pour la modalité du $i^{ème}$ trait, a_i l'abondance proportionnelle de la modalité du $i^{ème}$ trait, $\ln x$ la moyenne du logarithme naturel des valeurs du trait pondérée par l'abondance, N désigne le nombre de modalité dans la communauté.

La *moyenne pondérée des traits de la communauté* (CWM) est définie comme la moyenne pondérée par l'abondance des traits des espèces dans une communauté (Lavorel et al., 2008). Pour chaque trait, le CWM est obtenu par le produit matriciel de l'abondance relative des espèces et des valeurs des traits. Il est calculé comme suit : $CWM = \sum_{i=1}^N p_i \times trait_i$ où p_i est la contribution relative de

i l'espèce i à la communauté, trait_i est la valeur du trait de l'espèce i , et S est le nombre d'espèces dans la communauté.

Analyses des données

Les données sont analysées séparément, soit pour les communautés trouvées en milieu fermé, soit pour les communautés trouvées en milieu ouvert.

Une analyse interclasses est réalisée pour tester l'effet de l'habitat et l'effet du paysage proche sur la matrice des indices de diversité fonctionnelle ou sur la matrice des CWM. Dans ce dernier cas, comme la somme des modalités pour un trait est égale à 100, nous avons réalisé l'analyse en enlevant une modalité au hasard dans chaque trait. Un test de Monte Carlo permet de savoir si la part de variance expliquée est significative ou non. Ensuite, une anova (type III, plan factoriel non-équilibré) sur les coordonnées factorielles des sites permet de tester sur quels axes factoriels l'effet de l'habitat et l'effet paysage proche sont significatifs. En ce qui concerne l'effet du paysage proche, un test post hoc est réalisé si besoin est.

Ensuite, les indices de diversité fonctionnelle (FRic, FEve, FDiv) et chacun des traits pondérés par l'abondance des individus le portant (CWM) ont été comparés entre eux selon le type de paysage proche ou selon l'usage du sol au moyen de tests non paramétrique de Kruskal-Wallis. Pour tester l'effet du paysage proche, on a pour le milieu fermé : 46 échantillons pour le paysage de type forestier (F), 22 pour le paysage de mosaïque de bosquets et de prairies (FP) et 8 pour le paysage de mosaïque de cultures et prairies (PC) ; tandis que pour le milieu ouvert, on a : 17 échantillons pour F, 32 pour FP et 50 pour PC (Tableau 8). Pour tester l'effet de l'habitat, pour le milieu fermé le nombre d'échantillons pris en compte est de 52 pour les forêts de feuillus et de 24 pour les forêts de conifères ; tandis que pour le milieu ouvert, il est de 59 pour les prairies et de 24 pour les cultures (Tableau 8).

Etant donné le grand nombre de modalités renseignant les traits habitat (12), microhabitat (14) et régime trophique (8), nous avons regroupé certains CWM lors des analyses. Pour l'habitat, les CWM des modalités prairie, zone agricoles hétérogènes et terre arable sont sommés pour définir un CWM habitat herbacé. Pour le micro-habitat, les CWM des modalités litière, racines, mousses, troncs d'arbres, sous les pierre, troncs morts et fèces sont regroupés pour définir le CWM litière. Pour le régime trophique, les CWM des modalités coprophage, saprophage et sapro-xylophage sont réunies pour définir le CWM détritivore.

Noius avons réalisé deux types d'analyse, d'abord une analyse générale de l'effet de l'usage du sol et du paysage proche (analyse interclasses) puis, par test de comparaison de Kruskal-Wallis, des analyses individuelles de l'effet du paysage proche ou de l'effet de l'usage du sol sur les différentes composantes de la diversité fonctionnelle. Tous les calculs et les analyses ont été effectués avec les bibliothèques FD, ade4, vegan, pgrimes, nparcomp, car et lsmeans sous l'environnement de programmation statistique R (R Development Core Team).

C. Résultats

Filtrage environnemental en milieu fermé

En milieu fermé, le paysage proche et l'usage du sol expliquent 15,75% de la variance de la diversité fonctionnelle (Figure 4). Le premier axe factoriel distingue les mosaïques de prairies et de cultures (PC) des deux autres types de paysage proche (anova significative), avec une richesse et une divergence fonctionnelles augmentant lorsque le paysage proche est constitué d'une mosaïque de prairies et de cultures (Figure 8). Le second axe factoriel distingue les deux usages du sol du milieu fermé (anova significative) avec une plus faible richesse spécifique en forêt de conifères (Figure 10).

Le paysage proche et l'usage du sol expliquent 12,31% de la variance des CWMs (Figure 5). Le premier axe factoriel distingue le type de paysage proche mosaïque de prairies et de cultures (PC) des deux autres types de paysage proche (anova significative) avec un gain d'individus de micro-habitat sol et une perte d'individus de micro-habitat litière lorsque le paysage proche est celui de prairies et de cultures (Figure 8). Le second axe factoriel distingue les deux usages du sol du milieu fermé (anova significative) avec une perte, en forêt de feuillus de détritivores et de grands individus (longueur de 60-400 mm) (Figure 10).

En milieu fermé, l'on observe d'abord un effet du paysage proche (1^{er} axe factoriel) puis un effet de l'habitat (2^d axe factoriel), que se soit sur la diversité fonctionnelle ou sur les CWMs. Ces deux effets peuvent être considéré comme indépendants, les axes factoriels étant orthogonaux.

Filtrage environnemental en milieu ouvert

En milieu ouvert, le paysage proche et l'usage du sol expliquent 15,48% de la variance de la diversité fonctionnelle (Figure 6). Le premier axe factoriel distingue les trois types de paysage proche et les

deux types d'usage du sol (anova respectives significatives) avec une plus faible diversité et équitabilité fonctionnelles quand le paysage proche est fait de prairies et de cultures (Figure 9), tandis que le second axe factoriel distingue les deux usages du sol du milieu ouvert (anova significative) avec une richesse spécifique plus faible en culture (Figure 11).

Le paysage proche et l'usage du sol expliquent 18,76% de la variance des CWMs (Figure 7). Le premier axe factoriel distingue les trois types de paysage proche (anova significative) avec une perte, lorsque le paysage proche se boise (PC), d'individus d'habitat herbacé vivant dans le sol, de grande taille et géophages ainsi qu'une perte d'individus d'habitat arboré, vivant dans la litière, zoophages ou détritviores (Figure 9). Le second axe factoriel distingue les deux usages du sol du milieu ouvert (anova significative) avec une perte, en culture, d'individus pigmentés, de taille moyenne (25-40 mm) et détritviores (Figure 11).

En milieu ouvert, l'on observe d'abord un effet du paysage proche et de l'habitat (1^{er} axe factoriel) puis un effet de l'habitat seul (2^d axe factoriel). Il y a donc d'abord un l'effet conjoint du paysage et de d'habitat. Cependant le fait que sur le second axe factoriel, seul l'effet de l'habitat reste significatif montre qu'il y a aussi, une partie de l'effet de l'habitat qui est indépendant de l'effet du paysage proche et qui intervient après l'effet de celui-ci.

Effets de l'habitat ou du paysage proche

Le nombre d'espèces est sensiblement plus élevé en milieu ouvert qu'en milieu fermé. En milieu fermé, la richesse spécifique est significativement plus grande en forêt de feuillus qu'en forêt de conifères, tandis qu'en milieu ouvert, la richesse spécifique est significativement plus faible en culture qu'en prairie. Par ailleurs, en milieu fermé comme en milieu ouvert, la richesse spécifique n'est pas influencée par le paysage proche.

La richesse fonctionnelle est plus élevée en milieu fermé qu'en milieu ouvert. En milieu fermé, elle est identique en forêt de feuillus ou de conifères, et les CWM sont également identiques entre les deux usages du sol, mis à part en forêt de feuillus un gain d'individus significativement plus petits (25-40 mm) et en forêt de conifères un gain d'individus significativement plus grands (60-400 mm), de faible largeur (1-2 mm) et une perte de détritviores (Figure 10). En milieu ouvert, la richesse fonctionnelle est similaire entre prairie et culture et les CWM sont identiques entre ces deux usages du sol, mis à part en prairie un gain d'individus apigmentés, significativement plus petits (25-40 mm) et de détritviores, tandis qu'en culture il y a un gain d'individus pigmentés (Figure 11).

En milieu fermé, l'équitabilité fonctionnelle n'est pas influencée par le paysage proche tandis que la richesse et la divergence fonctionnelles sont significativement plus élevées lorsque le paysage proche s'ouvre, avec un gain d'individus vivant dans le sol et une perte d'individus de litière (Figure 8). En milieu ouvert, la richesse fonctionnelle n'est pas influencée par le paysage proche tandis que l'équitabilité et la divergence fonctionnelles sont significativement plus élevées lorsque le paysage proche se boise. On observe, avec le boisement du paysage proche, un gain d'individus d'habitat arboré et de litière, zoophages ou détritviores et une perte d'individus d'habitat herbacé, vivant dans le sol, géophages et de grande taille (longueur 60-400 mm et largeur 4-6 mm) (Figure 9).

=> En milieu ouvert ou en milieu fermé, le paysage proche façonne la communauté fonctionnelle de faune du sol en la rendant d'autant plus diverse que le contraste paysager augmente, tandis qu'une intensification de l'usage du sol entraîne une perte de redondance fonctionnelle de cette diversité fonctionnelle préalablement filtrée par le paysage proche :

- le nombre d'espèce est sensiblement plus élevé en milieu ouvert qu'en milieu fermé tandis que c'est l'inverse pour la diversité fonctionnelle ;
- que ce soit le milieu, l'intensification de l'usage du sol entraîne une perte d'espèce sans modifier la diversité fonctionnelle, ce qui fragilise la communauté par perte de redondance fonctionnelle ;
- le contraste du paysage, quelque soit le milieu, augmente la diversité fonctionnelle sans modifier le nombre d'espèce, avec en milieu fermé une plus grande proportion d'individus vivant dans le sol et une moins grande proportion dans la litière, tandis que c'est l'inverse en milieu ouvert (gain d'individus de litière, zoophage ou détritvior et perte d'individus vivant dans le sol, géophage et de grande taille).

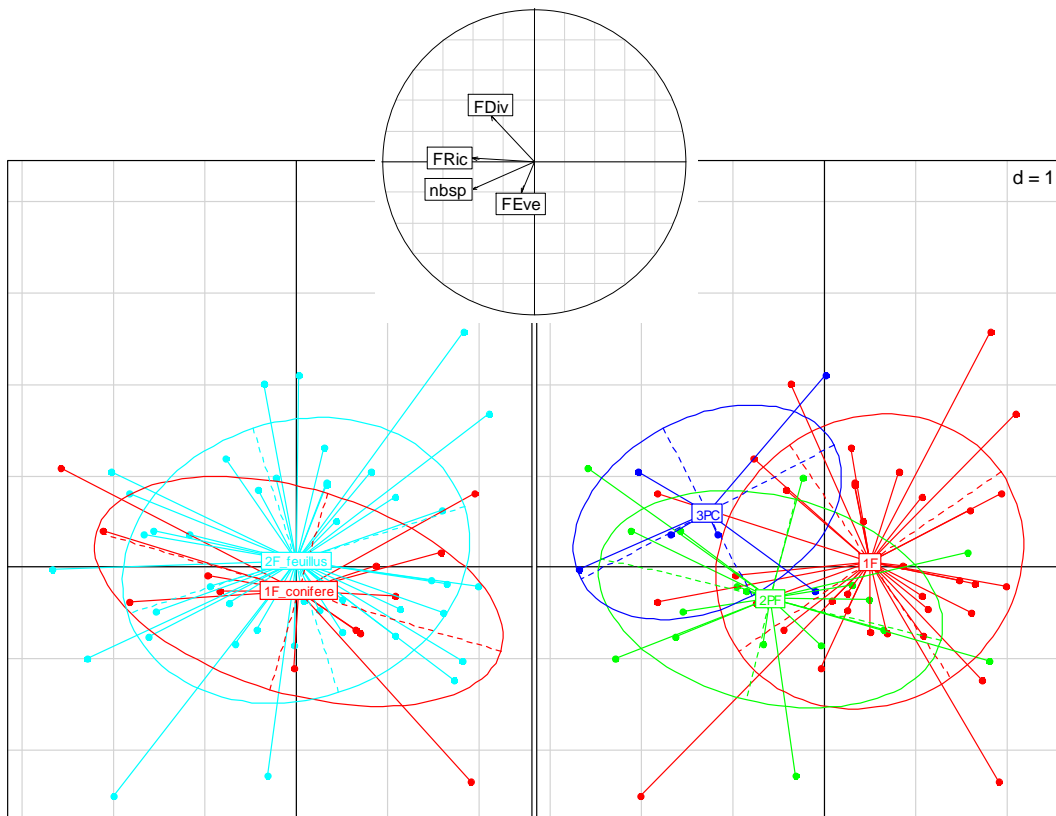


Figure 4: Analyse interclasses du paysage proche (1F : paysage forestier, 2FP : mosaïque de prairies et de bosquets, et 3PC : mosaïque de prairies et de cultures ou de cultures seules) et des usages du sol (forêt de feuillus et forêt de conifères) en milieu fermé sur les indices de diversité. $F_1 = 67.08\%$, $F_2 = 26.20\%$. Part de variance expliquée : 15.75 % ($p < 0.004$). Anova usage sur les coordonnées de F_1 : non significative, sur les coordonnées de F_2 : significative. Anova des types de paysage proche sur les coordonnées de F_1 : significative (1F ou 2PF significativement différents de 3PC), sur les coordonnées de F_2 : non significative.

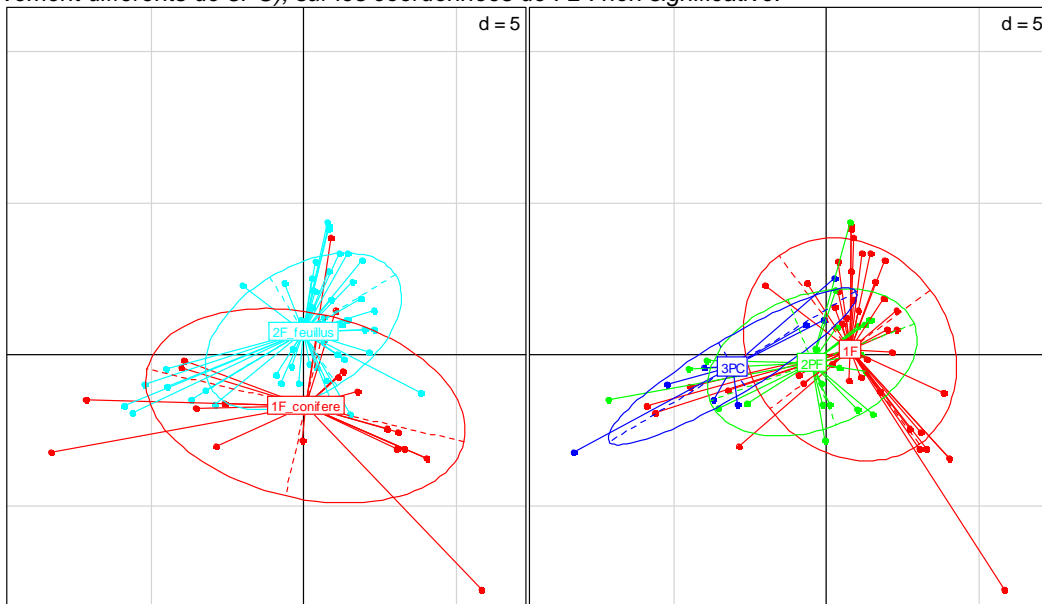


Figure 5: Analyse interclasses du paysage proche (1F : paysage forestier, 2FP : mosaïque de prairies et de bosquets, et 3PC : mosaïque de prairies et de cultures ou de cultures seules) et des usages du sol (forêt de feuillus et forêt de conifères) en milieu fermé sur CWM (traits moins une modalité par trait). $F_1 = 49.92\%$, $F_2 = 26.12\%$. Part de variance expliquée : 12.31 % ($p < 0.001$). Anova usage sur les coordonnées de F_1 : non significative, sur les coordonnées de F_2 : significative. Anova des types de paysage proche sur les coordonnées de F_1 : significative (1F ou 2PF significativement différents de 3PC), sur les coordonnées de F_2 : non significative.

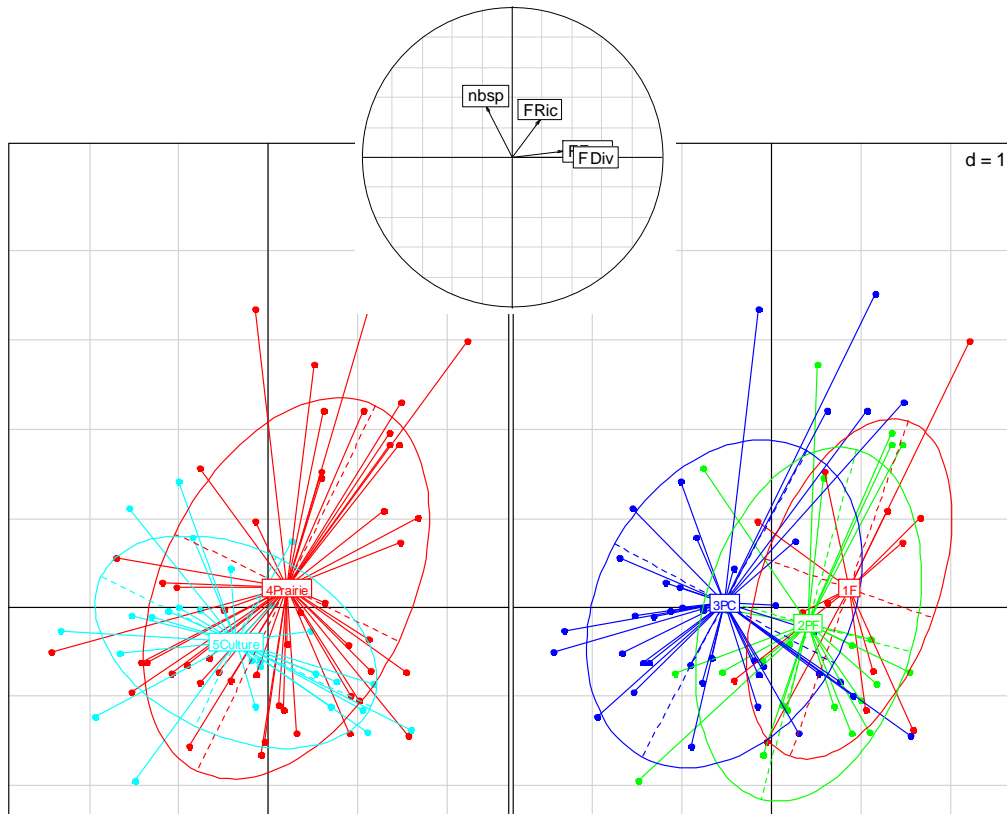


Figure 6: Analyse interclasses du paysage proche (1F : paysage forestier, 2FP : mosaïque de prairies et de bosquets, et 3PC : mosaïque de prairies et de cultures ou de cultures seules) et des usages du sol (Prairie, Culture) en milieu ouvert sur les indices de diversité. $F_1 = 56.65\%$, $F_2 = 29.20\%$. Part de variance expliquée : 15.48 % ($p < 0.003$). Anova usage sur les coordonnées de F_1 : significative, et sur celles de F_2 : significative. Anova des types de paysage proche sur les coordonnées de F_1 : significative (1F ou 2PF significativement différents de 3PC), et sur les coordonnées de F_2 : non significative.

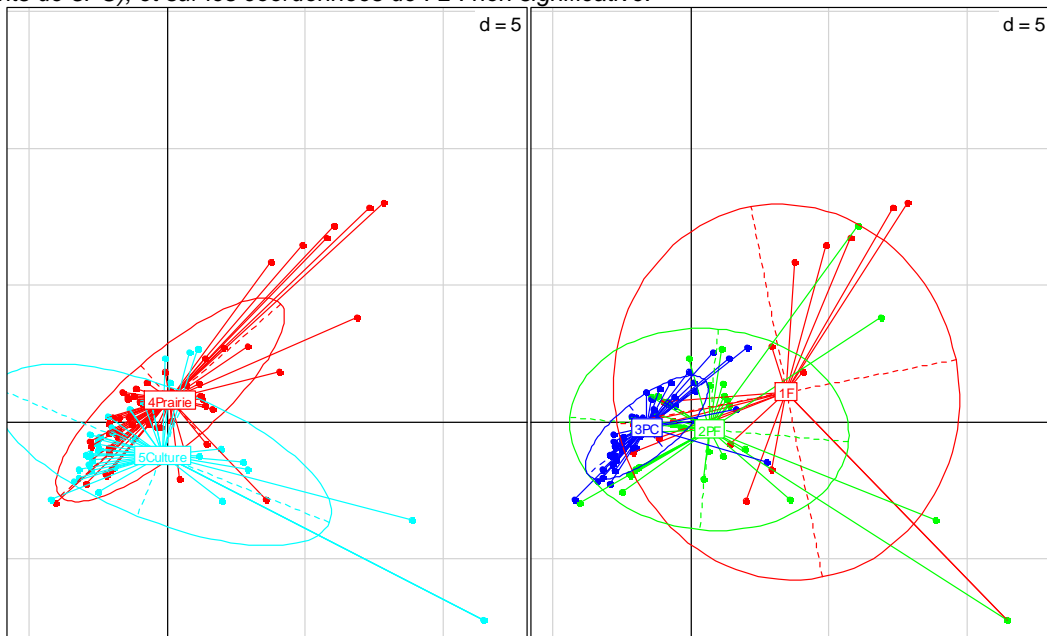


Figure 7: Analyse interclasses du paysage proche (1F : paysage forestier, 2FP : mosaïque de prairies et de bosquets, et 3PC : mosaïque de prairies et de cultures ou de cultures seules) et des usages du sol (Prairie, Culture) en milieu ouvert sur CWM (traits moins une modalité par trait). $F_1 = 52.15\%$, $F_2 = 29.17\%$. Part de variance expliquée : 18.76 % ($p < 0.001$). Anova usage sur les coordonnées de F_1 : non significative, et sur les coordonnées de F_2 : significative. Anova des types de paysage proche sur les coordonnées de F_1 : significative (1F, 2PF et 3PC sont tous significativement différents), et sur les coordonnées de F_2 : non significative.

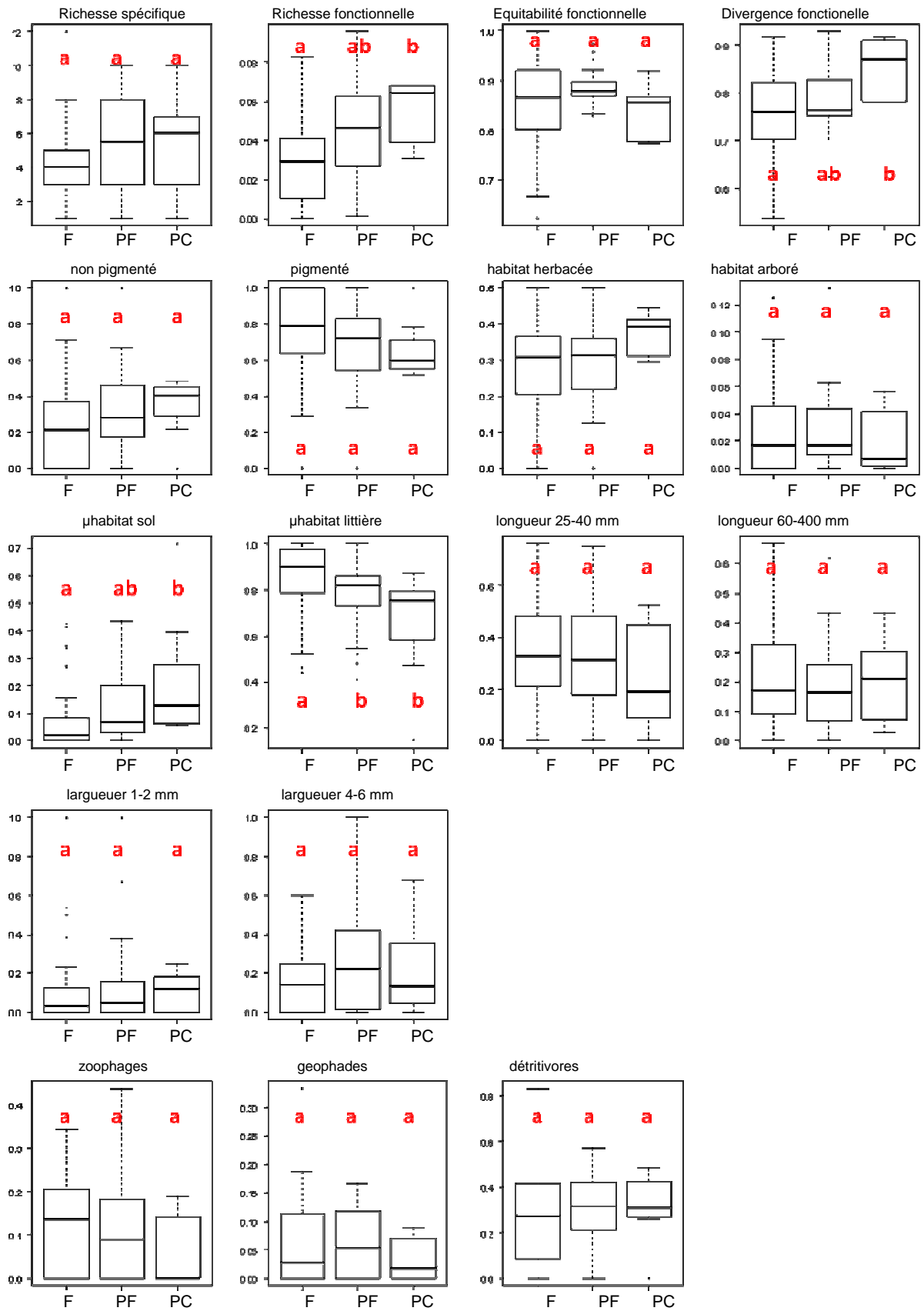


Figure 8 : Effets du paysage proche (1F : paysage forestier, 2PF : mosaïque de prairies et de bosquets, et 3PC : mosaïque de prairies et de cultures ou de cultures seules) sur la richesse spécifique, la diversité fonctionnelle et les traits individuels en milieu fermé.

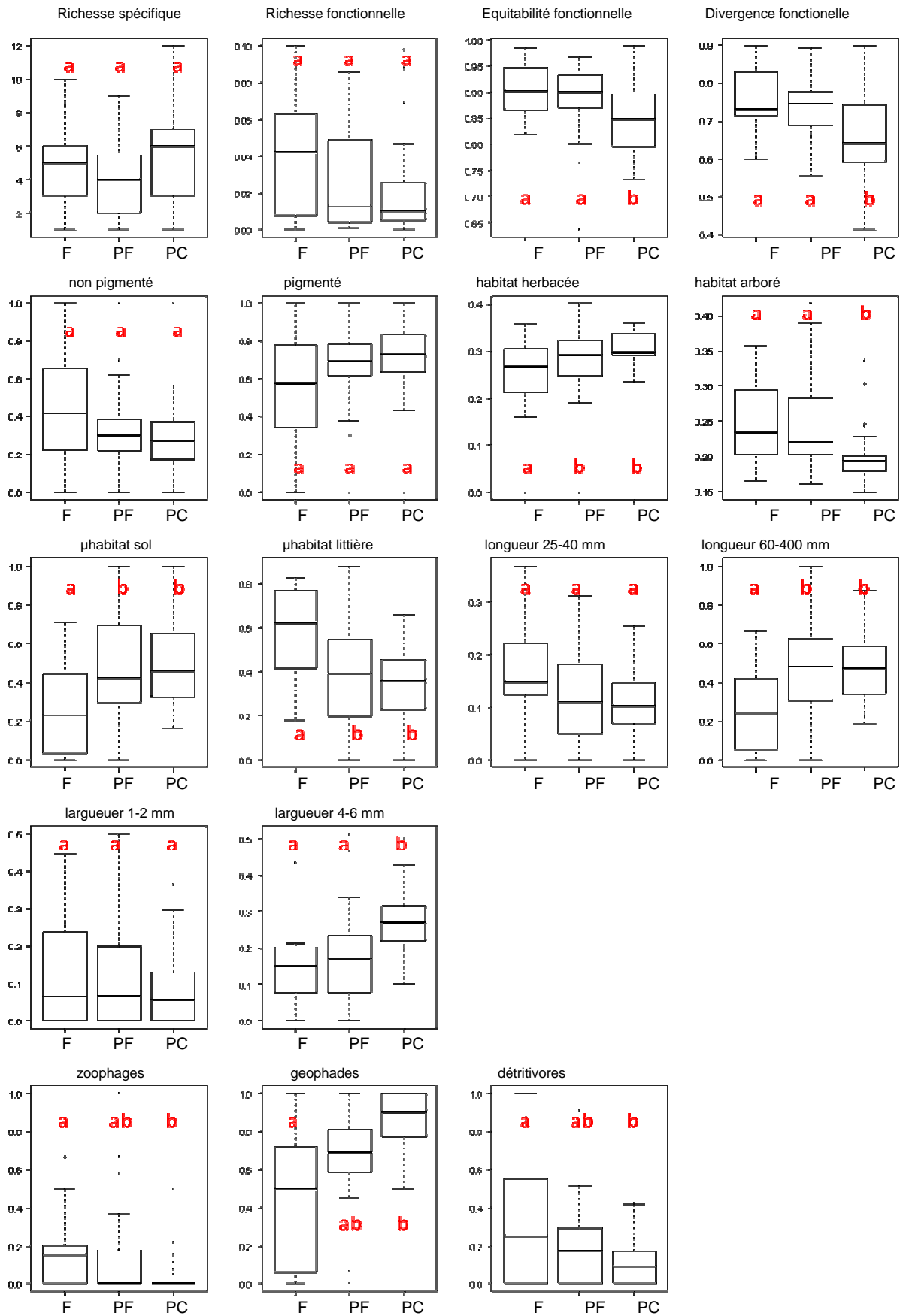


Figure 9 : Effets du paysage proche (1F : paysage forestier, 2PF : mosaïque de prairies et de bosquets, et 3PC : une mosaïque de prairies et de cultures ou de cultures seules) sur la richesse spécifique, la diversité fonctionnelle et les traits individuels en milieu ouvert.

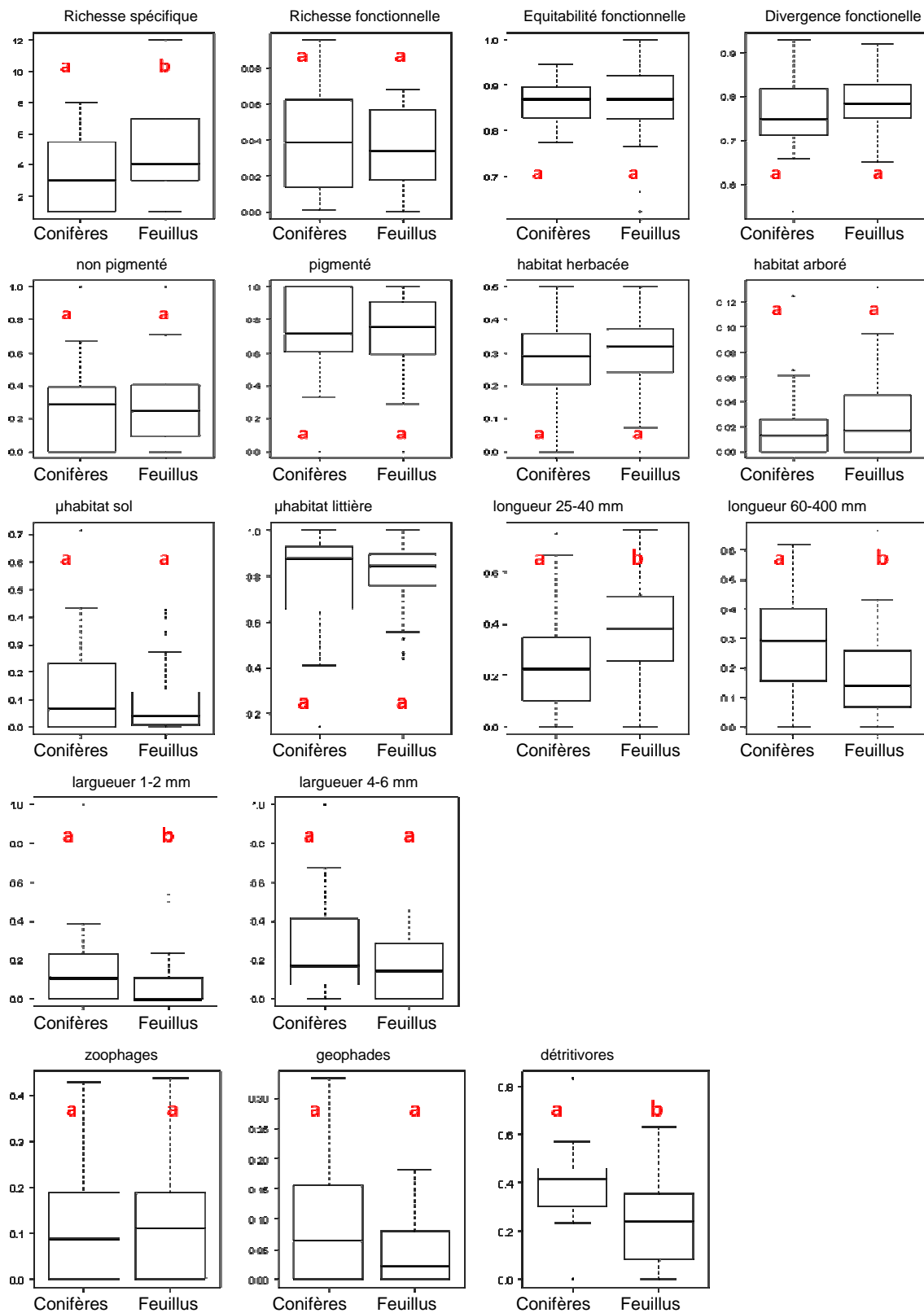


Figure 10 : Effets des usages du sol du milieu fermé (forêt de Feuillus et forêt de Conifères) sur la richesse spécifique, la diversité fonctionnelle et les traits individuels.

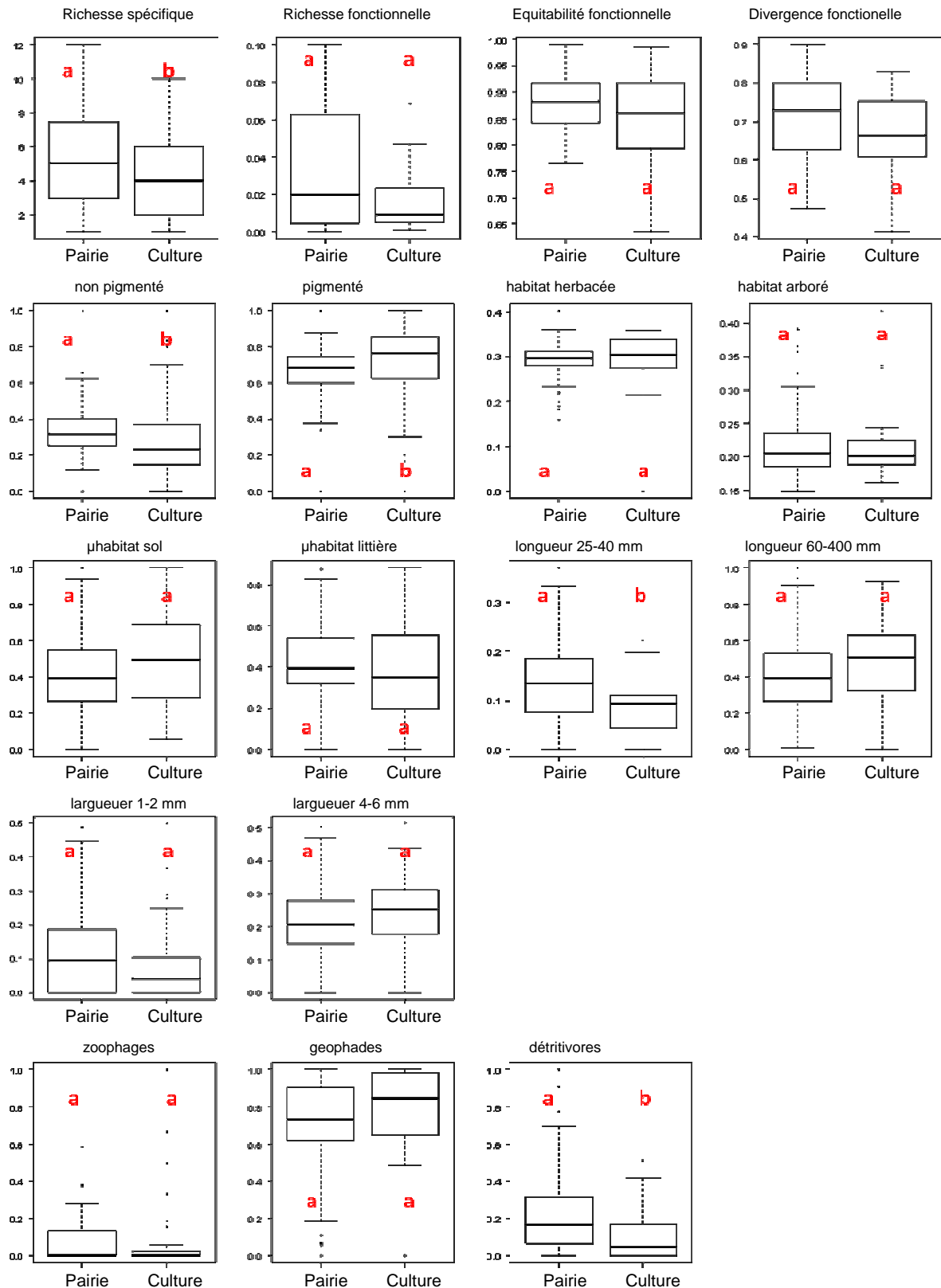


Figure 11 : Effets des usages du sol du milieu ouvert (Prairie et Culture) sur la richesse spécifique, la diversité fonctionnelle et les traits individuels.

D. Discussion

Filtrage de la diversité fonctionnelle des communautés de faune du sol

Quelque soit le milieu (ouvert ou fermé), la diversité fonctionnelle de la macrofaune du sol est contrôlée à hauteur de 15% par les deux filtres environnementaux (habitat et paysage proche). En milieu ouvert, la communauté des traits est contrôlée à hauteur de 18% par ces deux filtres alors qu'elle ne l'est que pour 12% en milieu fermé. Quelque soit le milieu, un premier filtrage se fait par le paysage proche suivi d'un second filtrage par l'habitat. Le paysage proche filtrant la communauté des traits et la diversité fonctionnelle, tandis que l'intensification de l'usage du sol entraîne une perte d'espèces dans ce pool de diversité fonctionnelle. On a donc un filtrage hiérarchique de la communauté des traits localement présente qui se traduit (i) par une augmentation de la diversité fonctionnelle des assemblages locaux d'espèces de faune du sol lorsque le contraste du paysage proche augmente et (ii) une perte de redondance fonctionnelle lorsque l'usage du sol s'intensifie. Ceci confirme donc empiriquement la théorie selon laquelle les facteurs environnementaux agissent comme des filtres emboîtés sur les traits. L'effet du contraste du paysage filtrerait localement les espèces au sein de la communauté par une différenciation de niche, les individus avec des traits dissimilaires coexistant (Carroll et al., 2011) tandis que l'usage local du sol serait un filtre d'habitat, les individus avec des traits similaires coexistant (Keddy, 1992).

Réponse de la diversité fonctionnelle

Quelque soit le milieu (ouvert ou fermé), la diversité fonctionnelle de la macrofaune du sol est similaire entre les usages du sol respectif de ces milieux (forêt de feuillus vs. de conifères, prairie vs. culture). Le nombre d'espèce est moins grand, respectivement en culture et en forêt de conifères comparativement aux prairies ou aux forêts de feuillus. On peut donc supposer que malgré une perte d'espèces localement lorsque l'usage du sol s'intensifie (culture vs prairie. ou forêt de conifères vs. forêt de feuillus), il existe une redondance fonctionnelle suffisante au sein des communautés de faune du sol pour que cela n'affecte pas la diversité des fonctions que remplissent ces communautés. Cependant cette perte de redondance fragilise forcément ces communautés et la fonctionnalité de ces milieux.

En milieu ouvert, l'effet du paysage proche ne modifie pas localement le nombre des espèces mais modifie la diversité fonctionnelle en augmentant la divergence et l'équitabilité fonctionnelles lorsque le paysage proche se boise. Cette augmentation de la divergence en milieu ouvert indique que, à nombre d'espèces et à volume fonctionnel similaires, il y a un moindre recouvrement de niche des espèces présentes dans la communauté. Ceci s'accompagnant d'une augmentation de l'équitabilité fonctionnelle, cela signifie qu'il y a une diminution de la dominance par quelques espèces dans la communauté. On peut supposer qu'il y a une diminution dans l'abondance des espèces portant les traits dominants de la communauté lorsque le paysage proche se boise, entraînant un moindre recouvrement de niche et donc une meilleure utilisation des ressources, et ceci sans ajout d'espèces ou de traits.

De même, en milieu fermé, l'effet du paysage proche ne modifie pas localement le nombre des espèces mais modifie la diversité fonctionnelle en augmentant la richesse et la divergence fonctionnelles lorsque le paysage proche s'ouvre, c.à.d. lorsque le milieu fermé s'isole au sein d'une mosaïque agricole. L'augmentation de la richesse fonctionnelle indique que le volume fonctionnel de la communauté augmente avec l'isolement de l'habitat fermé, laissant supposer un ajout de traits dans ces milieux, sans doute par l'addition d'espèces venant du paysage environnant et la perte d'espèces spécialistes d'habitat fermé. En effet, puisque le nombre d'espèces n'est pas influencé par le paysage proche, il doit y avoir un remplacement d'espèces. L'augmentation parallèle de la divergence fonctionnelle montre que l'augmentation du volume fonctionnel s'accompagne d'un recouvrement moindre des niches et conséquemment d'une meilleure utilisation des ressources, sans doute par la diminution de la compétition avec les espèces plus spécifiquement forestières.

Réponse de la communauté des traits fonctionnels

En milieu ouvert, la proportion d'individu pigmenté augmente et celle des détritivores et des individus de longueur moyenne diminue entre les communautés prairiales et les communautés de culture. La diversité fonctionnelle est similaire mais avec une perte locale d'espèces dans les cultures. Cependant cette perte d'espèces ne s'accompagne pas de modifications au niveau de la diversité fonctionnelle des communautés malgré quelques changements pour certains traits.

En milieu fermé, il en est de même, la diversité fonctionnelle ne change pas entre les communautés de forêt de feuillus ou celles de conifères malgré une perte locale d'espèces lorsque l'on passe de

forêt de feuillus à forêt de conifères. Ces modifications s'accompagnent d'une diminution de la proportion d'individus de taille moyenne et d'un gain d'individus détritivores de grande taille.

En milieu ouvert, lorsque le paysage proche se boise, le recouvrement moindre des niches, la meilleure utilisation des ressources et la meilleure répartition des espèces au sein du volume fonctionnel s'expliquent par une augmentation de la proportion d'individus (i) spécialistes d'habitat arboré et de la litière, (ii) zoophages et détritivores, et par la diminution de la proportion d'individus (iii) d'habitat herbacé, vivants dans le sol, de grande taille et géophages. On peut donc supposer qu'une fermeture du paysage proche autour d'un milieu ouvert entraîne un compromis local entre les proportions d'espèces endogées agricoles et épigées forestières. Les espèces agricoles deviennent moins dominantes dans la communauté tandis que les espèces forestières s'installent. Ces espèces ne vivant pas dans les mêmes strates du sol, ceci s'accompagne donc d'une diminution de la compétition pour les ressources car le recouvrement des niches est plus faible.

En milieu fermé, lorsque que le paysage proche s'ouvre, l'augmentation de la richesse et de la divergence fonctionnelles, donc l'ajout de traits fonctionnels, le recouvrement moindre des niches et la meilleure utilisation des ressources s'expliquent par un gain d'espèces vivants dans le sol et par la diminution d'espèces vivant dans la litière. On peut donc supposer qu'en milieu fermé lorsque l'habitat s'isole, il y a un remplacement d'espèces endogées par des espèces épigées, qui s'accompagne, ici aussi, d'une diminution de la compétition pour les ressources car le recouvrement des niches est plus faible.

E. Conclusion

Il est notable de constater que, pour un milieu donné (fermé ou ouvert), l'habitat local et le paysage proche ne filtrent pas les mêmes traits, excepté pour le seul cas des détritivores qui diminuent en culture par rapport aux prairies et aussi lorsque le paysage proche s'ouvre. Ainsi le filtrage des traits en plus d'être hiérarchique (le type de paysage proche filtre des individus avec des traits dissimilaires puis le type d'habitat filtre, au sein de ce pool, des individus aux traits similaires) est aussi différent pour chaque filtre selon le type d'habitat local. En milieu fermé, l'ouverture du paysage proche filtre les traits écologiques liés au micro-habitat tandis que le type d'habitat local (i.e. feuillus ou résineux) filtre les traits morphologiques liés à la taille (longueur et largeur). En milieu ouvert, la fermeture du paysage proche filtre les traits écologiques de l'habitat, du micro-habitat et du régime trophique ainsi que certains traits morphologiques liés à la taille, tandis que le type d'habitat local (i.e. prairie ou culture) filtre les traits morphologiques liés à la pigmentation et à la longueur. Ainsi **le type d'habitat local et la structure du paysage proche influencent les assemblages de faune du sol de manière complémentaire. Ce filtrage est propre au type d'habitat avec un filtrage des traits écologiques par l'augmentation du contraste du paysage proche et un filtrage principalement des traits morphologiques par l'intensification locale de l'usage du sol.** Il est notable aussi de constater que dans le cas des milieux ouverts, la fermeture du paysage proche influence la composition du régime trophique de la communauté locale, laissant supposer une meilleure dégradation de la matière organique lorsque le paysage proche se boise et un meilleur enfouissement de cette matière organique lorsque le paysage proche s'ouvre. L'inverse ne s'observe pas dans le cas des milieux fermés lorsque le paysage s'ouvre.

L'hétérogénéité du paysage est connue pour avoir un effet direct sur le maintien de la richesse spécifique (Holt et al., 1999 ; Weibull et al., 2000 ; Dauber et al., 2005). L'augmentation de la diversité des habitats dans le paysage proche, augmente les chances de rencontrer à une station d'échantillonnage particulière des espèces associées à ces différents types d'habitat. L'augmentation de la diversité fonctionnelle dans un milieu donné (fermé ou ouvert) lorsque le contraste du paysage augmente (paysage qui s'ouvre autour d'un milieu fermé ou paysage qui se ferme autour d'un milieu ouvert), à même nombre d'espèces, indique un effet d'hétérogénéité du paysage favorable aux espèces généralistes. La diversité paysagère, synonyme de diversité des ressources, est essentielle dans le maintien des espèces généralistes (Jonsen et Fahrig 1997 ; Schmidt et al., 2005). Ainsi, lorsque le paysage proche est peu contrasté par rapport au type d'habitat local, on peut s'attendre à avoir localement moins d'espèces généralistes. On peut donc penser que **le remplacement local des espèces dans un habitat, lorsque le paysage proche se contraste, est le fait d'espèces généralistes venant remplacer localement les espèces spécialistes qui ne sont plus capables de s'y maintenir.**

En terme de gestion et d'aménagement, comme quel que soit le milieu (ouvert ou fermé) la diversité fonctionnelle de la faune du sol augmente lorsque le paysage proche se contraste (respectivement se ferme ou s'ouvre) et comme une intensification de l'usage du sol (ouvert ou fermé) entraîne une perte de redondance fonctionnelle au sein des communautés de faune du sol (ce qui les fragilise), **il semble souhaitable, pour améliorer la stabilité fonctionnelle des communautés de faune du sol, de désintensifier l'usage du sol local et d'augmenter le contraste du paysage proche**. L'échelle d'analyse de la mosaïque paysagère étant, dans notre cas d'étude, de l'ordre de 1 ha, cela revient à promouvoir le maintien ou à mettre en place de petites mosaïques d'habitats diversifiés. Cela permettrait sans doute également de favoriser une communauté du sol apte à gérer les aléas environnementaux (notamment on peut penser aux aléas climatiques) car favorisant la redondance fonctionnelle au sein des communautés.

Par ailleurs, la fermeture du paysage autour d'un milieu ouvert en changeant la distribution des régimes trophiques au sein de la communauté de faune du sol, pourrait favoriser la dégradation de la matière organique (plus grande proportion de détritivore) tandis que dans un openfield la matière organique serait mieux enfouie (plus grande proportion de géophage). Dans le cas des milieux ouverts, le maintien ou la mise en place de petites mosaïques d'habitats boisés à proximité pourrait ainsi permettre d'optimiser le cycle de la dégradation de la matière organique tandis que le maintien d'openfields optimiserait la structuration des sols, ceci, bien sûr, à niveau d'abondance similaire. Ce qui signifie qu'en termes d'aménagement du paysage, il faut aussi réfléchir les conséquences d'aménagements du paysage en termes d'optimisation des services écosystémiques. Par exemple ici, en raisonnant à niveau d'abondance similaire, entre la provision d'un service de support (le cycle de la matière organique favorisant la production de biomasse) et la provision d'un service de régulation (la structuration des sols favorisant un meilleur cycle de l'eau), l'un serait avantagé en milieu ouvert par l'hétérogénéité de la mosaïque du paysage proche au détriment de l'autre, et vis et versa en cas d'homogénéisation du paysage proche.

2 QUESTION 2 – TRAITS DE REPONSE & TRAITS D'EFFET

2.1 Traits de réponse – approche expérimentale

2.1.1 Expérience d'exclo-in situ : «Évaluation expérimentale des préférences des collemboles pour le sol et le microclimat dans les communautés de forêt et de prairie »

La compréhension des facteurs déterminant la préférence d'une espèce pour un habitat donné permet de prévoir la répartition des espèces ainsi que la composition des communautés locales. Dans les habitats, les facteurs biotiques et abiotiques interagissent pour créer les conditions environnementales qui permettent ou empêchent la persistance et la reproduction des espèces (Bull et al., 2007). Pour les espèces de collemboles vivant dans le sol et les couches de litière, l'habitat est au moins double. Premièrement, la *nature du sol* et de la forme d'humus sont très influents car ils déterminent : (1) la disponibilité et la qualité des ressources telles que la matière organique, qui à son tour détermine la composition et l'activité des communautés microbiennes, l'une des principales sources de nourriture des collemboles (Ponge, 1991 ; Murray et al, 2009 ; Sabais et al, 2011), (2) plusieurs propriétés physico-chimiques du sol, tels que le pH du sol, l'humidité, la structure, la teneur en carbone, qui sont tous des paramètres critiques pour la survie des collemboles (Ponge, 1993 ; Berg et al, 1998 ; Loranger et al., 2001). Deuxièmement, le *type de végétation* est aussi influent car il agit sur : (1) la qualité et la quantité des apports en matière organique et (2) le microclimat local au-dessus du sol en interagissant avec le sol et l'humus afin de déterminer les conditions climatiques (température, humidité) dans et au niveau du sol (Chen et al., 2008 ; Ponge, 2013). Ainsi le couvert forestier en empêchant le rayonnement solaire d'atteindre la surface du sol, génère des températures au niveau du sol de forêt qui sont inférieures à celles que l'on trouve au niveau du sol des prairies (Scott et al., 2006).

Les communautés de collemboles sont dépendantes du type de couvert végétal ouvert ou fermé (Ponge et al, 2003 ; Vanbergen et al, 2007.). Les forêts (exemple de milieu fermé) bénéficient d'apports de litière, ce qui crée des couches organiques épaisses, avec un micro-habitat particulier qu'est la litière. La forte teneur en carbone du sol induit une forte humidité du sol et représente un substrat pour la microflore, ce qui crée des conditions favorables à la diversité et à l'abondance globale des collemboles (Hopkin, 1997). En revanche, les habitats ouverts (par exemple une prairie) se caractérisent par l'exportation, à travers le fauchage, le pâturage, des apports en matière organique, et la décomposition y est plus active, ce qui induit une teneur en matière organique inférieure et des couches de litière réduites ou le plus souvent absentes (Compton et Boone, 2000). En outre, l'absence de couvert arboré induit des températures plus élevées, une plus faible humidité du sol et surtout des aléas climatiques plus importants que dans les forêts (Batlle-Aguilar et al., 2011). Ainsi, dans les communautés de collemboles, les espèces spécialistes d'un habitat donné vont être soit intolérantes aux changements climatiques, à la qualité et/ou à la disponibilité des ressources ou la physico-chimique du sol. En revanche, les espèces généralistes doivent être tolérantes à la fois à la nature du sol et au type de microclimat.

A. Objectifs, questions et hypothèses

Le protocole expérimental mis en place permet de répondre à plusieurs questions : (1) Est-ce que les espèces forestières ou prairiales exclues (ou moins abondantes dans) des prairies ou des forêts, respectivement, le sont parce qu'elles ne tolèrent pas les différences de température et d'humidité du sol connexes (microclimat), ou parce qu'elles n'ont pas trouvé les ressources trophiques et les conditions physico-chimiques appropriées (nature du sol) ? (2) Est-ce que les espèces généralistes sont généralistes pour le sol et le microclimat ? Les hypothèses sont que (1) les espèces forestières ne sont pas présentes (ou sont moins abondantes) dans les prairies en raison d'un besoin écophysiological pour un microclimat forestier (c.à.d. besoin de plus d'humidité et de températures basses et tamponnées) alors que (2) les espèces de prairie ne sont pas présentes (ou sont moins abondantes) dans les forêts parce qu'elles n'y trouvent pas les ressources trophiques appropriées.

B. Matériels et Méthodes

Site d'étude

L'expérience a été mise en place dans une forêt et une prairie adjacente dans le Parc Naturel Régional du Morvan (Bourgogne). Le climat de la région est submontagnard atlantique avec influence continentale (les précipitations annuelles moyennes sont de 1000 mm et la température moyenne est de 9°C). Le substrat géologique est granitique et les sols sont modérément à fortement acides (pH ≤ 5). Le couvert forestier est composé de feuillus (*Fagus sylvatica* et *Quercus petraea*) en place depuis plus d'un siècle selon la structure du peuplement. Le sol forestier est un Acrisol⁴ et la forme humus est un dysmoder sensu Brêthes et al. (1995). La prairie, située en contact immédiat, est habituellement fauchée chaque année au printemps, puis pâturée par des bovins à l'automne, cependant la fauche a été abandonnée ces dernières années en raison de la mauvaise production de fourrage suite à plusieurs années de sécheresse consécutives. Le sol de prairie est un Cambisol⁵ et la forme d'humus est un eumull. La transition entre la forêt et la prairie est abrupte et matérialisée par une haie.

Les collemboles

Longtemps considérés comme des insectes aptérygotes, les collemboles ont plus récemment été regroupés dans leur propre classe, distincte des insectes (Hopkin, 1997). Ce sont des microarthropodes de petite taille (entre 0.2 et 6 mm) dont 8000 espèces sont actuellement décrites (André et al., 2002). La classe des collemboles est subdivisée en quatre sous-classes : les Néélipléones, les Symphypléones, les Poduromorphes et les Entomobryomorphes, en fonction de la forme de leur corps et du développement plus ou moins important de certains segments thoraciques et abdominaux. Ils sont tous plus ou moins liés aux sols, mais peuvent coloniser, au moins temporairement la végétation basse, les troncs d'arbres et les rochers. Ils sont présents en abondance dans les horizons organiques (litière) et organo-minéraux de la plupart des sols. La majorité des espèces sont microphages ou détritivores (Hopkin, 1997).

D'après les études abordant les différentes contraintes environnementales qui contrôlent la survie et la reproduction des espèces de collemboles, certaines propriétés du sol ont été soulignées comme particulièrement décisives : le pH du sol, le taux d'humidité du sol, la forme d'humus, le taux de carbone organique du sol et le type de végétation (Berg et al., 1998 ; Deleporte et Tillier, 1999 ; Loranger et al., 2001 ; Ponge et al., 2003 ; Scheu et al., 2003 ; Taylor et al., 2004 ; Lindberg et Bengtsson, 2005). Les différentes espèces de collemboles peuvent être classées selon leur degré de spécialisation, allant des généralistes capables de persister dans des conditions environnementales variées aux spécialistes qui ont besoin de conditions bien spécifiques en passant par les préférentielles qui sont capables de persister dans des conditions variables mais restent plus abondantes dans certaines conditions (Ponge, 1980).

Protocole expérimental

L'expérience mise en place combine le transfert de blocs de sol (isolés de l'habitat environnant dans des mésocosmes) entre un habitat ouvert (prairie) et un habitat fermé (forêt), couplé à un échange de communautés de collemboles de forêt et de prairie. Le plan expérimental complet est présenté dans la Figure 12. Les 8 traitements sont basés sur l'identification des différentes composantes de la préférence d'habitat des collemboles. Les traitements ont 5 réplicats chacun. Ils correspondent à toutes les combinaisons possibles des trois facteurs suivants : l'origine communautaire, **COM** (forêt vs prairie), l'origine des sols, **S** (forêt vs prairie) et le type de microclimat, **CLIM** (forêt vs prairie). Le codage des traitements reprend dans l'ordre les modalités de ces 3 types de traitement. La mise en place de l'expérience a eu lieu entre Mars et mi-Juin 2011 et l'expérience a pris fin au début Novembre 2011. Elle a donc duré quatre mois et demi.

⁴ Selon la nomenclature de la classification internationale WRB-FAO

⁵ Selon la nomenclature de la classification internationale WRB-FAO

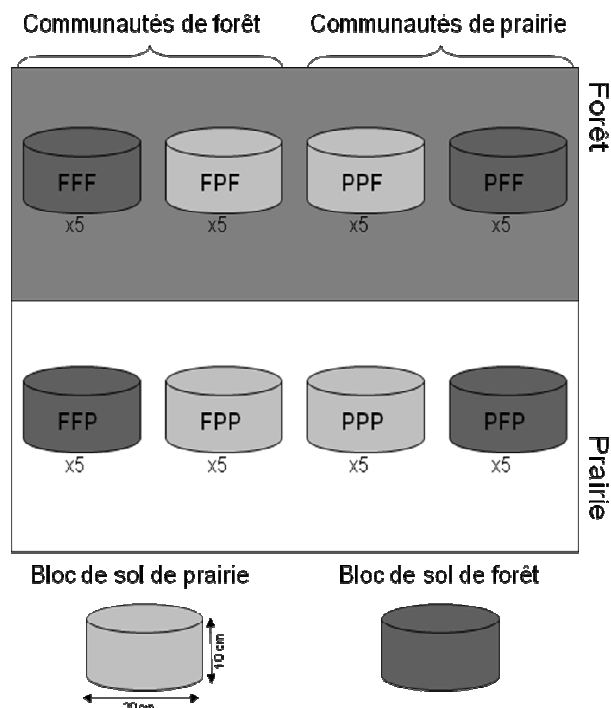


Figure 12 : Schéma du plan d'expérience. Les blocs sont schématisés par des cylindres (gris foncé pour les blocs récepteurs forestiers et gris clair pour les blocs récepteurs de prairie). Les trois lettres inscrites sur les blocs résument les traitements. La première lettre désigne l'origine de la communauté (blocs sources) : «F» pour source forestière, «P» pour source prairiale, la deuxième lettre désigne l'origine du bloc récepteur, «F» pour origine forestière, «P» pour origine prairiale et la troisième lettre désigne la nature de l'habitat dans lequel le bloc est transplanté, «F» pour habitat forestier, «P» pour habitat prairial

Prélèvement des sols

Soixante blocs (trente blocs de forêt et trente blocs de prairie) de sol cylindriques (20 cm de diamètre et 10 cm de profondeur) ont été prélevés sur le terrain entre le 22 mars et le 7 avril 2011 (pour une vue d'ensemble du nombre de blocs de sol par traitement/témoins expérimentaux, voir Tableau 10). Au vu de la structure très différente du sol forestier et prairial, deux techniques ont été employées pour les prélèvements. Les blocs de prairie ont été prélevés directement à la pelle et retaillés aux dimensions souhaitées, tandis que les blocs de forêt ont été prélevés à l'emporte-pièce à l'aide d'un cylindre en PVC dont les bords avaient préalablement été biseautés.

Tableau 10 : Nombre de blocs de sol (20 cm de diamètre x 10 cm de profondeur) prélevés dans l'ensemble de l'expérience (traitements expérimentaux et témoins de manipulation).

	Type de Traitement / Témoin	Nombre de blocs de sol
Traitements expérimentaux	Traitements "sol"	10
	Traitements "microclimat"	10
	Traitements "sol+microclimat"	10
	Témoins expérimentaux	10
	<i>Total des blocs compris dans les traitements "sol", "microclimat"</i>	40
Témoins de manipulation	Témoins de défaunation	6
	Témoins de réinoculation	8
	Témoins d'exclos	6
	<i>Total des blocs compris dans les témoins de manipulation</i>	20
	<i>Total des blocs de sol prélevés</i>	60

Défaunation

Ces blocs de sols ont été transportés au laboratoire et la faune en a été éliminée par congélation. Pour ce faire, les blocs ont été trempés dans de l'azote liquide pendant 45 minutes. Afin d'éliminer certaines formes de résistance, cette opération a été répétée deux fois à une semaine d'intervalle. Entre les deux congélations, les blocs de sol ont été stockés dans une chambre à 15 °C.

Afin de tester l'efficacité de la défaunation, un témoin de défaunation a été réalisé en prenant des blocs de sol (3 blocs forestiers et 3 blocs de pâturage) qui ont été immédiatement placés dans un extracteur de type Berlese pendant 12 jours juste après avoir été défaunés.

Réinoculation

Entre la procédure de défaunation et la procédure de réinoculation, une solution de sol a été préparée (10 g de sol L⁻¹) afin de réintroduire la communauté microbienne initiale forcément perturbée par la congélation répétée des blocs de sol (Larsen et al., 2002). Chaque bloc de sol a été arrosé avec 100 mL de cette solution filtrée à 20 µm (les blocs de sol de pâturage ou de forêt sont respectivement arrosés avec de la solution de sol de pâturage ou de forêt). Une fois la faune éliminée des blocs de sol récepteurs, d'autres blocs de sol de mêmes dimensions ont été prélevés sur le terrain pour réinoculer la faune (les 3 et 4 mai 2011). Le sol source a été placé dans un extracteur de type Berlese et la faune extraite a été directement récupérée dans les blocs de sol récepteurs placés immédiatement sous les extracteurs (extraction à sec). Cette technique nous a permis de transférer une communauté forestière dans un sol de prairie et inversement et donc de croiser tous les facteurs qui nous intéressent (Figure 12). Exactement le même volume de sol source (20 cm de diamètre et 10 cm de profondeur) a été utilisé pour refauner les blocs de sols récepteurs. Etant donné le grand volume de sol concerné, quatre semaines d'extraction à sec ont été nécessaires pour refauner l'ensemble des blocs. Chaque semaine, les blocs de sol récepteurs étaient arrosés avec 100 mL d'eau distillée. Puis un quart de l'échantillon source était placé dans l'extracteur et le quart précédent était retiré. Les sols en attente d'extraction ont été stockés dans une chambre à 15 C.

Afin de tester l'efficacité de la réinoculation, un témoin de réinoculation a été réalisé. Ces blocs de sol (4 blocs forestiers et 4 blocs de prairie) ont été refaunés avec une communauté provenant de leur propre habitat, avant d'être immédiatement placés dans l'extracteur de type Berlese pendant 12 jours afin de récupérer la faune qui avait pu refauner ces blocs. Ces témoins nous ont permis d'évaluer la réussite de notre extraction à sec. Au moment du prélèvement de sol pour la réinoculation, du sol du terrain environnant a également été prélevé afin d'évaluer la composition de la communauté en situation non-perturbée. Ces témoins sont désignés sous le nom de témoins de terrain t0.

Mise en exclos

Afin d'éviter toute influence des communautés extérieures aux blocs de sol expérimentaux, ceux-ci ont été enfermés dans des exclos constitués d'un cylindre en PVC et de toile à mailles de 20 µm sur le dessous et à mailles de 350 µm sur le dessus, fixées à l'aide de serre-joint et étanchéifiées avec du silicone (Figure 13).

Afin de tester l'étanchéité des exclos, un témoin exclos a été mis en place avec des blocs de sol défaunés mis en exclos et transplantés sur le terrain.

Mise en place de l'expérience

Les blocs ainsi refaunés et emballés ont finalement été replacés sur le terrain entre le 14 et le 16 juin 2011. Chaque bloc a été replanté afin que la surface du bloc soit ajustée à la surface du terrain environnant (Figure 14). Les étapes de cette expérience sont résumées sur la Figure 15.

Démontage de l'expérience et traitement des échantillons

Les blocs de sol sont ensuite restés quatre mois et demi sur le terrain (du 16 juin au 4 novembre 2011) puis les blocs ont été prélevés. Pour chaque bloc, le centre a été prélevé pour l'extraction de la faune. Une autre partie du bloc a été prélevée pour des mesures d'humidité et une dernière partie a été prélevée pour des analyses pédologiques (pH et CHN).

Un témoin final a été fait à cette étape en prélevant cinq carottes de sol afin d'avoir une mesure de la communauté présente à cette période de l'année en situation non-perturbée. Ces témoins sont désignés sous le nom de témoins de terrain tfin.

Les échantillons de faune ont été ramenés au laboratoire dans les trois jours et placés dans un extracteur de type Berlese (méthode de l'entonnoir sec) pendant 12 jours. Les animaux ont été collectés et stockés dans l'alcool éthylique à 70% jusqu'à l'identification. Les collembolés ont été montés entre lame et lamelle dans le chloral lactophenol et identifiés au niveau spécifique sous un microscope optique (grossissement 400x), en utilisant les clés de Hopkin (2007), Potapow (2001), Thibaud et al. (2004) et Bretfeld (1999). Nous avons regroupé les deux espèces *Folsomia quadrioculata* et *F. manolachei*, en raison du très grand nombre d'individus appartenant à ce groupe d'espèces très proches et d'écologie similaire (Ponge, 1993).



Figure 13 : Illustration d'un bloc de sol mis en exclos et prêt à être transplanté.



Figure 14 : Dispositif expérimental in situ. La photo de gauche illustre la disposition des mésocosmes en forêt et la photo de droite la disposition des mésocosmes en prairie.

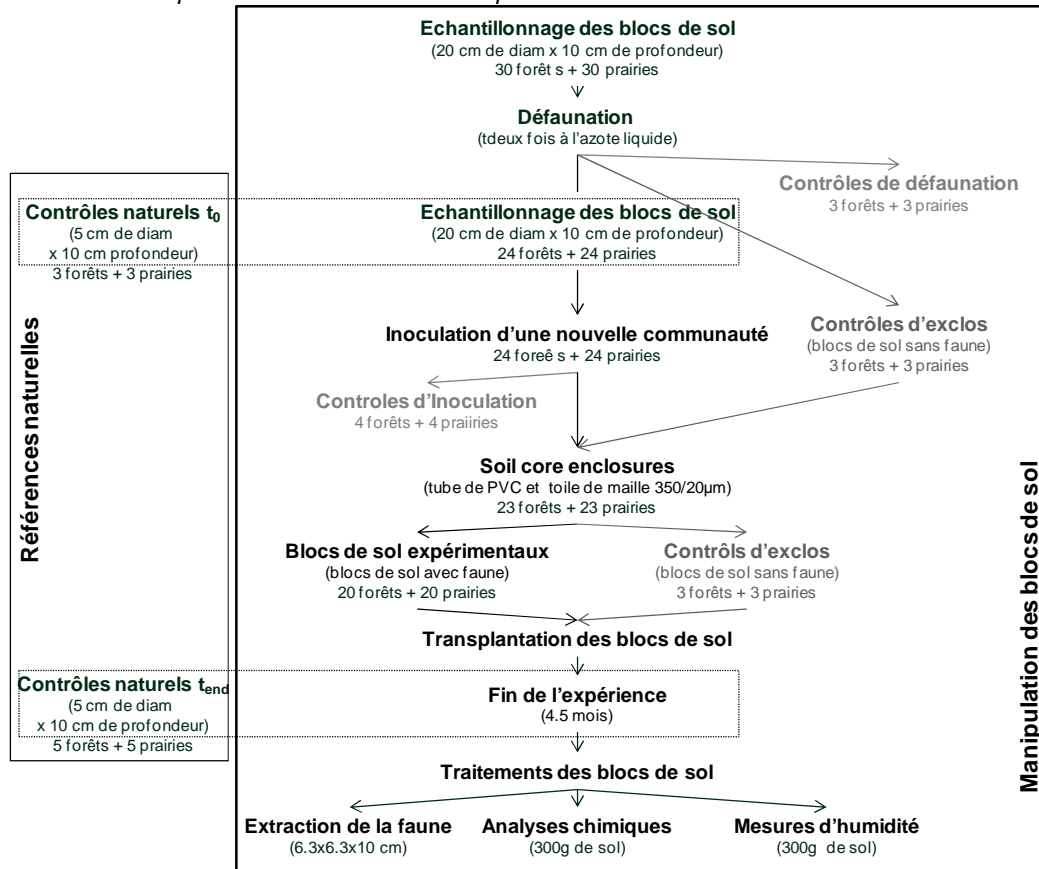


Figure 15 : Détail des étapes expérimentales

Analyse des données

Témoins expérimentaux

La détection d'effets possibles de la manipulation des sols, de l'inoculation, et de la mise en exclos sur la richesse et l'abondance totale est faite par le biais de modèles linéaires testant l'effet du type de témoin (témoins naturels t0 et tfin, témoins d'inoculation, témoins de mise en exclos et témoins expérimentaux), l'effet de la nature du sol (forêt vs prairie) et l'interaction entre ces facteurs. Les volumes de sol prélevés pour les témoins naturels (t0 et tfin) et les témoins expérimentaux sont différents, c'est pourquoi l'abondance totale est transformée en densité surfacique (nombre d'individus par m²). Enfin, pour satisfaire les conditions d'analyse du modèle linéaire, la densité de surface a été transformée en logarithme.

Effet des traitements sur les propriétés physicochimiques du sol

L'analyse des effets des traitements sur les propriétés physicochimiques des sols (carbone total, teneur en azote, pH du sol et humidité) est faite à l'aide de modèles linéaires généralisés (fonction de lien Gamma) afin de tester l'effet de la nature du sol (forêt vs prairie) et du microclimat (forêt vs prairie) sur les propriétés du sol. Les données pour le carbone total, la teneur en azote et l'humidité du sol ont été transformées en logarithme.

Effet des traitements sur la diversité et l'abondance des collemboles

L'analyse des effets des traitements sur la diversité et l'abondance des collemboles teste l'effet des trois facteurs expérimentaux (origine de la communauté, nature du sol, nature du microclimat) et l'interaction entre ces facteurs sur la richesse spécifique, l'indice de diversité spécifique de Shannon et l'abondance totale en utilisant des modèles linéaires. Les données d'abondance ont été transformées en logarithme. Les modèles ont été testés après une procédure de sélection automatique du meilleur modèle basée sur le critère AIC. Les combinaisons de traitements expérimentaux ont été comparées en utilisant des moindres carrés moyens et les comparaisons multiples de moyennes associées (tests de Tukey).

Effets des traitements sur la structure de la communauté et l'abondance des espèces de collemboles

L'analyse de l'effet des traitements sur la structure de la communauté est faite par une analyse multivariée interclasses (Baty et al., 2006) en utilisant une combinaison des trois facteurs expérimentaux (origine de la communauté COM, nature du sol S et nature du microclimat CLIM) comme variable synthétique explicative. L'importance du facteur composite COM/S/CLIM a été testée en utilisant un test de permutation de Monte-Carlo (999 permutations).

Les effets des traitements (COM, S, CLIM et toutes les interactions possibles) sur l'abondance de chaque espèce commune (espèces présentes dans au moins 10% des échantillons) ont été analysés en utilisant des modèles linéaires généralisés (fonction de lien Poisson) après une procédure de sélection automatique du modèle basée sur le critère AIC. Les combinaisons des traitements expérimentaux ont été comparées en utilisant la moyenne des moindres carrés et les comparaisons multiples de moyennes associées (test de Tukey). Sur la base des résultats de ces modèles, les espèces ont été classées selon leur réponse aux traitements.

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide des bibliothèques *vegan*, *ade4*, *car* et *lsmmeans* du logiciel R (R Development Core Team, 2010).

C. Résultats

Témoins expérimentaux

Au total, 28 espèces ont été trouvées (témoins compris), dont 22 présentes dans les traitements. Parmi ces 22 espèces, 6 sont présentes dans moins de 10% des blocs de sol expérimentaux et ont donc été exclues des analyses pour la sûreté des conclusions. Parmi les 16 espèces conservées pour analyse, 9 sont également présentes dans les témoins d'exclos. Parmi ces 9 espèces, quatre sont présentes à la fois dans les témoins d'exclos en prairie et en forêt (*Lepidocyrtus lanuginosus*, *Mesaphorura macrochaeta*, *Parisotoma notabilis* et *Sphaeridia pumilis*), quatre sont présentes dans les témoins d'exclos en prairie (*Brachystomella parvula*, *Isotoma viridis*, *Protaphorura armata* et *Sminthurides schoetti*) et une espèce est présente dans les témoins d'exclos en forêt (*Xenylla tullbergi*) (Tableau 11). Treize espèces ont été inoculées avec succès dans les blocs de sol, parmi lesquelles quatre ont été inoculées avec succès dans les deux types de sol (forestier et de prairial), sept seulement dans le sol de la forêt, et deux seulement dans le sol de la prairie (Tableau 11). Aucun

collembole n'a été trouvé dans les témoins de défaunation, que ce soit dans le sol de prairie ou de forêt.

Le modèle linéaire testant l'effet des traitements sur la densité de collemboles montre que le type de témoin (témoins naturels t0 et tfin, témoin d'inoculation, témoin d'exclos et témoins expérimentaux) et l'interaction entre le type de témoin et la nature des sols ont une influence sur la densité collembole ($p < 0,001$ et $p < 0,01$, respectivement). La densité de collembole est significativement plus élevée dans les témoins d'inoculation et dans les témoins expérimentaux que dans les témoins naturels pris à la fin de l'expérience (tfin). En outre, des tests post-hoc (Tukey) (Tableau 12) montrent que les témoins naturels échantillonnés à la fin de l'expérience (tfin) dans la prairie ont une densité de collemboles inférieure à la fois aux témoins expérimentaux en forêt et en prairie. Ils montrent aussi une densité plus faible que dans les témoins naturels échantillonnés à la fin de l'expérience en forêt et que dans les témoins d'exclos et les témoins d'inoculation dans la prairie (Figure 16). En revanche, le modèle linéaire généralisé testant l'effet des traitements sur la richesse spécifique montre que ni le type de témoin, ni la nature du sol (forêt vs prairie) n'ont un effet sur le nombre d'espèces.

Effets des traitements expérimentaux sur les propriétés physicochimiques du sol

Les modèles linéaires généralisés (Tableau 13) testant l'effet de la nature du sol (forêt vs prairie) et du microclimat (forêt vs prairie) sur les propriétés du sol (carbone total, teneur en azote, pH du sol et humidité) montrent que la teneur totale en carbone est plus élevée dans le sol de forêt que dans le sol de prairie. En revanche, la teneur totale en azote n'est pas différente que ce soit en fonction de la nature du sol d'origine ou du microclimat du site de transplantation. Le pH du sol est plus élevé dans le sol de prairie que dans le sol de forêt ($p < 0,001$) et le pH du sol dans le sol de prairie est plus élevé quand celui-ci est transféré en forêt que sous le microclimat originel de prairie ($p < 0,001$, Figure 17a). De même, l'humidité du sol est significativement affectée par la nature du sol et du microclimat ($p < 0,001$ et $p < 0,01$ respectivement). L'humidité du sol est plus élevée dans le sol de forêt que dans le sol de prairie et plus élevée dans les sols de prairie sous le microclimat de forêt que de prairie (Figure 17b).

Effets des traitements expérimentaux sur la diversité et l'abondance des collemboles

Les modèles linéaires testant l'effet des traitements (origine de la communauté, nature du sol et du microclimat) sur la richesse spécifique, l'indice de Shannon et l'abondance totale (Tableau 14) montrent que ces trois facteurs ont un effet sur l'abondance totale ($p < 0,01$, $p < 0,05$ et $p < 0,001$, respectivement). Les collemboles sont plus abondants dans la communauté de prairie que dans la communauté forestière (traitement origine de la communauté). Ils sont aussi plus abondants dans le sol de prairie que dans le sol de forêt, mais ils sont surtout plus abondants sous le microclimat de forêt que de prairie (Figure 18a). Seule l'origine de la communauté a un effet sur la richesse spécifique ($p < 0,001$). La communauté provenant de la forêt a une richesse spécifique supérieure à celle de la communauté de prairie, quel que soit le microclimat ou le sol dans lequel elles ont été inoculées (Figure 18b). Enfin, ces modèles montrent que l'origine de la communauté, la nature du sol, et l'interaction entre l'origine de la communauté et le microclimat ont un effet significatif sur l'indice de Shannon ($p < 0,001$, $p < 0,01$ et $p < 0,01$ respectivement). L'indice de Shannon est plus élevé dans la communauté de forêt que de prairie et est également plus élevé dans le sol de forêt que de prairie. Les tests post-hoc (Tukey) montrent que l'interaction entre l'origine de la communauté et le microclimat est due au fait que l'indice de Shannon est plus élevé sous le microclimat de prairie que de forêt, mais seulement pour la communauté provenant de la forêt (Figure 18c).

Tableau 11 : Présence/absence dans les témoins d'inoculation et d'exclos des 16 espèces les plus communes dans les blocs de sol («X» : espèce non présente dans les témoins; «F» : espèce présente dans le témoin en forêt seulement, «P» : espèce présente dans le témoin en prairie seulement et «FP» : espèce présente à la fois dans les témoins en forêt et en prairie). Résultats des modèles linéaires généralisés testant l'effet des trois facteurs (origine de la communauté, nature du sol et du microclimat) sur l'abondance de chaque espèce (le nombre d'étoiles indique le niveau de signification: * p <0,05; ** p <0,01; *** p <0,001;. "/" indique l'absence d'effet significatif ; "F" signifie que l'espèce est plus abondante dans les communautés, le sol ou le microclimat de forêt et "P" signifie que l'espèce est plus abondante dans les communautés, le sol ou le microclimat de prairie). La préférence d'habitat a été calculée en utilisant l'indice IndVal avec l'ensemble des données produites dans Ponge et al. (2003). g: espèce généraliste, f: espèce forestière, a: espèce agricole. Le groupe de réponse correspond aux six groupes formés à partir des réponses des espèces aux traitements : l'origine de la communauté, la nature du sol et le type de microclimat. Groupe A : "vraies espèces forestières", groupe B : "espèces forestières préférant le sol de prairie", groupe C : "espèces de prairie préférant le sol de forêt", groupe D : "espèces de prairie préférant le microclimat forestier, Groupe E : "espèces préférant le microclimat de prairie", groupe F : "espèces de prairie".

	Species codes	Exclos	Inoculation	Communauté	Soil	Microclimat	Préférence d'habitat	Groupe de réponse
<i>Isotomiella minor</i>	Iso.min	X	F	F ***	F ***	F ***	f	A
<i>Megalothorax minimus</i>	Meg.min	X	F	F ***	F ***	F ***	f	A
<i>Pseudosinella maui</i>	Pse.mau	X	F	F ***	F ***	/	f	A
<i>Folsomia quadrioculata</i> / <i>F. manolachei</i>	Fol	X	FP	F ***	P ***	F ***	g	B
<i>Friesea truncata</i>	Fri.tru	X	F	F ***	P **	F **	f	B
<i>Detriturus jubilaris</i>	Det.jub	X	F	F ***	P ***	F ***	f	B
<i>Protaphorura armata</i>	Pro.arm	P	P	P ***	F *	F ***	a	C
<i>Pseudosinella alba</i>	Pse.alb	X	X	P ***	F ***	/	a	C
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	Mes.mac	FP	FP	P ***	P ***	F ***	g	D
<i>Parisotoma notabilis</i>	Par.not	FP	FP	P ***	P ***	F ***	a	D
<i>Brachystomella parvula</i>	Bra.par	P	X	F ***	F **	P ***	a	E
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	Lep.lan	FP	FP	/	F *	P *	g	E
<i>Sphaeridia pumilis</i>	Sph.Pum	FP	F	F *	/	P *	a	E
<i>Xenylla tulbergi</i>	Xen.tul	F	F	F ***	P ***	P ***	f	F
<i>Isotoma viridis</i>	Iso.vir	P	P	/	P ***	P ***	a	F
<i>Sminthurides schoetti</i>	Smi.sch	P	X	/	P ***	P **	a	F

Tableau 12. Résultats des tests post-hoc (Tukey) de la GLM testant l'effet du type de témoin (FFF et PPP: témoins expérimentaux pour la forêt et la prairie; TFt0 et TPt0: témoins naturels au début de l'expérience dans la forêt et la prairie; TFfin et TPfin : témoins naturels à la fin de l'expérience dans la forêt et la prairie; TEF et PTE : témoin d'inoculation dans la forêt et la prairie; TexF et TexP : témoins d'exclos dans la forêt et la prairie) sur la densité de collemboles.

	FFF	PPP	TFt0	TPt0	TFfin	TPfin	TeF	TeP	TexF	TexP
FFF		=	=	=	=	X	=	=	=	=
PPP			=	=	=	X	=	=	=	=
TFt0				=	=	=	=	=	=	=
TPt0					=	=	=	=	=	=
TFfin						X	=	=	=	=
TPfin							=	X	=	X
TeF								=	=	=
TeP									=	=
TexF										=
TexP										

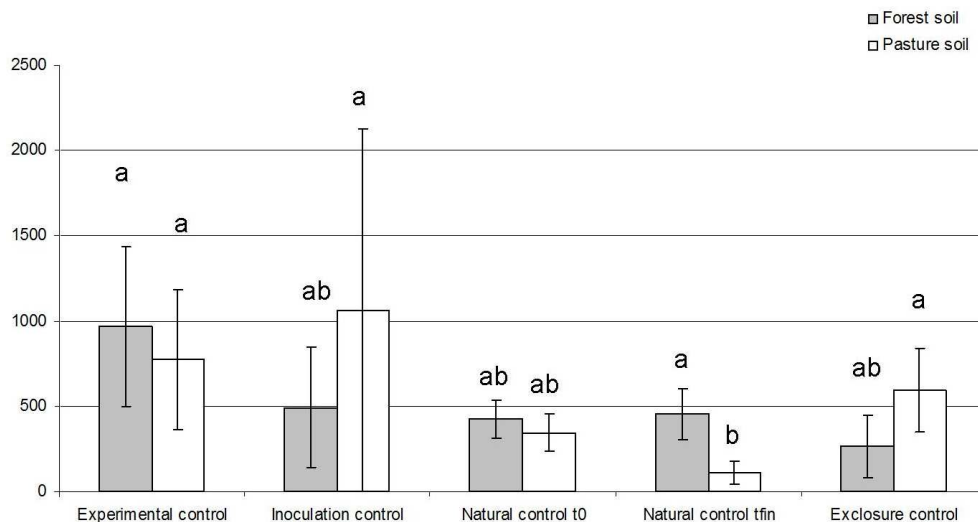
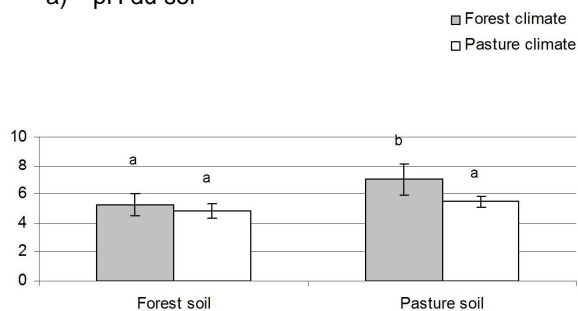


Figure 16: Densité moyenne des collemboles dans les blocs de sols des témoins de manipulation (expérimentaux, inoculation, naturels au début (t0) et à la fin (tfin) de l'expérience en forêt (barres grises) et en prairie (barres blanches)). Les lettres indiquent des différences significatives.

Tableau 13 : Effet de la nature du sol et du microclimat (et l'interaction entre les facteurs) sur le carbone total (Ctot), la teneur en azote (Ntot), le pH du sol et l'humidité du sol dans les blocs de sol expérimentaux. Résultats des modèles généralisés (valeur F / Chi carré et le degré de liberté (df)).

	F values / Chi square								
	df	Ctot		pH		Moisture		Ntot	
Soil (S)	1	48,7	***	30,49	***	105,2	***	1,52	
Climat (Cli)	1	0,14		20,35	***	9,56	**	0,3	
S : Cli	1	0,07		2,4		0,03		0,36	
Model type		Normal		Gamma		Normal		Normal	
Transfo		log 10		none		log 10		log 10	

a) pH du sol



b) Humidité du sol

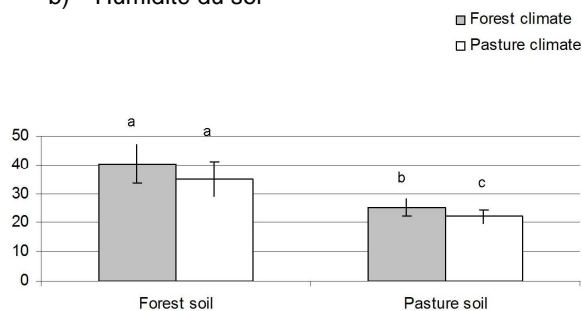
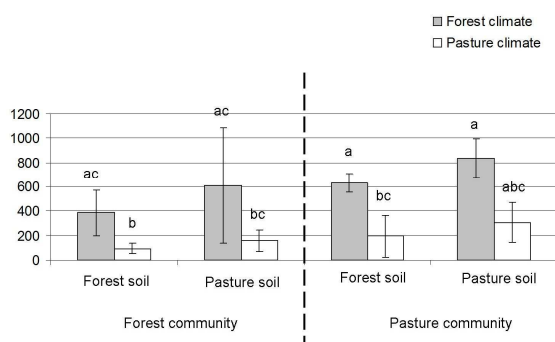


Figure 17 : Moyenne du pH du sol (a) et de l'humidité du sol (b) en forêt (à gauche) et prairie (à droite) des blocs de sol expérimentaux, dans le microclimat de forêt (barres grises) ou de prairie (barres blanches). Les lettres indiquent les différences significatives.

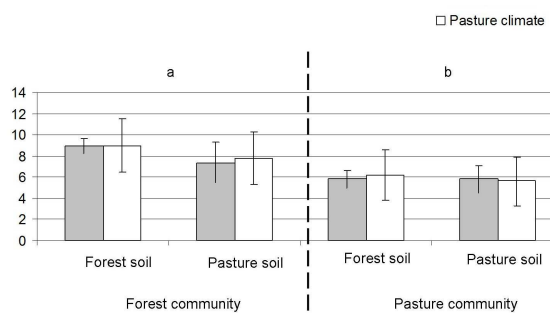
Tableau 14 : Effet de l'origine de la communauté, du sol et du microclimat sur l'abondance totale, la richesse spécifique et l'indice de Shannon. Résultats des modèles linéaires (valeur et le degré de liberté (df) F) testés après une procédure de sélection automatique basée sur le critère AIC.

	df	F values				
		Abundance	df	Species richness	df	Shannon index
Community (Co)	1	10,98 **	1	15,8 ***	1	33,85 ***
Soil (S)	1	5,29 *	1	1,9	1	9,33 **
Climat (Cli)	1	50,02 ***	1	0,06	1	0,88
Co : S	NT		1	0,8	NT	
Co : Cli	NT		1	0,007	1	11,04 **
S : Cli	NT		1	0,007	NT	
Co : S : Cli	NT		1	0,16	NT	
Model type		Normal		Normal		Normal
Transfo		log 10		none		none

a) abondance totale



b) richesse spécifique



c). indice de Shannon

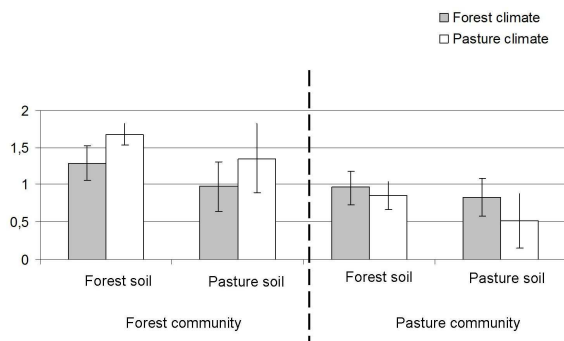


Figure 18 : Moyenne de l'abondance des collembolés (a), de la richesse spécifique (b) et de l'indice de Shannon (c) dans les blocs de sol expérimentaux. De gauche à droite: communauté forestière dans le sol de forêt, communauté forestière dans le sol de prairie, communauté de prairie dans le sol de forêt et communauté de prairie dans le sol de prairie. Barres grises : microclimat forestier et barres blanches : microclimat de prairie.

Effets des traitements expérimentaux sur la structure des communautés de collemboles et l'abondance des espèces

L'analyse discriminante (Figure 19) réalisée sur la structure des communautés en prenant comme facteur discriminant une combinaison des trois facteurs expérimentaux (origine de la communauté, nature du sol et microclimat) montre que ce facteur représente 56% de la variance totale du jeu de données. Les axes 1 et 2 représentent respectivement 44% et 23% de la variance extraite. Neuf espèces contribuent à la formation de l'axe 1, quatre sur le côté positif (*Protaphorura armata*, *Parisotoma notabilis*, *Mesaphorura macrochaeta* et *Pseudosinella alba*) et cinq sur le côté négatif (*Folsomia* spp., *Isotomiella minor*, *Detriturus jubilarius*, *Megalothorax minimus* et *Friesea truncata*). L'axe 1 discrimine les communautés en fonction de leur origine, la prairie du côté positif et la forêt du côté négatif. Seules trois espèces contribuent principalement à la formation de l'axe 2 (*Sminthurides schoetti*, *Isotoma viridis* et *Xenylla tullbergi*). L'axe 2 discrimine la communauté forestière selon le microclimat dans lequel elle a été transplantée, le microclimat forestier sur le côté positif et le microclimat de prairie sur le côté négatif. Pour la communauté de prairie, les traitements sont beaucoup moins discriminants sur l'axe 2 que pour la communauté forestière. Le test de permutation de Monte-Carlo réalisé pour évaluer l'importance du facteur composite COM/S/CLIM montre une valeur simulée significative ($p = 0,001$).

Les résultats des modèles linéaires généralisés testant l'effet des trois traitements COM, S, et CLIM sur l'abondance de chaque espèce permettent de classer les espèces en six groupes (Tableau 11).

Le groupe A est composée de trois espèces (*Isotomiella minor*, *Megalothorax minimus* et *Pseudosinella mauli*) qui sont plus abondantes dans les communautés de forêt, le sol de forêt et le microclimat forestier. Elles ont été désignées comme «vrai espèces forestières» (Figure 20a).

Le groupe B est composé de trois espèces (*Folsomia* spp., *Friesea truncata* et *Detriturus jubilarius*), qui sont plus abondantes dans les communautés forestières et le microclimat forestier, mais qui sont aussi plus abondantes dans les sols de prairie (Figure 20b). Elles ont été désignées comme «espèces forestières préférant le sol de prairie».

Les groupes A et B sont constitués d'espèces forestières sauf *Folsomia* spp et celles-ci ont été classées comme étant des espèces généralistes en utilisant l'indice IndVal calculé avec l'ensemble des données produites dans Ponge *et al.* (2003) (Tableau 11).

Le groupe C est composé de deux espèces (*Protaphorura armata* et *Pseudosinella alba*) qui sont plus abondantes dans la communauté de prairie, mais qui sont aussi plus abondantes dans le sol de forêt. *Protaphorura armata* est également plus abondante dans le microclimat forestier (Figure 20c), le microclimat n'ayant pas exercé ici un effet sur l'abondance des *Pseudosinella alba*. Le groupe C a été désigné comme «espèces de prairie préférant le sol de forêt».

Le groupe D est composé de deux espèces (*Mesaphorura macrochaeta* et *Parisotoma notabilis*) qui sont plus abondantes à la fois dans la communauté et le sol de prairie, mais qui sont aussi plus abondantes sous le microclimat forestier (Figure 20d). Elles ont été désignées comme «espèces de prairie préférant le microclimat de forêt».

Le groupe E est composé de trois espèces (*Brachystomella parvula*, *Lepidocyrtus lanuginosus* et *Sphaeridia pumilis*) qui sont plus abondantes sous le microclimat de prairie. Cependant, dans ce groupe, les trois espèces ont montré une préférence pour un des composants de l'habitat forestier, que ce soit pour le sol forestier (*Lepidocyrtus lanuginosus*), pour la communauté de forêt, par exemple plus abondantes dans les blocs de sol inoculés avec une communauté forestière (*Sphaeridia pumilis*) ou avec ces deux composants de l'habitat forestier (*Brachystomella parvula*) (Annexe A). Le groupe E a été désigné comme «espèces préférant le microclimat de prairie».

Et enfin, le groupe F est composé de trois espèces (*Xenylla tullbergi*, *Isotoma viridis* et *Sminthurides schoetti*), qui sont plus abondantes dans le sol et le microclimat de prairie. *Isotoma viridis* (Figure 20e) et *Sminthurides schoetti* sont aussi abondantes dans les blocs de sol inoculés avec une communauté de prairie que dans les blocs de sol inoculés avec une communauté forestière alors que *Xenylla tullbergi* (Figure 20f) est plus abondante dans les blocs de sol inoculés avec une communauté forestière. Ce groupe a été désigné comme «espèces de prairie».

Les groupes C, D, E et F sont constitués pour la plupart d'espèces agricoles et généralistes sauf pour *Xenylla tullbergi* qui a été classée comme espèce forestière selon l'indice IndVal calculé avec les données présentées dans Ponge *et al.* (2003) (Tableau 11).

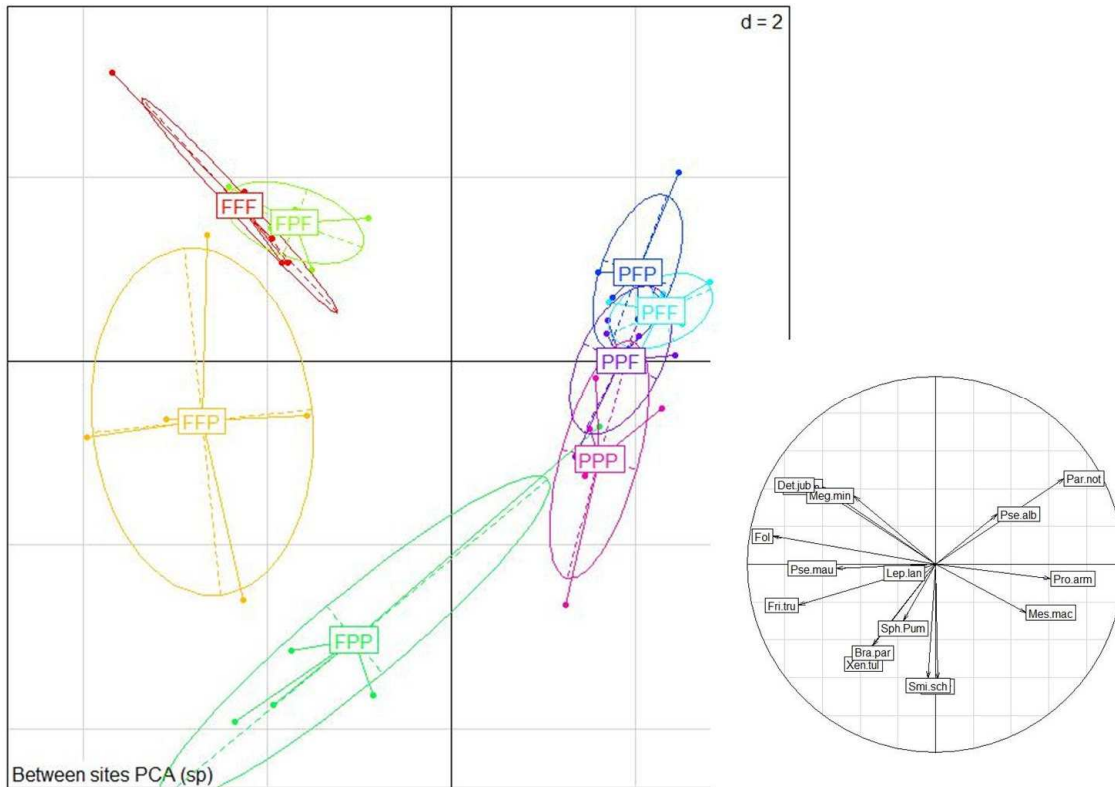


Figure 19 : Analyse discriminante sur la structure des communautés de collemboles, avec le facteur composite COM/S/CLIM comme variable discriminante. a) plan factoriel des deux premiers axes discriminants selon une combinaison de COM, S et CLIM. Les codes aux centres de gravité correspondent à chaque traitement ; b) cercle de corrélation des espèces (les codes des espèces sont dans le Tableau 11). Les valeurs propres sont respectivement : 0,44; 0,24; 0,16 pour les axes 1 à 3. Le test de Monte-Carlo est de $p = 0.001$ et la part de variance expliquée est de 56%.

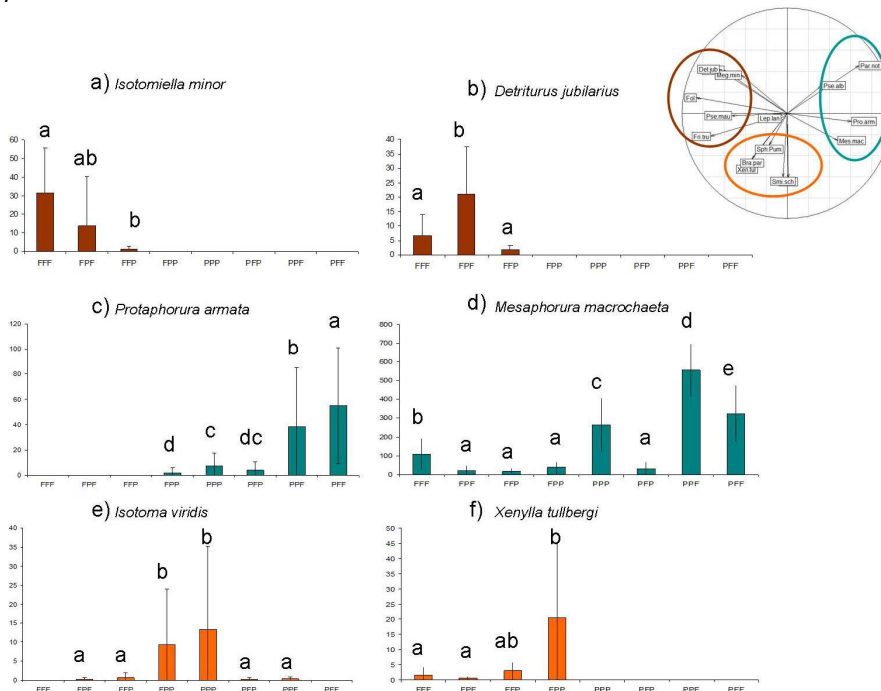


Figure 20 : Abondances de six espèces de collemboles dans les traitements expérimentaux. 9a : *Isotomiella minor* (Groupe A); 9b : *Detriturus jubilarius* (Groupe B); 9c : *Protaphorura armata* (Groupe C); 9d : *Mesaphorura macrochaeta* (Groupe D); 9e : *Isotoma viridis* (Groupe F) et 9f : *Xenylla tullbergi* (groupe F). Les lettres placées au-dessus des barres indiquent des différences significatives. Les codes placés sous les barres correspondent à chaque traitement (codes selon Figure 12).

D. Discussion

Effets de la nature du sol et du microclimat sur l'abondance totale et la structure de la communauté de collemboles

Les résultats montrent que l'abondance des collemboles augmente sous microclimat de forêt par rapport au microclimat de prairie et ce pour les communautés forestières et de prairie. La transplantation des blocs de sol a diminué l'humidité des blocs de forêt transplantés en prairie tandis qu'elle a augmenté l'humidité des blocs de sol de prairie transplantés en forêt. Les collemboles sont connus pour être sensibles à la sécheresse (Vannier, 1987). L'augmentation globale de leur abondance sous microclimat forestier et sa diminution sous microclimat de prairie est donc vraisemblablement due à cette particularité physiologique. Cela signifie que les espèces forestières sont susceptibles d'être absentes (ou moins abondantes) dans les prairies, principalement parce qu'elles survivent mal dans des conditions climatiques propres au milieu prairial. Cela peut ne concerner que certaines étapes du cycle de vie des collemboles, tel que le premier stade particulièrement sensible à la sécheresse (Betsch et Vannier, 1977). En revanche, les conditions climatiques ne sont pas susceptibles d'être la contrainte majeure définissant la communauté de prairie. Par ailleurs, les communautés forestières sont différentes sous le microclimat de prairie ou de forêt et ce quelle que soit la nature du sol. Cela signifie que les conditions microclimatiques sont le premier facteur de contrôle des communautés de collemboles en forêt. Les espèces forestières présentent donc sans doute des traits physiologiques (à savoir une faible résistance à la sécheresse) qui les empêchent de survivre ou de développer des populations dans des habitats ouverts. La communauté de prairie n'a pas montré une telle tendance, ce qui suggère que le changement de microclimat (de prairie à forêt) n'a pas d'incidence sur la composition des espèces de la communauté de prairie.

Préférences des espèces pour la nature du sol et du microclimat

Cette expérience a permis de démêler les réponses des espèces à la nature du sol et du microclimat. Certaines espèces sont plus abondantes à la fois dans le sol de forêt et sous le microclimat forestier. Ces espèces sont également plus abondantes dans la communauté forestière et sont classées comme espèces forestières par les données de terrain. Ces espèces peuvent donc être considérées comme les « vraies espèces forestières », (Groupe A) car elles ont probablement besoin à la fois du microclimat forestier (humidité, température) et du sol de forêt (ressources alimentaires et propriétés physico-chimiques) pour se développer pleinement. Cette hypothèse est étayée par une autre expérience montrant que *I. minor* et *M. minimus*, deux des trois « vraies espèces forestières » (Groupe A), sont particulièrement sensibles à la sécheresse (Makkonen et al., 2011). Toutefois, certaines autres espèces, également classées comme espèces forestières en utilisant les données de Ponge et al., (2003), ont été observées ici préférant les sols de prairie transplantés sous le microclimat forestier (groupe B). Ainsi, pour ces espèces, les préférences pour le sol et le microclimat ne sont pas en accord. Cela signifie que, bien qu'elles préfèrent le microclimat forestier (température et humidité), elles préfèrent les ressources trophiques ou les propriétés physico-chimiques du sol de prairie. Leur confinement dans des habitats forestiers est donc le résultat d'exigences climatiques plus fortes que celles portant la qualité du sol (Berger et al., 2012).

Certains auteurs ont déjà souligné la grande importance du microclimat chez les collemboles (Lindberg et Bengtsson, 2005 ; Makkonen et al, 2011 ; Petersen, 2011). Dans leur expérience, Krab et al. (2010) montrent que la plupart des espèces trouvées dans une communauté subarctique ont tendance à sélectionner le microclimat plutôt que la qualité du substrat. Ici, nous allons plus loin et nous montrons que certaines espèces forestières survivent mieux dans les sols de prairie (de type mull) si elles peuvent trouver des conditions climatiques de forêt. Ces conditions (climat de forêt et qualité de sol de prairie) sont remplies dans le cas des sols de forêt peu ou faiblement acides comme Ponge (1993) le montre sur la base de données d'échantillonnage. Certains mécanismes, comme l'attrait de certaines espèces pour les galeries de vers de terre, les excréments et la sensibilité à la composition ionique de la solution du sol, ont été identifiés par Salmon et Ponge (1999, 2001) et Ponge et al. (1999), pouvant expliquer de tels résultats.

Certaines espèces de prairie et certaines espèces généralistes ont bénéficié du microclimat forestier (Groupe D plus *Protaphorura armata*), tandis que l'abondance d'autres espèces a diminué lorsqu'elles ont été transférées dans le sol forestier (groupe D). Ces espèces sont donc également favorisées par la hausse de l'humidité du sol et la température plus faible en forêt, mais probablement ne trouvent pas dans cet habitat des ressources appropriées et/ou des caractéristiques physico-chimiques dans permettant maintenir des populations aussi abondantes que dans le sol de prairie. Cependant, les espèces de prairie du groupe C sont plus abondantes dans le sol forestier, indiquant qu'elles y trouvent de quoi satisfaire leurs exigences trophiques et/ou physico-chimiques. Nous pouvons donc

véritablement nous demander pourquoi ces espèces sont plus abondantes dans la prairie, étant donné qu'elles semblent être favorisées par le microclimat et le sol de la forêt. En éliminant les filtres environnementaux (microclimat et qualité du sol) et la limitation de la dispersion (éliminée dans notre modèle expérimental), la réponse repose probablement sur les interactions interspécifiques, encore non étudiées chez ce groupe en conditions de terrain. En dépit d'être principalement réalisées dans des conditions de laboratoire et avec un nombre réduit d'espèces, les quelques études qui tentent de faire la lumière sur l'importance de la compétition dans la structuration des communautés de sol suggèrent qu'il s'agit d'un mécanisme important (Christiansen, 1967; Christiansen et al., 1992; Theenhaus et al, 1999; Postma-Blaauw et al, 2005). Notre expérience ne permet pas de tester directement cette hypothèse, mais les résultats montrent que certaines espèces de prairie et certaines espèces généralistes seraient parfaitement à même de résister et même de bénéficier des conditions climatiques de la forêt et/ou de la qualité des sols de forêt. Cela donne à penser qu'elles sont empêchées de développer de plus grandes populations dans les forêts par les espèces forestières, lesquelles pourraient être plus efficaces dans l'exploitation des ressources du milieu forestier, donc plus compétitives.

Enfin, plusieurs espèces sont plus abondantes dans le microclimat de prairie (Groupes E et F). Elles ont toutes été classées comme espèces agricoles ou généralistes avec une seule exception : *Xenylla tullbergi* est la seule espèce de forêt (présente uniquement dans la communauté forestière originelle) qui est plus abondante dans le sol et sous le microclimat de prairie. Ce résultat peut être expliqué par le fait que *Xenylla tullbergi* se trouve principalement dans les habitats corticoles (Ponge, 1993). Elle est donc tolérante à la sécheresse, mais se trouve en plus grande abondance dans les arbres (absents des parcelles agricoles). L'absence de cette espèce dans la communauté de prairie peut aussi résulter de la compétition avec des espèces de prairie. Toutes les autres espèces des groupes E et F sont des espèces agricoles ou généralistes qui préfèrent le microclimat de prairie (Groupe E) ou le microclimat et le sol de prairie (Groupe F). Dans le groupe E, les deux espèces sont plus abondantes dans le sol de forêt, ce qui suggère qu'elles préfèrent les ressources trouvées dans le sol de forêt ou qu'elles sont favorisées par l'humidité du sol plus élevée (ou les propriétés physico-chimiques liées au sol forestier). Comme l'humidité du sol dans le sol de forêt transféré en prairie est plus élevée que dans le sol de prairie, il est possible que ce résultat s'explique par une préférence pour l'humidité. Seules deux espèces classées comme espèces agricoles sont en fait plus abondantes dans le sol et le microclimat de prairie, ce qui est confirmé par des observations effectuées dans des habitats agricoles (Fratello et al, 1985 ; Dittmer et Schrader , 2000; Frampton et al, 2001). Ces deux «espèces de prairie» sont donc susceptibles d'être principalement influencées par les conditions climatiques, les ressources et les propriétés physico-chimiques du sol plutôt que par la compétition interspécifique. Cependant, les conclusions sur *Sminthurides schoetti* (l'une des deux espèces mentionnées ci-dessus) doivent être considérées avec prudence. En effet, cette espèce est la seule qui n'a pas réussi à être réinoculée et qui était présente dans les témoins d'exclus dans la prairie. Elle est donc présente dans les blocs de sol expérimentaux en tant qu' «envahisseur». Par conséquent, la préférence de cette espèce pour des conditions particulières de microclimat n'a pu être établie. Cependant, nous pouvons être à peu près certains que cette espèce préfère les sols des pâturages, étant donné qu'elle a colonisé ces sols de façon indépendante de la nature de la communauté originellement présente dans les blocs.

E. Conclusions

Le microclimat agricole est défavorable à la plupart des espèces forestières, il en diminue l'abondance, alors que le microclimat forestier est favorable à la plupart des espèces agricoles et généralistes, il en augmente l'abondance. Un certain nombre d'espèces forestières préfèrent le sol de pâturage et un certain nombre d'espèces agricoles préfèrent le sol forestier. Les espèces de ces deux types d'habitats semblent donc soumises à des contraintes différentes. Les patrons de distribution des espèces sont donc le résultat de différents compromis de la part des espèces, ce qui détermine *in fine* leur préférence d'habitat. Le type de compromis mis en œuvre est dépendant de l'habitat préférentiel des espèces (tel que décrit par leurs occurrences). **Les espèces forestières semblent essentiellement dépendre de facteurs abiotiques tels qu'une température plus faible et mieux tamponnée et une humidité du sol plus élevée. Cela dit, certaines d'entre elles montrent clairement une préférence pour le sol de prairie, ce qui indique un compromis entre leur faible tolérance vis-à-vis de la température et de l'humidité du sol, typiques du microclimat de prairie (humidité du sol et température présentant de fortes variations) et leur préférence pour un type de substrat présentant une faible acidité et des ressources trophiques abondantes, notamment en bactéries, liées à une forte activité lombricienne et racinaire telle qu'on la trouve en prairie.** Par ailleurs, les espèces agricoles et généralistes semblent plus sensibles à la nature du sol,

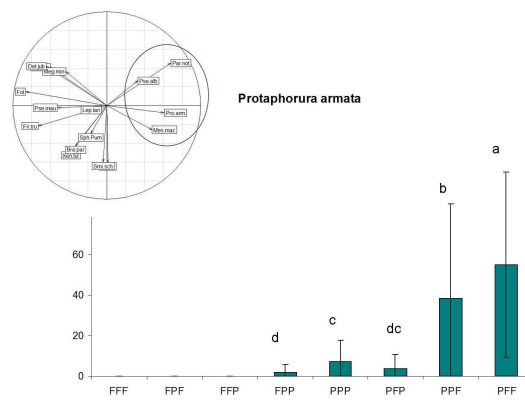
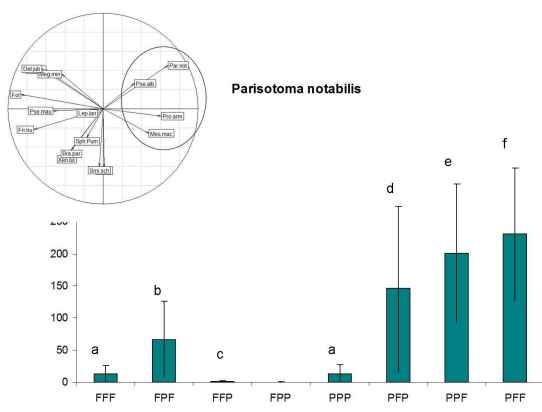
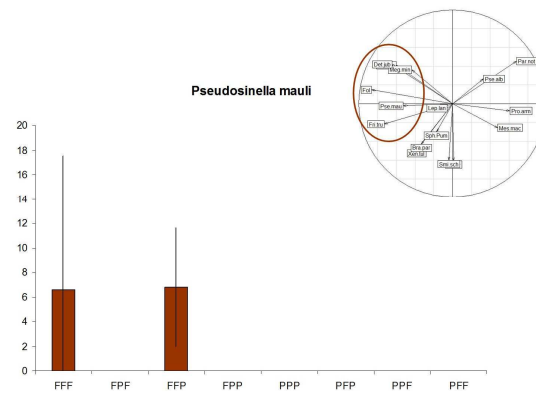
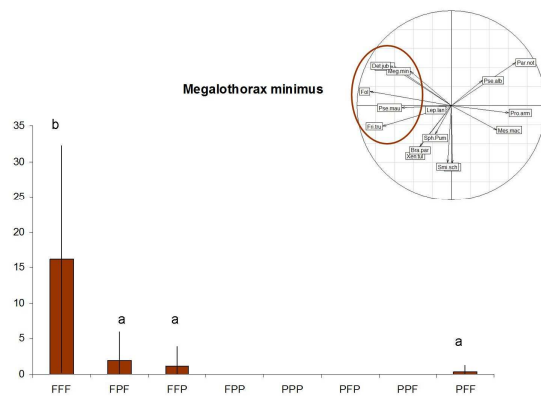
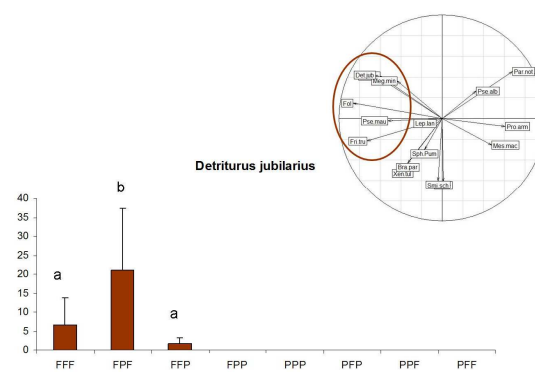
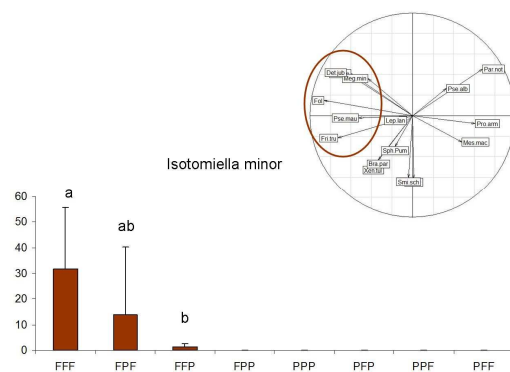
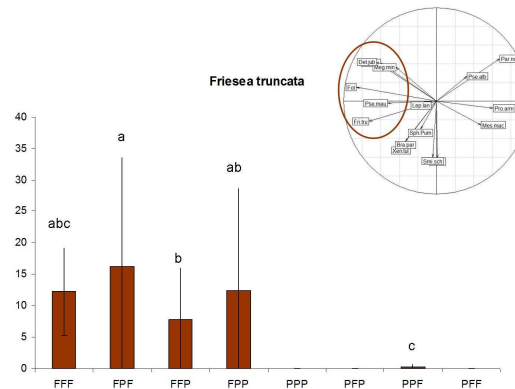
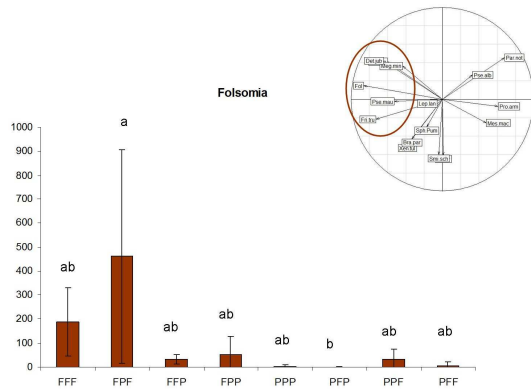
déterminant les ressources trophiques et la physico-chimie du sol (telles que le pH ou la quantité de carbone du sol), et/ou à la compétition interspécifique, qu'aux conditions microclimatiques. En effet, un grand nombre d'entre elles préfèrent le microclimat forestier et certaines semblent même préférer le sol de forêt. **La sélection de l'habitat chez les espèces agricoles et généralistes semble donc être conditionnée par un compromis entre une préférence pour certains facteurs microclimatiques (humidité, température), typiques du microclimat forestier, plus tamponné, et une préférence pour un substrat moins acide et/ou un plus faible niveau de compétition (que l'on trouve en prairie).**

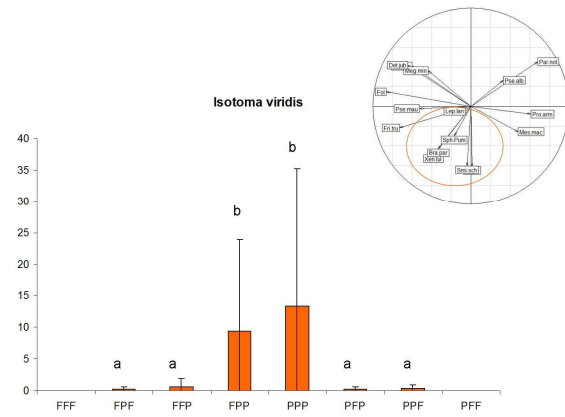
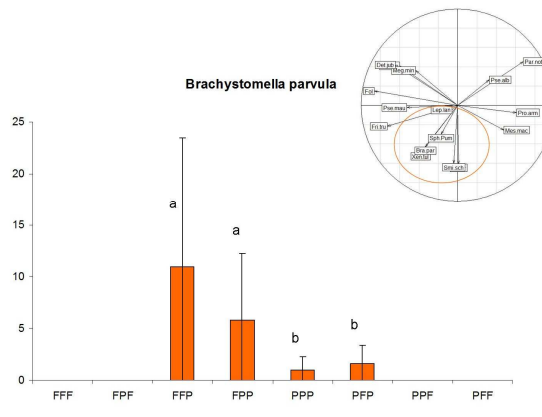
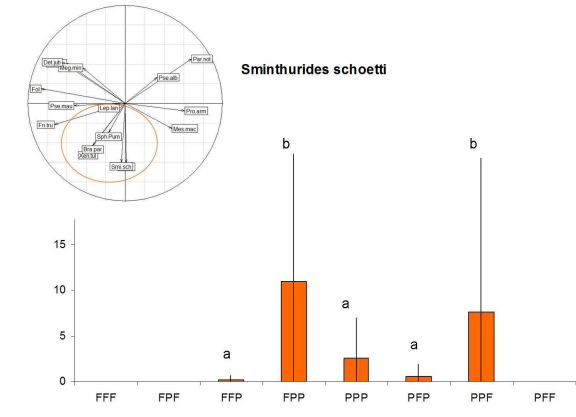
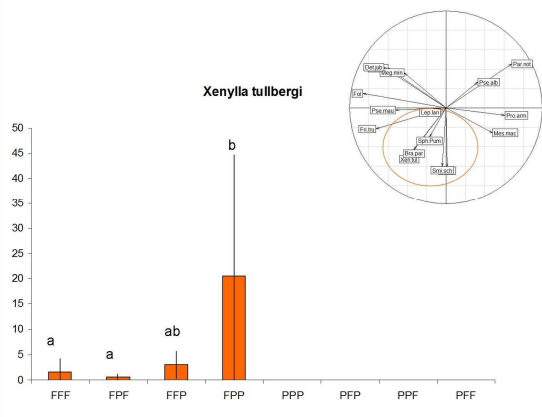
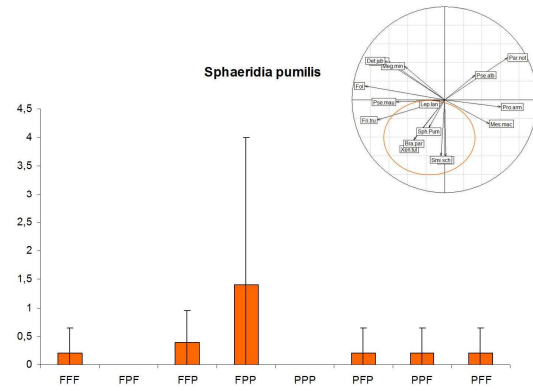
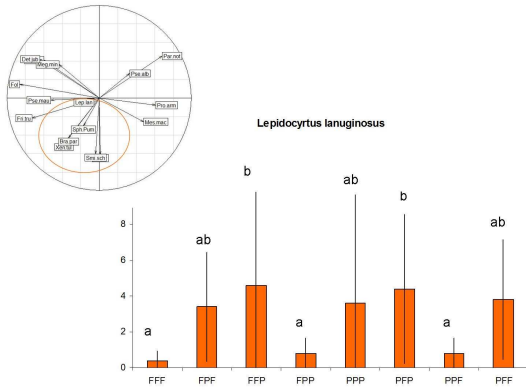
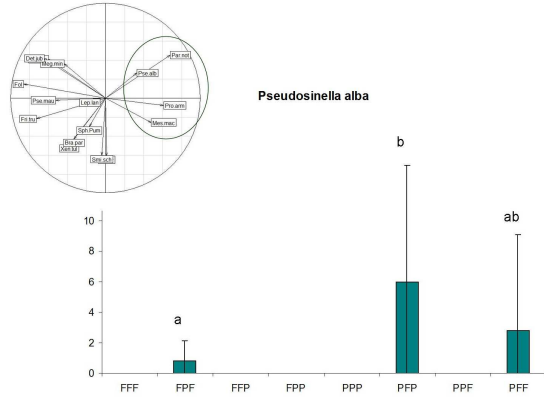
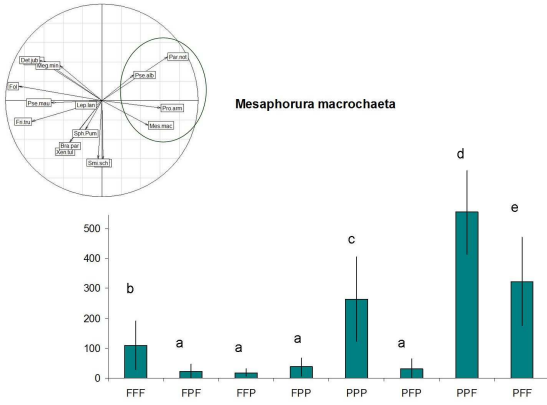
Le nombre d'espèces restreint en milieu agricole résulte du fait qu'un nombre limité d'espèces sont capables de supporter les conditions microclimatiques qui y règnent (humidité et température variables, avec de forts contrastes saisonniers). La préférence d'une espèce pour un sol donné (de prairie ou de forêt) n'est pas forcément en accord avec sa préférence pour le microclimat correspondant. Ce résultat vient corroborer les résultats expérimentaux acquis par Auclerc et al. (2009), qui ont montré que certaines espèces de forêt recolonisaient plus vite le sol de prairie que le sol de forêt. Cela confirme que chez les collemboles, comme pour d'autres groupes (Walter et Hengeveld, 2000), il existe une différence non négligeable entre autoécologie et synécologie. Cela implique que pour ces espèces, pour lesquelles la préférence pour un sol est en désaccord avec la préférence pour un microclimat (et parfois même en désaccord avec la préférence d'habitat telle que décrite par des observations de terrain cf. Ponge et al., 2003), **la sélection d'habitat est en définitive plus le résultat d'un compromis entre différentes contraintes qu'une réelle sélection des conditions trophiques et microclimatiques optimales pour l'espèce.** Ces espèces se retrouvent donc plus abondantes dans un milieu donné car elles tolèrent les conditions qui y règnent, à défaut de lui être parfaitement adaptées. Corollairement, elles se trouvent exclues de milieux qui satisferaient mieux leurs exigences par des espèces plus efficaces pour utiliser les ressources présentes. **Ce mécanisme d'exclusion compétitive**, largement reconnu en écologie, **semble un facteur important structurant les communautés de collemboles** et particulièrement les communautés **vivant en milieux agricoles**, mais reste à démontrer en conditions de terrain, sans confinement (censé exacerber les interactions négatives entre espèces). **En milieu forestier, les communautés semblent avant tout structurées par un compromis entre une faible tolérance à la sécheresse et une préférence pour une physico-chimie (pH) moins acide et/ou des ressources trophiques plus riches que celles présentes dans les sols forestiers.**

Pour résumer, nous avons donc montré que certains processus de compromis entre contraintes biotiques et abiotiques intervenant dans la sélection d'habitat, largement décrits dans la littérature pour de nombreux groupes (Turnbull et al., 1999 ; Levine et Rees, 2002 ; Kneitel et Chase, 2004), peuvent également être appliqués aux collemboles. Le type de compromis auquel les espèces doivent faire face dépend tout d'abord de leur habitat préférentiel tel que décrit par les observations de terrain. Ainsi, **les espèces de forêt font face à un compromis entre leur intolérance vis-à-vis de la dessiccation et leur préférence pour certaines ressources trophiques et/ou environnements physico-chimiques typiques des prairies**, tandis que **les espèces de prairie font face à un compromis entre un faible pouvoir compétitif et une forte tolérance écophysiological.** D'autre part, comme mentionné dans le paragraphe précédent, certaines espèces de pâturage montrent à la fois une préférence pour le sol et pour le microclimat forestier. Par défaut, nous avons conclu que ces espèces sont aussi exclues du milieu forestier par la compétition avec les espèces spécialistes de forêt.

NB. L'annexe B présente les limites méthodologiques de l'expérience. Globalement, la réinoculation des communautés de collemboles est un succès pour les espèces les plus communes. A notre connaissance, c'est la première fois que cette technique de réinoculation de communautés de collemboles dans un habitat autre que l'habitat d'origine est utilisée. Elle donne des résultats très intéressants sur les compromis à l'origine des préférences d'habitat de milieu ouvert ou fermé en permettant de distinguer les préférences pour le sol de celles pour le microclimat et en mettant également en lumière le rôle d'exclusion compétitive de certaines espèces qui par défaut sont prairiales alors que leurs préférences les porteraient à être plutôt forestière.

Annexe A : Abondances des 16 espèces les plus communes dans les huit traitements expérimentaux ainsi que le cercle de corrélation de l'analyse discriminante. Les lettres sur les barres indiquent des différences significatives. Les codes sous les barres correspondent à chaque traitement.





Annexe B : Limites méthodologiques

Les blocs de sol en exclos, principalement en prairie, ont été colonisés. Plus de la moitié des espèces présentes dans plus de quatre blocs de sol expérimentaux (espèces communes) ont envahi ces mésocosmes. Toutes ces espèces sauf une sont des espèces agricoles ou généralistes. C'est aussi en partie pourquoi les communautés forestières transplantées sous microclimat de prairie ont été largement différentes des communautés forestières transplantées sous microclimat forestier. Ce dernier résultat n'a pas été influencé par les espèces envahissantes de prairie, ceci car les toiles isolant les blocs sur le haut des mésocosmes ont bien mieux tenu en forêt que sous microclimat de prairie. En outre, l'humidité du sol dans les blocs de sol de prairie a été plus élevée sous le microclimat de forêt que sous le microclimat de prairie. Nous avons montré aussi que l'abondance totale des collemboles était également plus élevée dans le témoin expérimental de prairie que dans les témoins naturels. Ainsi, les conditions de microclimat créées dans les mésocosmes semblent avoir favorisé globalement la communauté de prairie. C'est pourquoi certains de nos résultats doivent être interprétés avec prudence. Nous avons montré que la richesse spécifique n'a pas été affectée par le traitement expérimental. Elle est seulement plus basse dans la communauté de prairie que dans la communauté forestière. Cependant, il est probable que l'invasion de la communauté forestière par des espèces de prairie dans des microcosmes transplantés en prairie a artificiellement accru la richesse spécifique. Deuxièmement, nous ne pouvons pas totalement écarter que la diminution de l'abondance de certaines espèces forestières dans le microclimat de prairie soit le résultat d'une concurrence préjudiciable face aux espèces envahissantes de prairie. Par ailleurs, même si l'effet des manipulations expérimentales sur les communautés microbiennes n'est pas connu (des prélèvements de sol ont été faits en ce sens afin de renseigner ce paramètre mais les résultats ne sont pas encore dépouillés), il faut noter que la réinoculation des communautés de collemboles est un succès pour les espèces les plus communes en dépit d'une procédure expérimentale délicate et de longue durée. Cela est très encourageant pour les futures expériences sur ce groupe d'étude et il convient de souligner que la démonstration expérimentale des préférences d'habitat distinguant le microclimat de la nature du sol est nouvelle pour la science, de même que la technique de réinoculation de communautés dans des habitats autres que leur habitat d'origine.

2.1.2 Expériences en laboratoire : «Les schémas de déplacement des assemblages de collembole impactés par les ressources alimentaires »

L'étude des déplacements des organismes est un sujet clé en écologie (Dieckmann 1999 ; Nathan 2003). Ce processus influence la dynamique des populations et donc la répartition et l'abondance des espèces et la structure des communautés. Il est également impliqué dans le processus de spéciation ou d'évolution des traits d'histoire de vie. En conséquence, il affecte le fonctionnement des écosystèmes en modifiant les assemblages y vivant ainsi que la nature et la force des relations biotiques. Une des raisons principales qui oblige les organismes à se déplacer est la recherche de nourriture. Par exemple, les animaux peuvent être attirés par l'odeur de la nourriture.

Beaucoup de données et de modèles de dispersion ou de déplacement pour la recherche alimentaire sont maintenant disponibles pour de nombreux organismes (Nathan 2001). Cependant, à l'exception de quelques groupes (fourmis, par exemple), la thématique de déplacements associés à la recherche de nourriture chez les organismes du sol a reçu peu d'attention et reste largement inexplorée. De rares études sur les mouvements de la faune du sol cependant suggèrent, par exemple, que c'est un mécanisme important de la dynamique des populations de microarthropodes (Bengtsson et al., 1994 ; Bengtsson et al., 2002 ; Rantalainen et al., 2005 ; Rantalainen et al., 2006).

A. Objectifs, questions et hypothèse

Bien qu'il existe plusieurs études focalisées sur la dispersion des collemboles (Ojala et Huhta, 2001 ; Dunger et al., 2002), peu ont porté sur la recherche de nourriture (Bengtsson et al., 1991, 1994 ; Hedlund et al., 1995 ; Auclerc et al., 2010). La capacité de déplacement se rapporte, en plus d'autres facteurs, aux capacités de locomotion. Comparativement les grands collemboles épédaphiques ayant de bonnes aptitudes de saut et les pattes bien développées devraient être des migrants plus efficaces que les espèces euédaphiques. Cependant, les espèces avec un sens de la perception de leur environnement plus développé pourraient également avoir une forte probabilité de se déplacer avec succès vers une source de nourriture (Mitchell 1970).

Dans cette étude, nous testerons¹) l'influence de l'odeur d'une source alimentaire éloignée sur le déplacement des collemboles, et 2) si les formes de vie des collemboles peuvent présenter un indicateur fiable de la capacité de déplacement.

B. Matériels et Méthodes

Les collemboles

Les collemboles constituent un groupe de microarthropodes dominant, bien étudié et diversifié. De nombreuses études montrent la contribution directe ou indirecte des collemboles à divers processus du sol tel que la minéralisation de l'azote, la respiration du sol ou le lessivage du carbone organique dissous (Folgar, 2002). Les collemboles présentent trois formes de vie basées sur des critères morphologiques et d'habitats (Gisin, 1943). Les espèces épédaphiques sont généralement des espèces avec un corps de grande taille, une activité métabolique élevée, consommant un substrat alimentaire de haute qualité et sont localisées à la surface du sol. Inversement, les euédaphiques sont les espèces vivantes dans les profondeurs du sol à faible activité métabolique et consommant des aliments de mauvaise qualité. Les euédaphiques sont des espèces de petite taille, non pigmentées, avec des appendices réduits (par exemple, furca, antennes, pattes). Enfin, le groupe des hémiedaphiques comprend des espèces qui partagent des caractéristiques intermédiaires (Rusek, 1989 ; Petersen, 2002). Les assemblages de collemboles sont donc ainsi structurés selon une échelle spatiale verticale correspondant à la distribution des ressources produites par les plantes soit au-dessus du sol (litière) ou dans le sol (renouvellement des racines et exsudats).

Mise en place des microcosmes

Dispositif expérimental et substrat

Le substrat utilisé provient d'une forêt de feuillus (*Fagus sylvatica*) située sur le campus de l'Université de Rouen. Le sol est un Luvisol dystrique endogleyique (selon la nomenclature de la classification internationale WRB-FAO) développé sur plus de 80 cm de loess (limon lamellaires) reposant sur de l'argile à silice. La forme d'humus est de type dysmoder, le rapport C/N de l'horizon A est de 15,3 et le pH H₂O de 3,9. Nous avons recueilli sur une base d'un mètre carré, les horizons F et H (milieux organiques) de la couche d'humus. Une fois au laboratoire, les milieux organiques recueillis ont été utilisés comme substrat dans les microcosmes et les collemboles collectés ont été introduits dans les microcosmes.

Les microcosmes, adaptés à partir de l'expérience de MacMillan et al. (2009) sur les nématodes, sont des tubes en plastique (longueur 25 cm, diamètre 6 cm). Chaque tube est composé de cinq sections de 5cm (numérotées de 1 à 5) liées ensemble avec du ruban adhésif, et chaque tube est scellé à chaque extrémité avec un bouchon en plastique percé et couvert avec une toile de maille fine (250 µm) pour empêcher la fuite des animaux (Figure 21). Pour tous les tests, les milieux organiques qui remplissent les compartiments 1 à 5 dans les microcosmes ont d'abord été stérilisés par autoclavage à 105 °C, puis tamisé à 5 mm et soigneusement mélangés.

Seule la dernière partie des microcosmes (section 5) différencie les traitements:

- Dans le traitement « contrôle », aucun traitement n'a été appliqué sur le substrat de la section 5 par rapport aux sections 1 à 4.

- Dans le traitement « microflore », les milieux organiques stérilisés dédiés à la section 5 ont été réinoculés avec une suspension de microflore obtenue après agitation pendant 1h de 500 g de matière organique fraîche dans 2,5 litres d'eau distillée. La suspension a ensuite été filtrée en deux étapes successives: d'abord à 250 µm et ensuite en utilisant des filtres d'analyse microbienne qualitative (filtres Durieux N°149). Dix millilitres de cette suspension ont été transférés dans chaque section 5. La même quantité d'eau distillée a été ajoutée dans les autres sections.

- Dans le traitement « plante », en plus du traitement « microflore », une semaine après réensemencement de la microflore, une plante (*Endymion non-scripta*) a été ajoutée dans la section 5. Des plantes de même morphologie, environ 10 cm de haut, ont été recueillies dans la forêt, leurs racines ont été lavées avec de l'eau distillée et légèrement coupées pour homogénéiser leur morphologie.

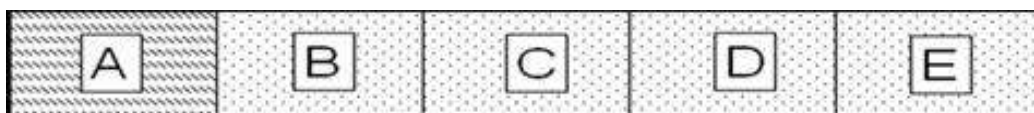


Figure 21 : Dispositif de colonisation unidirectionnelle. Ce dispositif 1 consiste en une série de 5 cylindres de 4cm de diamètre et de 7cm de longueur emboîtés les uns dans les autres. La première section (A) est remplie de sol fauné fraîchement récolté du terrain. Les autres sections (B, C, D et E) sont elle remplie de sol préalablement stérilisé. Les cylindres A et E sont obstrués d'un côté. Au bout de 7 jours les différents cylindres sont séparés les uns des autres et mis à l'extracteur.

Quels que soient les traitements, la section 5 a été séparée de la section 4 avec une toile de maille fine (20 µm) de gaze plastique pour minimiser ou exclure la propagation des biotes du sol (microflore et racines) aux compartiments adjacents. Dans toutes les sections (1 à 5), un centimètre de vide a été laissé entre le substrat et la partie supérieure des tubes afin de permettre le mouvement des collemboles de surface. Quatre réplicats de microcosmes ont été utilisés par traitement.

Introduction des collemboles

Les collemboles ont été extraits vivants à partir de la partie non-stérilisée de la matière organique collectée en utilisant la méthode de l'entonnoir sec et en utilisant des plateaux remplis avec de l'argile humide comme collecteurs. Les collemboles ont ensuite été transférés dans la section 1. Il est connu que l'odeur de la mort est répulsive pour les collemboles, par conséquent, on a attendu deux semaines avant de les introduire dans les microcosmes.

Les microcosmes ont été incubés à température ambiante pendant 12 jours. Les tubes ont ensuite été soigneusement séparés et les collemboles dans chaque section ont été récupérés par la méthode de l'entonnoir sec, comptés et déterminés au niveau de l'espèce en utilisant différentes clés (Gisin 1960 Hopkin 2007).

Analyse des données

Pour chaque traitement, les différences entre les pourcentages de collemboles au sein de chaque section ont été testées par GLM. Avant les analyses, les données de pourcentage ont été transformées en arcsin. Les différences entre les sections ont été identifiées à l'aide du test post-hoc HSD de Tukey. La même analyse a été appliquée pour les formes de vie.

Au niveau des espèces, le nombre d'individus récupérés dans chaque section a été converti dans la valeur du centre de masse des individus (MacMillan et al. 2009) ce qui donne une mesure quantitative du mouvement des espèces au sein de chaque microcosme. Le centre de masse correspond à la distance moyenne entre le point d'application initial (section 1) pour les individus d'une seule espèce. Par conséquent, cela donne une mesure du déplacement des espèces qui est comparable entre les essais. Cette valeur a été calculée sur la base de la formule suivante:

$$\text{Centre de masse} = p1*d1 + p2*d2 + p3*d3 + p4*d4$$

où p_i = proportion d'individus dans la section i du total d'individus récupérés, et d_i = distance entre le point d'application initial (section 1) et le centre de la section i . Ensuite, pour chaque espèce l'impact du facteur «traitement» sur la distance moyenne (centre de masse) de chaque espèce a été testé au moyen de GLM.

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel Statistica (version 7.0, StatSoft, Tulsa, Statsoft, 2001).

C. Résultats

La biomasse microbienne, mesurée par fumigation – extraction, diffère significativement entre les traitements ($F = 38.1$, $p < 0.0001$), avec en moyenne presque 18 fois plus de Carbone microbien dans le traitement microflore + plantes par rapport au control et deux fois plus par rapport au traitement microflore. Par contre, aucune différence en termes d'humidité du sol à la fin de l'expérimentation n'a été détectée entre les traitements ($F = 0.907$, $p = 0.44$) avec une moyenne de 53,2% d'humidité.

Il n'y a pas de différences significatives dans la quantité de collemboles récupérée dans les microcosmes entre les traitements (GLM; $F = 2,25$, $p = 0,16$) avec une moyenne globale de 76,1 ($\pm 11,4$) d'individus par microcosme.

Réponse de l'ensemble des collemboles

Dans le contrôle, plus de 82% des collemboles ont été récupérés dans la première section, là où ils ont été introduits. Seulement moins de 3% ont atteint la troisième et la quatrième section (Figure 22). Lors de l'ajout de microflore dans la cinquième section isolée, le maximum d'individu a été trouvé dans la section 2 (environ 40% du montant total). Le pourcentage de collembole récupéré dans les sections 1 et 2 ne diffère pas, mais est significativement plus élevée que dans les sections 3 et 4. Et 25% des collemboles ont été trouvés dans ces deux dernières sections (Figure 23). Dans le traitement microflore et plante, significativement plus de collemboles ont été trouvés dans la section 3 que dans la section 1, avec une part respective de 31,8% et 18,4% de l'abondance totale. Les deux autres sections ont des valeurs intermédiaires avec 28% dans la section 2 et de 21,8% dans la section 4 (Figure 24).

Le pourcentage de collemboles récupérés dans la section la plus éloignée du point d'introduction est passé de 1,4% dans le traitement de contrôle, à 7,4% dans le traitement avec la microflore, pour atteindre 21,8% dans le traitement avec la microflore + plante. A l'opposé, la quantité de collemboles restés dans la section 1 est passée de 82,7% dans l'expérience de contrôle à 34,9% dans le traitement avec la microflore et à 18,4% le traitement avec la microflore + plante.

Réponse en fonction des formes de vie des collemboles

Dans le contrôle, seuls les collemboles épédaphiques ont atteint la troisième et la quatrième section, avec respectivement 11,5% et 12% de la quantité totale des épédaphiques, Seuls de faibles pourcentages d'hémiédaphiques (17,2%) et d'euédaphiques (11,3%) ont été trouvés dans la section 2 (Figure 25).

Dans le traitement microflore, les épédaphiques ont été récupérés en quantité égale dans les sections 2 et 4, mais avec un pourcentage significativement plus élevé que dans la section 1. Les hémiédaphiques sont significativement plus présents dans la section 2 que dans les sections 3 et 4, tandis que les euédaphiques ont été trouvés en pourcentage significativement plus élevé dans les sections 1 et 2 par rapport aux deux autres sections 3 et 4 (Figure 26).

Les collemboles épédaphiques et euédaphiques sont réparties équitablement entre les différentes sections du microcosme concernant le traitement avec la microflore + plantes. Le pourcentage de collemboles hémiédaphiques récupérés est significativement plus élevé dans la troisième section (38,7%) que dans la première et la quatrième section avec 14% chacun (Figure 27).

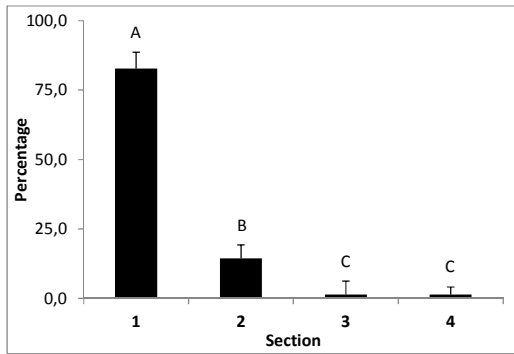


Figure 22 : Pourcentage moyen et écarts types des collembolans dans chaque section du microcosme de contrôle. Les lettres indiquent les différences significatives.

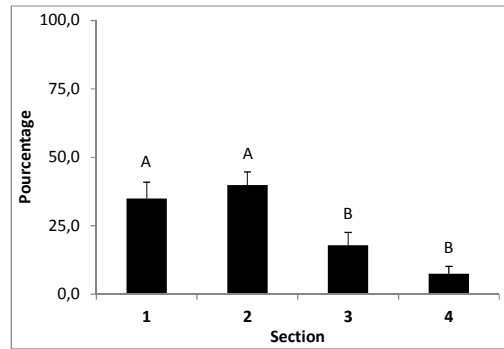


Figure 23 : Pourcentage moyen et écarts types des collembolans dans chaque section des microcosmes avec la microflore inoculée dans la dernière section isolée. Les lettres indiquent les différences significatives.

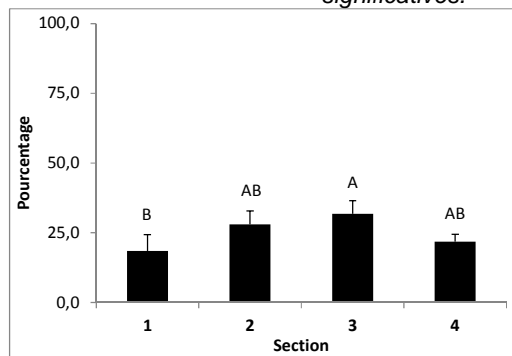


Figure 24 : Pourcentage moyen et écarts types des collembolans dans chaque section des microcosmes avec la microflore inoculée et une plante cultivée dans la dernière section isolée. Les lettres indiquent les différences significatives.

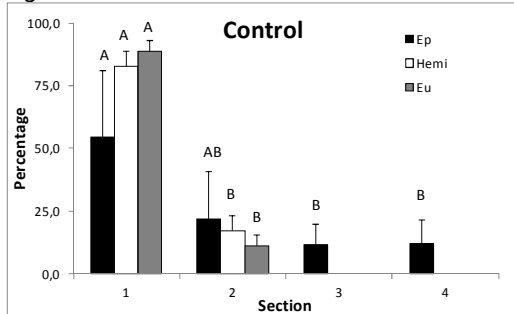


Figure 25 : Pourcentage moyen et écarts types des formes de vie des collembolans récupérés dans chaque section des microcosmes de contrôle. Les lettres indiquent les différences significatives

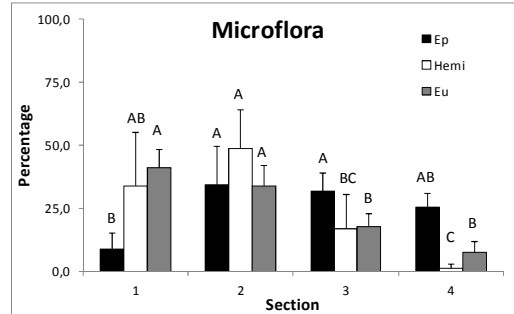


Figure 26 : Pourcentage moyen et écarts types des formes de vie des collembolans récupérés dans chaque section des microcosmes avec la microflore inoculée dans la dernière section isolée. Les lettres indiquent les différences significatives.

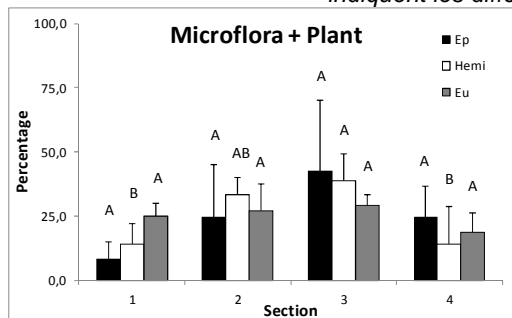


Figure 27 : Pourcentage moyen et écarts types des formes de vie des collembolans récupérés dans chaque section des microcosmes avec la microflore inoculée et une plante cultivée dans la dernière section isolée. Les lettres indiquent les différences significatives.

Réponse des espèces de collemboles

Quatre différents groupes d'espèces peuvent être distingués en fonction de leur réponse de mobilité en fonction du traitement (Tableau 15). Le groupe 1 est composé des espèces présentant un patron de migration (distance) qui ne diffère pas entre les traitements : *Mesaphorura macrochaeta* et *Friesea truncata*. *Lepidocyrtus lanuginosus*, *Entomobrya multifasciata*, *Sminthurinus signatus*, et *Folsomia quadrioculata* appartiennent à un second groupe avec une distance moyenne couverte sensiblement modifiée par l'ajout de ressources alimentaires mais sans différences entre les traitements microflore et microflore + plante. Le groupe 3 est uniquement composé de *Protaphorura armata* qui a seulement été affectée par le traitement microflore + plante. Enfin, le quatrième groupe est composé d'espèces montrant des centres de masse significativement différents pour chaque traitement : *Isotomiella minor* et *Parisotoma notabilis*.

Tableau 15 : Mouvement moyen, en cm, et écart-type et le des différentes espèces de collembole 12 jours après l'application et à partir du point d'application jusqu'au centre de masse. C: contrôle; M: traitement de la microflore; M + P: traitement microflore+ plante. P-niveau de signification: N.s. > 0,05, * <0,05, ** <0,01, *** <0,001. Pour chaque espèce, des lettres différentes indiquent des valeurs significativement différentes; test HSD de Tukey $p < 0,05$. Ép: epedaphique, He: hemiedaphique, Eu: euedaphique

Group	Species	Life-forms	F	P	C	M	M+P
1	<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	Eu	3.2	n.s.	2.0 (1.0) ^A	5.4 (3.4) ^A	6.0 (2.2) ^A
	<i>Friesea truncata</i>	Eu	4.2	n.s.	1.1 (1.3) ^A	5.2 (2.7) ^A	4.2 (2.0) ^A
2	<i>Lepidocyrtus Lanuginosus</i>	Ep	8.9	**	5.7 (2.3) ^B	11.2 (1.0) ^A	10.6 (2.5) ^A
	<i>Entomobrya multifasciata</i>	Ep	8.3	**	1.9 (2.2) ^B	7.2 (1.6) ^A	6.9 (2.4) ^A
	<i>Folsomia quadrioculata</i>	He	66.0	***	0.6 (0.3) ^B	4.3 (0.8) ^A	4.8 (0.6) ^A
	<i>Sminthurinus signatus</i>	He	22.6	***	0.9 (1.2) ^B	7.8 (2.5) ^A	9.9 (1.9) ^A
3	<i>Protaphorura armata</i> gr.	Eu	12.9	**	0.0 (0.0) ^B	1.7 (2.4) ^B	7.9 (3.2) ^A
4	<i>Isotomiella minor</i>	Eu	70.1	***	0.8 (0.6) ^C	4.4 (0.9) ^B	9.3 (1.5) ^A
	<i>Parisotoma notabilis</i>	He	92.7	***	0.2 (0.3) ^C	3.8 (0.8) ^B	10.9 (1.7) ^A

D. Discussion

Les déplacements d'animaux peuvent être considérés sur une gamme d'échelles spatiales et temporelles. Dans les déplacements à grande échelle, les mouvements sont souvent de la dispersion en réponse à une détérioration de l'habitat, ou à la recherche de conditions de reproduction optimales ou des conditions physiologiques, ces déplacements sont essentiellement indépendants de la limitation par les ressources (Southwood, 1962 ; Sinclair, 1984). De petits mouvements à petites échelles, couvrant une petite partie de la population, sont souvent dus à la limitation par les ressources locales et peuvent être déclenchés par des activités de recherche alimentaire. Notre étude démontre clairement l'importance du comportement alimentaire, fondé sur la reconnaissance de la qualité de patch lointain, pour le déplacement des collemboles. En effet, l'absence d'habitat favorable (pas de nourriture à un point éloigné) montre la quasi absence de déplacement des collemboles. Toutefois, l'enrichissement de la dernière section du dispositif expérimental avec un produit alimentaire a un effet significatif sur le déplacement des collemboles. Plus de 60% des collemboles ont quitté leur lieu d'introduction dans le traitement microflore ou microflore + plante alors que moins de 25% l'ont fait dans le contrôle. Les collemboles sont connus pour se déplacer vers des sources de CO₂, ils se répartissent d'une manière similaire à celle des nématodes parasites des plantes qui trouvent les racines émettrices de CO₂ dans le sol (Klinger, 1965). Il est fort probable que ceci explique aussi la plus grande quantité de collemboles se déplaçant en présence des racines d'une plante.

Selon les traits morphologiques des formes de vie des collemboles, un gradient positif de mobilité est souvent établie à partir des espèces euédaphiques jusqu'aux espèces épédaphiques. Ce n'est que partiellement vérifié par nos données (Figure 28). À l'exception du contrôle, dans les deux autres traitements (microflore et microflore + plante) les espèces euédaphiques présentent des patrons assez similaires de déplacement par rapport aux espèces épédaphiques. Le fait intéressant, toutefois, est que le modèle de déplacement des espèces épédaphiques est très peu affecté par les différents traitements tandis que l'ajout de ressources alimentaires a fortement modifié le schéma de dispersion des espèces hémi- et euédaphiques. Le traitement microflore + plante a conduit à un pourcentage plus élevé d'espèces hémiédaphiques et euédaphiques dans la section 4 des microcosmes et à un pourcentage inférieur dans la section 1.

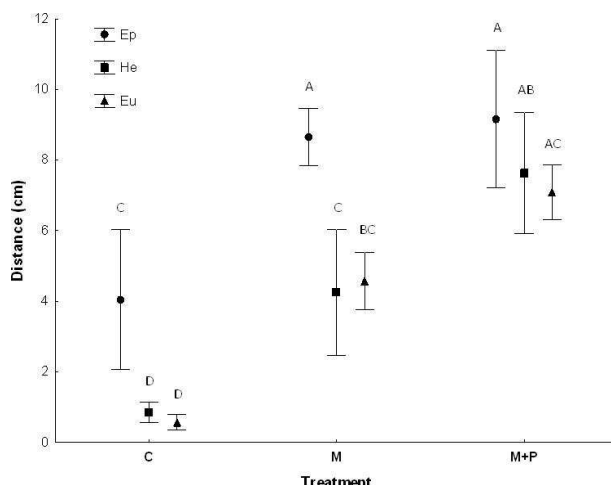


Figure 28 : Relation entre les formes de vie des collemboles et les distance de déplacement

Même si des différences de mobilité entre les formes de vie ont été détectées, nos résultats révèlent aussi des différences de comportement de déplacement entre les espèces d'une même forme de vie. Par exemple, la moitié des espèces euédaphiques ont une distance moyenne similaire de migration entre les trois traitements tandis que l'autre moitié montre de fortes différences de distance parcourue entre les traitements.

E. Conclusion

Si la microflore du sol et les racines des plantes ont un effet attractif sur le déplacement des collemboles plus grand que la microflore seule et si les collemboles épédaphiques se déplacent plus que les formes de vie vivant dans le sol (hémi- et eu-édaphique), ces **types de déplacement pour recherche alimentaire ne semble par contre pas liés au type de forme de vie des collemboles. Cependant l'effet combiné de la microflore du sol et des racines des plantes est d'autant plus grand que collemboles vivent en profondeur.** Par ailleurs, la distance de déplacement des collemboles est espèce-spécifique et ne semble pas, non plus, lié au type de forme de vie.

Il semble y avoir 4 types de déplacement lié à l'exploration du milieu pour la recherche de ressource alimentaire (Figure 29). Certaines espèces sont indifférentes à la présence de microflore ou de racines de plante, d'autres se déplacent dès la présence de microflore alors que pour certaines il faut la présence combinée de racine de plante et de microflore pour provoquer un déplacement. Enfin le dernier type se déplace d'autant plus qu'en plus de microflore il y a aussi des racines de plante.

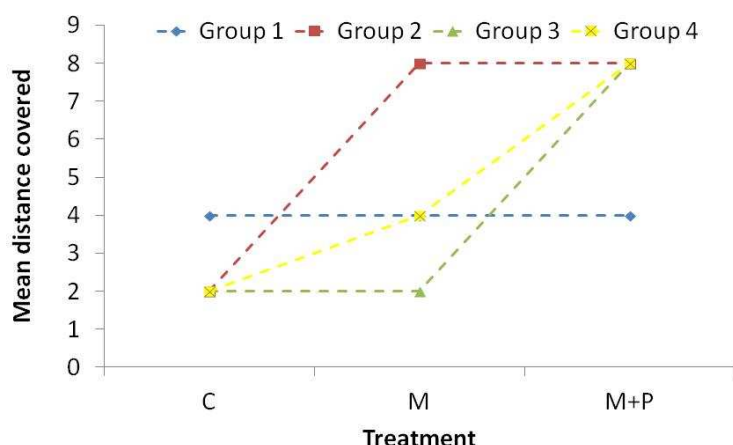


Figure 29 : Types de déplacement des collemboles en réponse à la présence de microflore et de racine de plante. Group 1 : pas d'effet. Group 2 : déplacement en présence de microflore. Group 3 : déplacement en présence de microflore et racine de plante. Group 4 : agmentation du déplacement lors de la présence de racine de plante et de microflore par rapport à la microflore seule.

Pour résumée, nous avons donc montré que **les traits morphologiques (et donc les formes de vie) ne sont qu'en partie des indicateurs de déplacements en terme de recherche de nourriture. Les espèces épédaphiques se déplacent, qu'importe la présence ou non de nourriture, alors que les déplacements des espèces euédaphiques sont conditionnés par le type de nourriture.**

En termes de recommandation de gestion, on ne peut donc pas en tirer de conclusion, puisque :

- la microflore du sol et les racines des plantes ont un effet attractif sur le déplacement des collemboles plus grand que la microflore seule ;
- les collemboles épédaphiques se déplacent plus que les formes de vie vivant dans le sol (hémi- et eu-édaphique) ;
- l'effet combiné de la microflore du sol et des racines des plantes est d'autant plus grand que les formes de vie des collemboles sont de profondeur ;
- la distance de déplacement des collemboles est idiosyncratique et ne semble pas lié au type de forme de vie.

2.1.3. Expériences en laboratoire : «Influence des communautés de micro-organismes sur le comportement exploratoire des vers de terre »

Les vers de terre entretiennent de nombreuses relations avec les microorganismes et de nombreux travaux se sont attachés à décrire ces interactions (Scheu, 1987 ; Brown, 1995). Les relations entre vers de terre et microorganismes sont complexes et différent selon les échelles d'observation, les espèces de vers de terre ou le groupe écologique considéré. Certaines études montrent que la structure et l'activité des microorganismes sont modifiées suite à l'ingestion de sols par les vers de terre (Scheu, 1987 ; Binet et al., 1998 ; Aira et al., 2006 ; Bernard et al., 2012) et que les profils métaboliques des microorganismes sont modifiés différemment selon l'espèce ou la catégorie écologique (Scheu et al., 2002 ; Sheehan et al., 2008).

Les microorganismes sont une ressource alimentaire pour les vers de terre (Brown, 1995 ; Bonkowski et Schaefer, 1997 ; Curry et Schmidt, 2007). Certains groupes de microorganismes, comme les actinomycètes ou les champignons, sont présents en plus grand nombre dans les contenus intestinaux et les turricules des vers de terre que dans le sol environnant (Tiwari et Mishra, 1993 ; Wolter et Scheu, 1999 ; Jayasinghe et Parkinson, 2009). L'attractivité pour certaines espèces de champignons a été mise en évidence avec des tests de choix de préférence alimentaire (Bonkowski et al., 2000). Ce qui suggère l'existence de stimuli conditionnant le comportement exploratoire des vers de terre lors de leur recherche alimentaire (Zirbes et al., 2011).

A. Objectifs, questions et hypothèses

Cette étude expérimentale porte sur l'influence des microorganismes sur le déplacement des vers de terre. Les objectifs sont (1) de tester expérimentalement l'hypothèse selon laquelle le comportement d'exploration des vers de terre est influencé par un type de communauté microbienne particulier, (2) de déterminer si ce comportement diffère selon l'espèce ou le groupe écologique considéré, et (3) de tester l'influence des niveaux de densité intra-spécifique des vers de terre sur leur comportement exploratoire.

B. Matériels et méthodes

Dispositif expérimental

Afin de tester si les communautés de microorganismes influencent le comportement exploratoire des vers de terre, une expérimentation dans un dispositif type olfactomètre a été réalisée. Deux types de communautés microbiennes, issues soit de sol de prairie soit de sol de forêt, ont été choisis comme traitements. Pour tester si l'effet varie selon l'espèce de vers de terre considérée, plusieurs espèces de vers de terre (*Lumbricus terrestris* (Linné, 1758), *Allolobophora chlorotica* (Savigny 1826) et *Aporrectodea icterica* (Savigny 1826)) ont été étudiées à différents niveaux de densité intra-spécifique (5-40 individus). L'expérimentation a été conduite dans un dispositif proche de celui de Zirbes et al. (2011) comportant deux parties distinctes (Figure 30). Ce dispositif se constitue d'une chambre centrale composée d'un cylindre central de PVC (hauteur d'environ 40 cm et diamètre de 20 cm) et de trois bras latéraux composés de cylindres de PVC (9 cm de diamètre et 20 cm de long) placés à équidistance les uns des autres. Dans la zone terminale de chacun des bras (les 5 derniers cm), un traitement différent a été appliqué.

L'ensemble du dispositif a été rempli avec un sol de type Rendosol (INRA 1998) préalablement tamisé à 2 mm et stérilisé (Tableau 16). L'étape de stérilisation du sol a consisté en deux cycles à l'autoclave à 100°C, espacés de 24 à 48h. La chambre centrale a ainsi été remplie avec 2,5 kg de sol stérilisé et 1 kg de sable minéral (au fond de la chambre). Les trois bras ont chacun reçu 600 g de sol stérilisé pour un total de 5,30 kg par dispositif.

L'expérimentation a été réalisée sur plusieurs séries de dispositifs. Lors de chaque série, les dispositifs ont été assemblés et placés dans une chambre obscure et calme, à température constante (22 ± 2 °C). Entre les séries, les différentes pièces du dispositif ont été nettoyées avec de l'alcool et séchées dans une étuve ventilée afin d'éliminer toute odeur éventuelle.

Tableau 16 : Résumé des caractéristiques principales du sol utilisé dans l'expérimentation

Variables	Sol	Unités
pHeau	7.7	-
CaCO ₃	35	%
C organique	5.42	g.kg ⁻¹
N total	0.47	g.kg ⁻¹
C:N	11.50	-
Argile	35	%
Limon	42	%
Sable	23	%

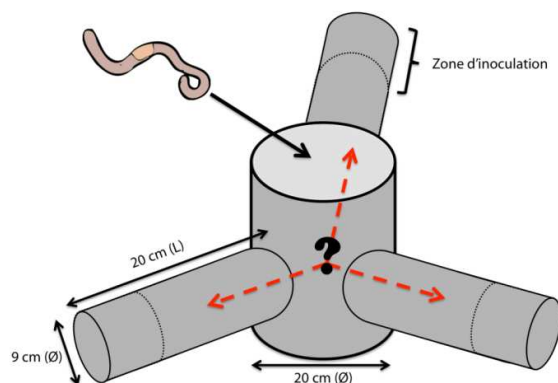


Figure 30 : Représentation du dispositif expérimental. Les zones d'inoculation des différents traitements sont représentées dans la partie terminale de chacun des bras latéraux.

Les communautés de microorganismes

Deux communautés de microorganismes ont été utilisées lors de cette expérimentation : une communauté issue d'un sol forestier (N49° 29' 18", E001° 4' 57") et une autre issue d'un sol prairial (N49° 27' 34", E001° 4' 36"). Les microorganismes ont été extraits à partir de filtrats de bouillon de sol, préparé en pesant 500 g de sol puis mis en solution avec 2,5 litres d'eau déminéralisée, selon le protocole adapté d'Eisenhauer et al. (2009). Chaque bouillon a été obtenu après agitation orbitale pendant 1h30 suivie par une filtration sur papier filtre (Durieux N°149).

Un volume de 50 ml des différents filtrats microbiens a été inoculé dans les extrémités terminales des bras latéraux (les 5 derniers centimètres) pour constituer les deux traitements *prairie* et *forêt*. Le 3^{ème} bras a, quant à lui, reçu 50 ml d'eau milliQ pour le traitement de *contrôle*. Les étapes d'inoculation des bras ont été réalisées une semaine avant chaque expérimentation. Au cours de cette période, les bras ont été placés dans une chambre obscure à 20 ± 2 °C pour permettre le développement et la stabilisation des communautés microbiennes.

Les espèces de vers de terre

Trois espèces de vers de terre appartenant à deux groupes écologiques ont été utilisées : *L. terrestris*, *A. chlorotica* et *A. icterica*. Ces espèces figurent parmi les plus communes dans la plupart des écosystèmes de Haute-Normandie (Decaëns et al. 2008). Seuls des individus adultes (présentant un clitellum) ont été utilisés lors des expériences. Avant le début de chaque série d'expérimentation, les vers de terre ont été placés pendant 24h dans des boîtes en PVC contenant un papier filtre humidifié afin de limiter les contaminations fécales.

Pour chaque espèce, plusieurs niveaux de densités intra-spécifiques ont été testés : 5, 10, 20 et 40 individus. Chaque niveau de densité a été répété 5 fois par espèce. Au début de l'expérimentation, les vers ont été placés au centre du cylindre central. Après une nuit, les dispositifs ont été démontés et les vers présents dans les bras latéraux ont été comptés.

Analyse des données

Les résultats sont exprimés en taux de mouvement calculés selon l'espèce, le niveau de densité intra-spécifique et les lieux de déplacement. Nous avons ainsi défini plusieurs taux de mouvement : (i) un *taux de mouvement général* défini comme la proportion d'individu ayant bougé du cylindre central vers n'importe quel bras latéral et (ii) un *taux de mouvement spécifique* défini selon la proportion d'individu ayant bougé spécifiquement vers un traitement particulier.

Nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés (GLM) (erreur quasi-binomiale et fonction de lien logit) pour tester les différences entre taux de mouvement en fonction des traitements microbiens et des niveaux de densité intra-spécifique.

Les analyses ont été réalisées avec le logiciel R (RCoreTeam 2012) et la librairie stats, avec un seuil de significativité fixé à 5%.

C. Résultats

Taux de mouvement général

La Figure 31 présente les taux de mouvement général des trois espèces de vers de terre en fonction de la densité intra-spécifique. Excepté pour *A. chlorotica*, des différences significatives entre niveaux de densité intra-spécifique sont observées (GLM quasibinomiale, $p < 0.01$). Un patron similaire en *courbe en cloche inverse* est retrouvé pour les deux espèces *A. icterica* et *L. terrestris* avec des maximum de mouvement pour les densités faible (5 individus) et forte (40 individus) et un minimum pour la densité de 20 individus. La densité de 10 individus génère quant à elle un taux de mouvement intermédiaire (Figure 31).

Effet des communautés de microorganismes sur les taux de mouvement spécifique

Les taux de mouvement spécifique vers les différents traitements microorganismes sont présentés dans la Figure 32. Pour l'espèce *A. chlorotica*, nous n'observons pas de différence entre les traitements. Des différences significatives sont observées pour les deux autres espèces. Pour *A. icterica*, le taux de mouvement spécifique est significativement plus important vers le traitement issu du bouillon de microorganismes de forêt (30.3% forêt, 14.7% contrôle et 11.5% prairie). Une tendance similaire est observée pour *L. terrestris* avec un taux de mouvement plus fort vers le traitement forêt (26.5%), cependant il n'y a pas de différence significative avec le traitement de contrôle.

Effet de la densité intra-spécifique et des communautés de microorganismes sur les taux de mouvement spécifique

Le Tableau 17 et la Figure 33 présentent les résultats des taux de mouvement spécifique en fonction des traitements microorganismes et de la densité intra-spécifique des vers de terre. Les résultats des GLMs indiquent qu'il n'y a pas d'effet de densité dépendance pour *A. chlorotica*. En ce qui concerne *A. icterica* et *L. terrestris*, il y a des effets significatifs du traitement microorganisme et de la densité intra-spécifique sur le déplacement de ces deux espèces. L'effet de l'interaction des deux facteurs n'est cependant pas significatif.

Tableau 17 : Résultats des GLMs testant les effets des traitements microorganismes et de densité intra-spécifique sur les « taux de mouvement spécifiques » des trois espèces de vers : *A. chlorotica*, *A. icterica* et *L. terrestris*. Les différences significatives ont été identifiées à partir de GLMs au seuil de significativité de 5%. (***) $p.value < 0.001$; ** $p.value < 0.01$; * $p.value < 0.05$; NS : non significatif).

Espèce	Facteur	Df	F	p.value
<i>A. chlorotica</i>	Tr. microorg	2	0.262	ns
	Densité	3	0.081	ns
	Tr. microorg*Densité	6	0.800	ns
<i>A. icterica</i>	Tr. microorg	2	10.770	***
	Densité	3	4.457	**
	Tr. microorg*Densité	6	1.303	ns
<i>L. terrestris</i>	Tr. microorg	2	8.648	***
	Densité	3	5.380	**
	Tr. microorg*Densité	6	2.046	ns

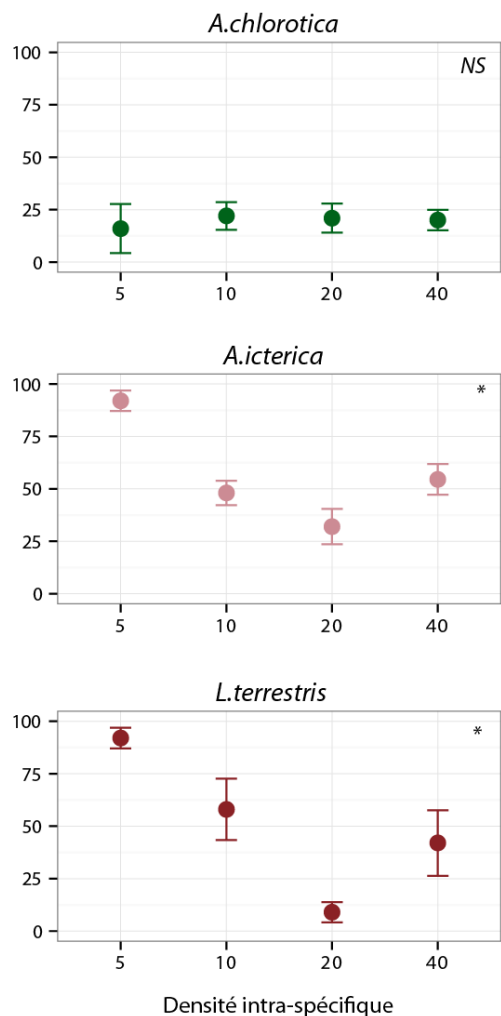


Figure 31 : Taux de mouvement général (moyenne \pm erreur standard exprimée en pourcentage) en fonction de la densité intra-spécifique pour les trois espèces de vers de terre. Les différences significatives ont été identifiées à partir de GLMs au seuil de significativité de 5%. (***p*.value < 0.01; **p*.value < 0.05; NS : non significatif).

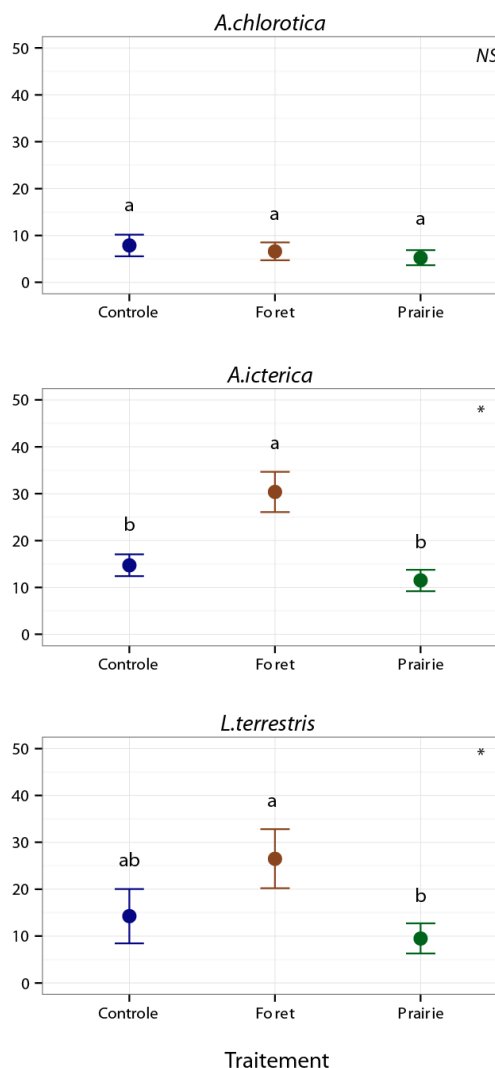


Figure 32 : Taux de mouvement spécifique (moyenne \pm erreur standard exprimée en pourcentage) en fonction des communautés de microorganismes pour les trois espèces de vers utilisées. Les lettres indiquent les différences entre traitements (TukeyHSD). (***p*.value < 0.01; **p*.value < 0.05; NS : non significatif).

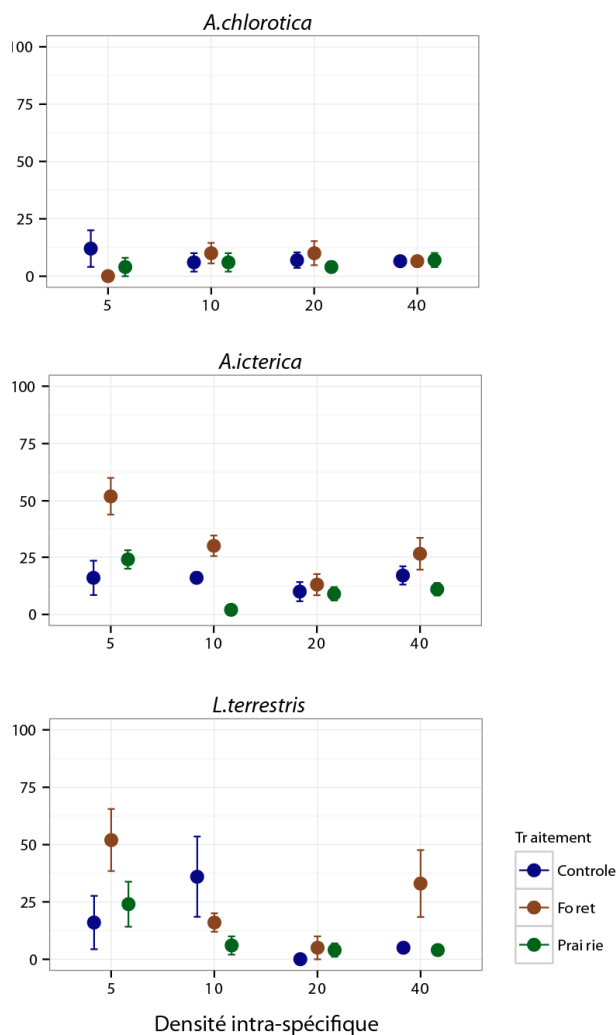


Figure 33 : Taux de mouvement spécifique (moyenne \pm erreur standard exprimée en pourcentage) en fonction des communautés de microorganismes et de la densité intra-spécifique pour les trois espèces de vers de terre. Les tests statistiques associés à cette figure sont résumés dans le Tableau 17.

D. Discussion

Influence des communautés microbiennes sur l'exploration de l'habitat

Comme dans le cas des stratégies de dispersion chez les animaux (Bowler et Benton, 2005), de récentes études menées chez les vers de terre soulignent l'importance des conditions environnementales dans le déterminisme de la dispersion (Mathieu et al., 2010 ; Caro, 2012). En comparant des sols de bonne et de mauvaise qualité, Mathieu et al. (2010) montrent que les taux de matière organique ou le pH modifient les taux de dispersion chez *A. ictERICA* et *D.venata* ; de même que la présence de couvert avec de la litière naturelle ou artificielle. Dans notre étude, qui ne porte pas sur la dispersion mais sur l'exploration de l'habitat, l'attraction préférentielle vers le traitement *microorganismes de forêt* pourrait traduire cette qualité d'habitat, en tant que ressources alimentaires. Ainsi, les comportements d'exploration observés pourraient être liés à ces préférences alimentaires comme décrites par plusieurs auteurs (Darwin, 1881 ; Westernacher et Graff, 1987 ; Doube et al., 1997 ; Curry et Schmidt, 2007).

Le déplacement préférentiel vers le sol inoculé avec des microorganismes de forêt pourrait ainsi être liée aux fortes biomasses de champignons dans ces systèmes (Swift et al., 1979 ; Frostegard et Baath, 1996 ; Hattenschwiler et al., 2005 ; Bardgett et al., 2007). Les champignons constituent une ressource alimentaire importante pour les vers de terre (Curry et Schmidt, 2007), ce que démontrent Bonkowski et al. (2000) concernant les préférences de certaines espèces de vers pour des champignons saprotrophiques tels que *Cladosporium cladosporioides*, *Fusarium nivale* et *Mucor sp.* Ils ont également trouvé que cette sélection varie considérablement entre espèces de vers de terre,

suggérant ainsi que les champignons via leur activité de décomposeurs serviraient d'indicateurs de la présence de source alimentaire proche comme de la MO fraîche. Toutefois, il se peut aussi que nos observations traduisent une qualité de mutualiste présent avec le type de communauté de microorganisme (Lavelle et al., 1995; Trigo et al., 1999). La préférence des vers de terre peut donc s'expliquer par la présence d'un partenaire fongique qui en dégradant certains composés, comme la cellulose et la lignine, rend plus facile l'assimilation de certaines ressources par les vers de terre.

Ces attractions préférentielles supposent l'existence de signaux ou stimuli influençant le comportement d'exploration des vers de terre. L'olfaction pourrait être le mécanisme essentiel guidant les vers de terre jusqu'à une ressource particulière. Il a été remarqué que les vers de terre disposent de chémorécepteurs situés sur leur prostomium et sur l'épithélium buccal permettant la détection de composés tels que la quinine ou les sucres (Laverack, 1960 ; Edwards et Bohlen, 1996). De plus, les champignons peuvent libérer certains composés volatiles ou métabolites secondaires lors de la dégradation des parties sénescents des plantes (Wenke et al., 2010). Les récents travaux de Zirbes et al. (2011) montrent le rôle de certains composés, tels que l'éthyl pentanoate et l'éthyl hexanoate émis par un champignon *Geotrichum candidum*, qui attirent spécifiquement *Eisenia fetida*.

Nos résultats montrent des différences sur les taux de mouvement selon l'espèce étudiée. Pour *A. ictERICA* et *L. terrestris*, nos résultats montrent une attraction préférentielle vers le sol inoculé avec les microorganismes issus du sol de forêt. Ainsi, les préférences de *L. terrestris* pour le traitement forêt pourraient être dues à ses préférences pour les champignons saprotrophiques comme le montrent les tests de préférence de Bonkowski et al. (2000). Pour *A. ictERICA*, aucune référence ne fait état de ses préférences alimentaires. Nos observations reportent également que les taux de mouvement pour *A. chlorotica* ne varient pas en fonction du traitement microbien.

Densité dépendance de l'exploration de l'habitat

Nous n'observons aucune relation entre la densité en individus et le taux de mouvement chez *A. chlorotica*. Toutefois pour *A. ictERICA* et *L. terrestris*, nous observons un effet de la densité intraspécifique. Cet effet peut se représenter par un patron de mouvement de courbe en cloche inverse avec de forts taux de mouvement à faible densité, un taux de mouvement minimal à densité moyenne suivi d'une augmentation du taux de mouvement à forte densité intra-spécifique. Ce patron suggère un changement des facteurs déterminants le mouvement de ces espèces : (i) à faibles densités, les individus semblent avoir des comportements de mouvement liés à l'exploration de l'habitat jusqu'à un certain seuil de densité, et (ii) à fortes densités, le déplacement des individus semblent contraint par la densité intra-spécifique. Ce seuil de densité pourrait correspondre à un seuil de densité au delà duquel la construction de niche (*sensu* Caro, 2012), et les rétroactions des activités d'ingénieries deviennent contraignantes et forceraient la dispersion des vers de terre. Ces résultats pourraient expliquer, en partie, les comportements agrégatifs et la formation de zone de fortes densités en individus (*e.g.* patches) observables dans les études *in situ* pour certaines espèces de vers de terre, comme *L. terrestris*, (Valckx et al., 2009 ; Richard et al., 2012).

E. Conclusion

Nous avons décelé une préférence pour les microorganismes issus d'un sol de forêt chez deux espèces : *L. terrestris* et *A. ictERICA*. Nous avons également observé une influence significative de la densité d'individus sur le comportement de déplacement des vers de terre. **Avec l'augmentation de la densité intraspécifique, les taux de mouvement commencent par diminuer avant de ré-augmenter aux plus forts niveaux de densité** (Figure 34, patron en cloche inverse). **Ce patron résulterait d'un compromis entre (1) les mécanismes de construction de niche** (tels que décrits dans Caro 2012) qui peuvent expliquer une diminution du déplacement avec une augmentation du nombre de conspécifiques jusqu'à atteindre un seuil ou les individus sont agrégés **et (2) la compétition intra-spécifique**, qui pousserait les individus à se déplacer au delà d'un seuil critique de densité (dmin sur la Figure 34).

Cette étude montre que le comportement exploratoire de l'habitat par les vers de terre est influencé par les communautés de micro-organismes et qu'il diffère selon les espèces. La densité dépendance joue également un rôle dans le taux de mouvement de ces vers de terre lors de leur exploration de l'habitat. Nous montrons également l'existence d'un patron commun à deux espèces de vers de terre (*L. terrestris* et *A. icterica*) pouvant être le fruit d'un compromis entre déterminants (attraction entre conspécifique et compétition intra-spécifique) influençant le déplacement des vers de terre.

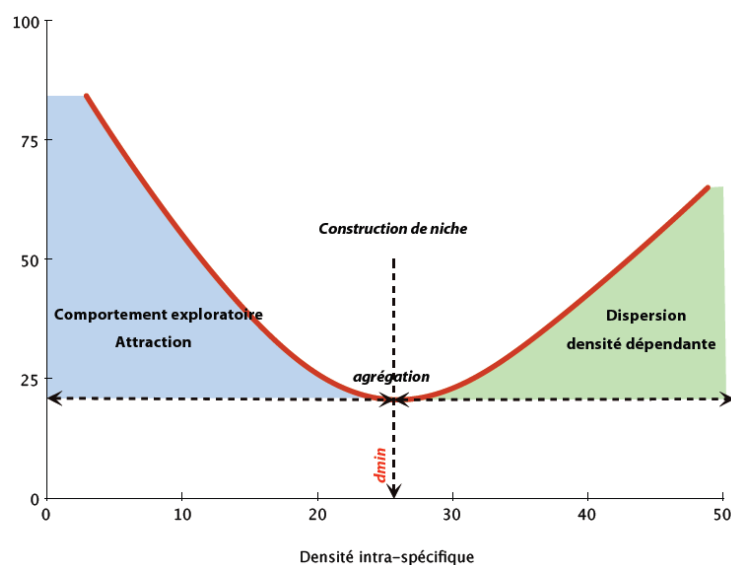


Figure 34: Schéma illustrant le patron de courbe en cloche inverse observé dans l'expérimentation et le compromis pouvant exister entre construction de niche et compétition intra-spécifique.

Ces résultats apportent des éléments de compréhension sur les mécanismes intervenant dans la construction de niche et la formation de zones d'agrégation (e.g. patches) d'individus en condition *in situ* observables chez certaines espèces de vers de terre, comme *L. terrestris* (Richard et al. 2012). De plus amples recherches sont nécessaires pour mieux comprendre les mécanismes intervenant dans le déterminisme du déplacement des vers de terre, comme le rôle joué par l'olfaction, l'existence de mécanismes de facilitation (e.g. ré-utilisation de galeries) ou des déplacements induits par un comportement collectif (Zirbes et al. 2010). Par exemple, il serait intéressant d'identifier et de mesurer les composés volatiles qui pourraient être à l'origine de l'attraction des vers de terre par les communautés microbiennes. Certains composés émis par les microorganismes, et particulièrement par les champignons, peuvent attirer spécifiquement les vers de terre (Zirbes et al. 2011). Il serait aussi intéressant de mesurer le comportement exploratoire des vers de terre par l'utilisation de technique de radiographie à rayon X (Caro *et al.*, 2012) pour visualiser les mouvements des vers de terre sur la période d'expérimentation et ainsi statuer sur l'existence de mécanismes de facilitation (e.g. ré-utilisation de galeries) ou de déplacement induits par un comportement collectif (Zirbes et al. 2010).

2.2 Traits d'effets : étude en cosmes

Les vers de terre sont fréquemment cités comme des espèces clefs au sein des communautés d'invertébrés édaphiques des agro-écosystèmes tempérés. Ils influencent fortement le fonctionnement du sol à différentes échelles de temps et d'espace (Lee, 1985 ; Lavelle et Spain, 2001). Ils régulent les activités microbiennes et modulent ainsi indirectement la dynamique de la matière organique (MO) et des éléments nutritifs (Marinissen et Rüter, 1993 ; Lavelle, 2002). Ils contribuent aussi directement à la formation de la structure du sol en produisant des macro-agrégats stables (Lavelle, 1997 ; Blanchart et al., 1999). Toutefois, l'effet des vers de terre sur la protection de la MO et la stabilisation des agrégats du sol dépend des caractéristiques des sols et de leur usage (Pulleman et al., 2005).

Les sols agricoles du Bassin Parisien sont principalement dédiés aux cultures céréalières intensives caractérisées par de faibles intrants organiques et un labour conventionnel. Ces pratiques culturales conduisent dans le contexte local à la dégradation du sol par la perte MO et l'altération de ses propriétés physiques, notamment la perte de la stabilité de la structure (Balesdent, 1996 ; Le Bissonnais et Arrouays, 1997). Par opposition, les sols prairiaux présentent quant à eux des teneurs en matières organiques plus importantes et des structures plus stables (Hedde et al., 2013).

A. Objectifs, questions et hypothèse

L'objectif de cette étude est de quantifier et de comparer l'effet de plusieurs espèces de vers de terre sur l'agrégation, la stabilité de la structure et la dynamique des matières organiques de sols aux caractéristiques contrastées. L'hypothèse est qu'il est possible d'établir des groupes fonctionnels d'effet des espèces lombriciennes. L'approche expérimentale pour quantifier certains traits d'effet d'espèces lombriciennes sur le fonctionnement des sols consiste en la mise en place de microcosmes comprenant des combinaisons de sols et d'espèces de vers de terre en conditions contrôlées de laboratoire. Différents types de sol du Bassin Parisien, quatre sols (Luvisol, Calcisol, Reductisol et Colluviosol) et un sol Morvandiau (Brunisol) sous trois usages (pelouse, prairie permanente et grande culture), ont été incubés en présence ou absence de plusieurs espèces de vers de terre.

B. Matériels et Méthodes

Caractéristiques des sols

La couche superficielle (0-20 cm) du sol de 7 parcelles a été prélevée en plusieurs points et mélangée. La localisation et l'usage du sol des parcelles sélectionnées sont décrits dans le Tableau 18. Les sols LuvCA, CalP, ColCA, RedCA et RedPP permettent de reconstituer une séquence régulièrement rencontrée en vallée de Seine, allant d'un plateau limoneux cultivé (LuvCA) à un coteau calcaire (CalP) au pied duquel se situe un sol de colluvion, cultivé (ColCA). Dans la plaine alluvionnaire, on trouve des Reductisols sous culture annuelle et sous prairie permanente (RedPP et RedCA). Les deux sols du Morvan permettent d'inclure des sols à pH plus acide. Les sols ont été séchés, émiétés puis tamisés à 2 mm et stockés jusqu'à leur utilisation pour la mise en exposition des vers de terre.

Tableau 18: Localisation et usage du sol des parcelles sélectionnées

Type de sol	Usage du sol		Ville	Région	Coordonnées
Calcisol	Pelouse	CalP	Hénouville	Normandie	49°27'31"N, 0°57'40"E
Brunisol	Prairie permanente	BruPP	Maison Baude	Morvan	47°18'16"N, 4°9'29"E
Reductisol	Prairie permanente	RedPP	St-Martin-de-Boscherville	Normandie	49°26'54"N, 0°57'09"E
Luvisol	Culture annuelle	LuvCA	Versailles	Ile de France	48°48'19"N, 2°04'54"E
Reductisol	Culture annuelle	RedCA	St-Martin-de-Boscherville	Normandie	49°26'52"N, 0°57'06"E
Colluviosol	Culture annuelle	ColCA	Hénouville	Normandie	49°27'45"N, 0°57'31"E
Brunisol	Forêt feuillus	BruFF	Maison Baude	Morvan	47°18'13"N, 4°9'35"E

Les analyses élémentaires réalisées sur les sols ainsi préparés sont présentées dans le Tableau 19. Les sols présentent caractéristiques très contrastées. Par exemple, les teneurs en Corg vont de 10 à 59 g kg⁻¹ (LuvCA et BruPP, respectivement), le pourcentage d'argile de 7 à 40 mg g⁻¹ (ColCA et RedPP, respectivement) et des teneurs en carbonates de 0 à 678 g kg⁻¹ (LuvCA ou BruPP et CalP, respectivement).

Tableau 19 : Caractéristiques pédologiques des sols étudiés

Code	Corg (g kg ⁻¹)	Ntot (g kg ⁻¹)	CEC	Argiles (mg g ⁻¹)	Limons (mg g ⁻¹)	pH eau	CaCO3 g kg ⁻¹	P ₂ O ₅ g kg ⁻¹
CalP	54,4	5,0	2,23	12,57	6,97	7,93	678,05	0,19
BruPP	58,9	4,9	22,67	19,50	15,10	5,14	0	ND
RedPP	49,8	5,0	43,10	40,87	35,44	7,89	223,8	0,32
RedCA	35,6	3,7	38,26	34,93	36,06	8,17	252,77	0,24
ColCA	24,9	2,2	1,42	7,13	16,60	8,03	106,36	0,38
LuvCA	10,0	1,1	11,5	16,7	56,2	7,4	0	0,36

Exposition des vers de terre aux différents sols

Initialement, il était prévu de s'intéresser à six espèces lombriciennes. Ces espèces diffèrent par leur taille et leur localisation dans le sol et appartiennent à deux catégories éco-morphologiques : les endogés et les anéciques (Tableau 20). Tous les individus ont été collectés dans des sols agricoles et prairiaux du centre de Versailles-Grignon, à proximité ou dans l'essai dit de « La Cage ». Les animaux ont été placés dans des bacs « restaurant » contenant du sol de la parcelle où ils ont été prélevés en attendant le début de l'expérimentation. Les travaux ont portés à la fois sur les animaux adultes et juvéniles des espèces. Dans le but d'être synthétique dans ce rapport, seuls les résultats portant sur les adultes sont présentés. La production d'agrégats par *A. chlorotica* étant très faible et ne permettant pas d'en obtenir une quantité suffisante, cette espèce a été écartée des résultats.

Tableau 20: Description des espèces lombriciennes étudiées (d'après (Bouché, 1972).

	Code	Longueur (mm)	Largeur (mm)	Masse (mg)	Catégorie éco- morphologique
<i>Allolobophora chlorotica</i> (Savigny 1826)	Ach	50-80	3-7	500-700	Epi-endogé
<i>Aporrectodea caliginosa</i> (Savigny 1826)	Acal	60-80	3,5-4,5	180-840	Endogé
<i>Aporrectodea icterica</i> (Savigny 1826)	Aict	70-90	3-4	700-1200	Endogé
<i>Aporrectodea longa</i> (Ude 1885)	Alon	130-170	5,5-8	1200-3800	Anécique
<i>Aporrectodea giardi</i> Ribeaucourt 1901	Agja	150-250	5-7	1520-3150	Anécique
<i>Lumbricus terrestris</i> Linnaeus 1758	Lte	130-250	7-9	5000-15000	Anécique

Les tests de survie des individus nous ont obligés à écarter le Brunisol sous forêt car les individus y mourraient. Deux jours avant le début de l'expérimentation (J-2), les animaux sont extraits des bacs « restaurant », placés individuellement dans des boîtes de pétri, et mis à jeuner afin de vider leur tube digestif. La veille du début de l'expérimentation (J-1), les terres sont placées dans des boîtes plastiques et réhumectées à 60% de leur capacité de rétention en eau. Le délai de 24 heures avant la mise en exposition des vers de terre permet d'assurer la plupart des équilibres chimiques. L'expérimentation débute (J0) lorsque les animaux sont placés dans les boîtes plastiques (microcosmes) à 11 °C à l'obscurité et se termine après 21 jours (J+21). Ce travail a nécessité la mise en place d'une chambre thermorégulée d'élevage et d'expérimentation de 6 m², dont la construction a été achevée en fin d'hiver 2011.

Estimation de la production d'agrégats

Après 7, 14 et 21 jours, les agrégats produits par les vers de terre ont été collectés dans les cosmes à l'aide d'une pince ou d'une spatule et concerne l'ensemble des turricules produits par les vers de terre dans la colonne de sol. Puis, les agrégats ont été laissés à sécher 48 heures à température ambiante et ensuite pesés pour obtenir la masse de turricule sèche. Les résultats sont exprimés en masse d'agrégat sèche par ver et par jour (g agrégat / ver / jr).

Mesure de la stabilité de la structure des agrégats

Au sein des agrégats poolés par espèces et par sol, 3 aliquots sont réalisés sur lesquels la mesure de la stabilité structurale est réalisée par la méthode développée par Le Bissonnais (1996). Cette méthode est réalisée sur des agrégats secs de 3-5 mm de diamètre auxquels a été appliqué l'un des 3 traitements qui permettent de séparer les principaux mécanismes de désagrégation : une agitation dans l'eau après une réhumectation préalable dans l'éthanol qui simule la désagrégation mécanique sous l'effet des gouttes de pluie. Chaque traitement est répété trois fois pour chaque échantillon. La stabilité structurale est mesurée en calculant le Diamètre Moyen Pondéré (DMP exprimé en mm) des distributions de la taille des produits obtenus après chaque test de désagrégation.

Activités enzymatiques dans les agrégats

Les activités phosphatase (PHOS), arylsulfatase (ARYS), β -glucosidase (β GLU) et uréase (URE) sont mesurées avec une modification des protocoles respectifs de : Tabatabai (1970), Dick et al. (1996) Tabatabai and Bremner (1972) et Sinsabaugh et al. (2000). La mesure est effectuée sur microplaques 96 puits (PS, Nunc, VWR) avec un lecteur Xénius (SAFAS, Monaco). Environ exactement 4 g de sol sont pesés (en triplicat) pour chaque échantillon, et 25 ml d'eau sont ajoutés avant agitation 10 min à 250 rpm. Trois essais et un témoin sont réalisés pour chaque triplicat.

Pour les activités PHOS, ARYLS et β GLU, 125 μ L de suspension de sol sont incubés avec 25 μ L de substrat : 4-nitrophénylphosphate (50 mM, 30 min à 37 °C pour la PHOS, Sigma) 4-nitrophénylsulfate (25 mM, 4 H à 37 °C pour l'ARYLS, Sigma) et le 4-nitrophényl glucopyranoside (50 mM, 1 H à 37 °C pour la β GLU, Sigma) ou sans substrat pour les témoins. La réaction est stoppée avec 25 μ L de CaCl_2 0,5 M et 100 μ L de Tris 0,1 M pH= 12 puits, 25 μ L de substrats sont ajoutés dans les puits témoins.

L'activité URE est quantifiée en mélangeant 50 μ L de solution de sol avec 150 μ L d'eau distillée et 40 μ L d'urée 0,4 M (pour les essais) ou 40 μ L d'eau pour les témoins. La microplaque est incubée 3 H à 25 °C. La révélation est réalisée par ajout de 40 μ L de salicylate d'ammonium et 40 μ L de cyanurate d'ammonium (réactifs Hach).

Les plaques sont centrifugées 5 minutes à 2000 rpm, et 200 μ L de surnageants sont transférés dans une nouvelle plaque pour la lecture (405 nM pour PHOS, ARYLS et β GLU, ou 610 nm pour URE). La concentration de produit libéré est rapportée soit à une gamme de para-nitrophénol (Sigma) pour les activités PHOS, ARYLS et β GLU soit à une gamme de NH_4Cl (Sigma) pour l'URE.

Les activités enzymatiques du sol sont exprimées en mU (équivalent μ mole de produit libéré par minute par gramme de sol sec).

Mesure de la minéralisation du C dans les agrégats

Etant donné la faible quantité d'agrégat disponible pour certains échantillons, la mesure de la minéralisation du carbone (dégagement de CO_2) dans les sols et turricules étudiés, aussi appelé respiration basale, a été réalisée par une approche en micro-respirométrie, *via* la technique Microresp[®] (Campbell et al., 2003). Il s'agit d'une mesure reflétant l'activité microbienne de minéralisation de matière organique du sol.

Brièvement, les échantillons de sols ou de turricules utilisés sont des aliquotes quartés à partir des préparations réalisées pour la mesure de stabilité structurale, et sont donc constitués de la classe d'agrégat 3,15 – 5 mm. Les échantillons conservés sec, sont mis à réhumecter à 100% de leur capacité de rétention en eau RE sur une table à sussion, puis distribués manuellement (12 réplicats analytiques) dans les micro-puits d'une plaque 96 puits profonde. Le poids de chaque échantillon (environ exactement 0,5 g masse sèche) est déterminé. Les microplaques sont ensuite scellées avec un couvercle en silicone, afin d'initier l'incubation conduite à 15°C à l'obscurité. A chaque temps de mesure (3j, 7j, 14j, 21j), les microplaques sont extraites de la pièce d'incubation, le couvercle est ôté et remplacé, pour la durée de la mesure, par une microplaque transparente remplie d'une solution gélifiée (2,5 mM HCO_3^- , 150 mM KCl, 12,5 $\mu\text{g ml}^{-1}$ de rouge crésol, 1% agar purifié) fixant le CO_2 dégagé, pour chaque puits. La fixation du CO_2 , induit une variation de pH de la solution gélifiée et donc un changement de couleur de l'indicateur coloré. Cela permet d'associer, grâce à une courbe de calibration préétablie, une quantité de CO_2 dégagée à une variation de densité optique, qui elle est suivie par spectrophotométrie (lecture de la plaque avant et après incubation). La production de CO_2 est mesurée sur une période variable de 6h à 12h, selon le niveau d'activité des échantillons et exprimée en $\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g}_{\text{sol-sec}}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Une réserve sur l'interprétation des valeurs obtenues pour les sols carbonatés est émise, du fait d'interférences dues à la technique Microresp[®] mise en œuvre (Oren and Steinberger, 2008).

Analyse des données

Des tests non paramétriques ont été utilisés pour évaluer la probabilité de différences significatives entre les valeurs obtenues pour les agrégats du sol initial et ceux produits par les espèces lombriciennes individuellement (test de Wilcoxon) ou entre espèces lombriciennes (test de Kruskal-Wallis). Tous les tests ont été réalisés au seuil de réjection $\alpha = 0,05$.

C. Résultats et Discussion

Estimation de la production d'agrégats

La production d'agrégat (Figure 35) par les différentes espèces étudiées varie de 0,03 à 1,10 mg / individu / jr⁻¹ (*A. caliginosa* sur CalCA et *A. giardi* sur BruPP, respectivement). Les productions moyennes pour un sol donné vont de 0,15 +/- 0,06 mg / individu / jr⁻¹ (RedPP) à 0,45 +/- 0,18 mg / individu / jr⁻¹ (LuvCA). Il est notable de remarquer que les productions sont plus fortes sur les sols décarbonatés à pH plus faible (BruPP et LuvCA : 0,35-0,45 mg / individu / jr⁻¹) que dans les autres sols (0,11-0,25 mg / individu / jr⁻¹). Il est probable que les individus placés dans des sols décarbonatés consomment plus de substrat pour compenser leur besoins en Ca. Ces besoins dépendent des espèces (Lavelle and Spain, 2001) et sont liés à de multiples fonctions physiologiques telle l'immunité (Oppet et al., 2010).

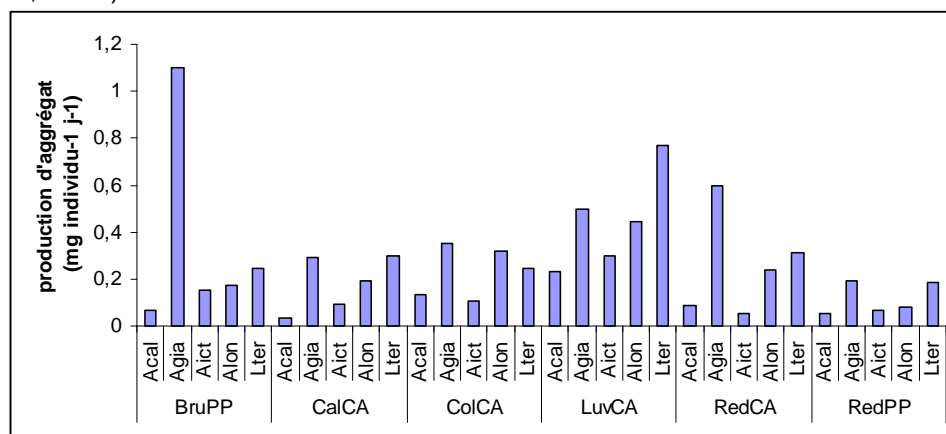


Figure 35: Production d'agrégats par cinq espèces lombriciennes sur 6 sols. Les codes des sols sont donnés dans le Tableau 18, les codes des espèces dans le Tableau 20.

Mesure de la stabilité de la structure des agrégats

Les résultats montrent que les agrégats produits par les cinq espèces lombriciennes sur le ColCA (sol sableux) et sur les sols de prairie (CalP, BruPP et RedPP) présentent une plus faible stabilité de leur structure que celle des sols initiaux (Tableau 21). Toutefois, sur les sols de grande culture LuvCA et RedCA, les espèces anéciques *A. longa* et *L. terrestris* augmentent la stabilité de la structure des agrégats, alors que la troisième espèce anécique, *A. giardi* la diminue. De la même façon, l'effet des espèces endogées est opposée. *A. icterica* a un effet positif sur la stabilité de la structure des agrégats sur le sol RedCA et neutre sur le sol LuvCA alors que *A. caliginosa* augmente la stabilité des agrégats sur LuvCA et la diminue sur RedCA. D'une façon générale, *A. giardi* diminue la stabilité des agrégats quel que soit le sol sur lequel il est placé.

Tableau 21: Valeurs de diamètre moyen pondéral des agrégats (en mm) produits par cinq espèces lombriciennes sur six sols et exposés à une désagrégation mécanique. Les codes des espèces sont donnés dans le Tableau 20 et les codes des sols dans le Tableau 18.

	Acal	Aict	Agia	Alon	Lter	sol
CalP	2,87	2,63	2,96	3,04	3,01	3,32
BruPP	2,76	2,69	2,08	2,94	2,97	
RedPP	3,08	2,43	1,93	2,77	2,62	3,28
RedCA	1,67	2,63	1,82	3,05	2,53	2,33
ColCA	0,82	0,44	0,54	0,92	0,58	1,23
LuvCA	0,67	0,55	0,49	0,68	0,70	0,57

Les résultats montrent que la stabilité structurale des agrégats est fortement influencée par les caractéristiques initiales des sols. Elle varie de valeurs très faibles sur le sol limoneux sous grande culture (DMP= 0,55-0,70) à des valeurs fortes sur sol calcaire sous pelouse naturelle (DMP=2,63-3,32).

La stabilité des agrégats produits par les vers de terre est soit inférieure (dans la plupart des cas), égale (par exemple *A. icterica* sur LuvCA) ou supérieure (par exemple *A. longa* ou *L. terrestris* sur LuvCA) à celle des sols non exposés aux vers de terre. De nombreuses études ont montré comment les lombriciens participent à l'agrégation des sols. Notre étude conforte ce constat car les effets sont complexes et dépendent du type de sols (Haynes and Fraser, 1998), des espèces (Blanchart et al., 1997; Decaëns et al., 2001; Marashi and Scullion, 2003; Zhang and Schrader, 1993) ou de l'âge des turricules (Marinissen and Dexter, 1990; Tomlin et al., 1995). Dans des sols similaires au LuvCA,

(Schrader and Zhang, 1997) observent que *A. caliginosa* diminue la proportion d'agrégats stable à l'eau. De manière opposée, (Haynes and Fraser, 1998) ont montré qu'ajouter des résidus de plante au substrat augmente la stabilité des agrégats produits par cette espèce. Dans une revue, (Martin and Marinissen, 1993) décrivent le rôle important des lombriciens dans la production d'agents de liaison responsables de la formation de macro-agrégats stable. De plus, (Pulleman et al., 2005) ont montré l'importance de l'usage des sols sur l'arrangement structural des particules minérales et organiques dans les agrégats produits par les lombriciens dans des sols arables, comparés à des sols de prairie. Cela conforte les résultats obtenus dans notre étude sur les Reductisols sous culture et prairie.

Les vers diffèrent dans la magnitude de leurs effets sur la stabilité de la structure des agrégats produits, ayant une activité dé-structurante, nulle ou positive. Par exemple, l'effet de *A. giardi* et des deux autres espèces anéciques sont contradictoires sur le sol limoneux sous grande culture. Ainsi, cela conforte le fait que les catégories éco-morphologiques ne peuvent pas être utilisées comme proxy pour établir des groupes fonctionnels d'effet sur la stabilité des agrégats produits (Hedde et al., 2013).

Activités enzymatiques dans les agrégats

Peu de différences significatives ont été mises en évidence entre les activités mesurées sur les agrégats produits sur un même sol par différentes espèces de ver de terre (Tableau 22).

Tableau 22: activités enzymatiques phosphatase, glucosidase, uréase, arylsulfatase dans les agrégats produits par cinq espèces de vers de terre sur six sols. Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre espèces. Les astérisques indiquent des différences significatives avec le sol initial. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Usage	Sol	Espèce	(mU g soil dw ⁻¹)			
			phosphatase	glucosidase	urease	arylsulfatase
Pelouse	Calcisol	<i>A. caliginosa</i>	34,8 (3.5) a **	35.1 (1.3) a **	0 (0) a ***	9.2 (0.8) a ***
		<i>A. icterica</i>	38,2 (8.1) a *	30.8 (2.2) a **	0 (0) a ***	4.9 (0.2) a ***
		<i>A. giardi</i>	23,8 (1.3) a **	23.2 (1.4) a ***	0 (0) a ***	6.3 (0.7) a ***
		<i>A. longa</i>	34 (3.8) a **	31 (1.4) a ***	0 (0) a ***	4.7 (0.2) a ***
		<i>L. terrestris</i>				
		soil	63 (5.2)	45.6 (1.4)	64.7 (5.1)	38 (2.2)
Prairie permanente	Brunisol	<i>A. caliginosa</i>	64 (1.8) a **	23.2 (1.6) a ns	0 (0) a ***	27.2 (1) a ***
		<i>A. icterica</i>	29,6 (6.2) a ***	9.3 (1.5) a *	0 (0) a ***	10.8 (1.3) a ***
		<i>A. giardi</i>	35,2 (1.9) a **	10.6 (1.7) a *	0 (0) a ***	9.3 (0.8) a ***
		<i>A. longa</i>	29,8 (4.2) a ***	7.8 (0.4) a *	0 (0) a ***	9.1 (0.7) a ***
		<i>L. terrestris</i>	33,2 (10.7) a **	10.5 (1) a *	0 (0) a ***	10.7 (0.9) a ***
		soil	81 (5.4)	27.8 (5.3)	22.9 (4.1)	54.5 (1.4)
Reductisol	Reductisol	<i>A. caliginosa</i>	53,6 (5.5) a **	24.2 (1.2) a **	0 (0) a ***	17.5 (1.2) a ***
		<i>A. icterica</i>	35,8 (2.1) a ***	20.4 (2.2) a ***	0 (0) a ***	25 (2.4) a ***
		<i>A. giardi</i>	32,4 (2.8) a ***	17.6 (0.5) a **	0 (0) a ***	13.8 (1.2) a ***
		<i>A. longa</i>	43,2 (3) a **	21 (1.7) a **	0 (0) a ***	30 (1.5) a ***
		<i>L. terrestris</i>	46,8 (0.7) a ***	28.4 (1.3) a *	0 (0) a ***	12.4 (0.6) a ***
		soil	86,6 (1)	38.8 (2.8)	65 (2.7)	74.6 (0.6)
Culture annuelle	Colluviosol	<i>A. caliginosa</i>	19,8 (3.6) a *	25.9 (0.8) a ns	40.7 (6.2) a **	4.2 (0.6) a *
		<i>A. icterica</i>	14,2 (0.5) a **	18.8 (1.4) a ns	30.9 (4.3) a ***	3.5 (0.2) a *
		<i>A. giardi</i>	16,6 (0.5) a **	23.4 (0.4) a ns	22.4 (13) a **	2.5 (0.2) a *
		<i>A. longa</i>	18,5 (3.4) a *	21.5 (1.8) a ns	29.5 (2.8) a ***	3.3 (0.2) a *
		<i>L. terrestris</i>	16,2 (2.5) a **	22.3 (0.7) a ns	20.5 (24) a *	2.8 (0.2) a *
		soil	30 (1.2)	27.8 (4.6)	77.7 (3.4)	6.6 (1.1)
Luvisol	Luvisol	<i>A. caliginosa</i>	15,9 (1.6) a ns	10.5 (0.8) a **	5.8 (1.7) a ns	3.3 (0.4) a **
		<i>A. icterica</i>	18,8 (3.5) a ns	10.5 (0.6) a **	7.9 (7.4) a ns	3.6 (0.4) a *
		<i>A. giardi</i>	8,7 (1) a **	7.6 (0.6) a ***	9.9 (10.9) a ns	2.8 (0.2) a ***
		<i>A. longa</i>	18,5 (5) a ns	10.1 (0.6) a **	0 (0) a *	3.2 (0.3) a *
		<i>L. terrestris</i>	11,1 (2.1) a *	9.8 (0.3) a **	8.8 (9.7) a ns	3 (0.7) a *
		soil	19,5 (0.2)	13 (0.4)	5.4 (1.2)	5.4 (0.1)
Reductisol	Reductisol	<i>A. caliginosa</i>	24 (0.9) a *	19 (0.9) a ns	0 (0) a ***	16.2 (0.4) a **
		<i>A. icterica</i>	32,9 (2.8) a ns	22.7 (1.6) a ns	0 (0) a ***	8.4 (0.4) a ***
		<i>A. giardi</i>	19,8 (0.7) a *	12.9 (0.5) a **	0 (0) a ***	5.6 (0.3) a ***
		<i>A. longa</i>	26,7 (1.9) a *	19.9 (1.1) a ns	0 (0) a ***	18 (0.7) a **
		<i>L. terrestris</i>	29,2 (11.2) a ns	20.3 (1.4) a ns	0 (0) a ***	5.7 (1) a ***
		soil	36,2 (4)	21 (1.4)	61 (3.1)	26.8 (1.4)

Toutes les activités enzymatiques sont diminuées dans les agrégats produits sur des sols de prairie ou de pelouse comparés aux valeurs dans les sols non exposés aux lombriciens. Dans le cas de l'uréase, l'activité est nulle dans ces agrégats. Sur Colluviosol sous culture annuelle, l'activité glucosidase n'est pas significativement modifiée, et toutes les autres activités diminuées. Sur Luvisol, des différences d'activités apparaissent entre les agrégats produits par différentes espèces. Par exemple, seuls les agrégats produits par *A. giardi* et *L. terrestris* ont une activité glucosidase diminuée par rapport au sol initial. De la même manière, seule l'activité uréase dans les agrégats produits par *A. longa* est nulle.

Concernant les agrégats produits par les vers de terre sur le Réductisol sous culture annuelle, l'activité uréase est nulle. Les activités phosphatase et glucosidase sont significativement diminuées dans les agrégats produits par *A. giardi*, ainsi que l'activité phosphatase dans les agrégats produits par *A. caliginosa* et *A. longa*.

Mesure de la minéralisation du C dans les agrégats

La minéralisation spécifique du C dans les agrégats produits par les vers de terre, en comparaison des agrégats des sols initiaux est contrastée, des inhibitions, des effets neutres et des augmentations sont enregistrées (Tableau 23). Les minéralisations spécifiques les plus faibles sont mesurées dans les agrégats des sols cultivés (LuvCA, RedCA et ColCA), les plus fortes sur le sol prairial RedPP. L'effet des espèces lombriciennes est contrasté, la tendance globale est toutefois à une limitation de la minéralisation (ColCA et RedPP, lors de la majorité des temps de mesure) ou neutre (CalP). Bien que l'effet puisse être identique pour un sol à une période de mesure (par exemple J3 pour LuvCA et J3, J7 et J21 pour RedPP), il existe de nombreuses différences aux effets des 5 espèces. Ainsi, sur BruPP à J3, *A. giardi* diminue la minéralisation spécifique (-24%) alors qu'elle est augmentée dans les agrégats produits par les quatre autres espèces (+46% à + 217%).

Après 3 jours d'incubation, la minéralisation spécifique dans les agrégats produits par les vers de terre est significativement plus faible que dans les sols initiaux, à l'exception des agrégats produits sur CalP (valeurs non différentes) et sur BruPP (minéralisation spécifique plus importante). Sur LuvCA après 14 jours d'incubation, la minéralisation spécifique est diminuée (*A. icterica*), non modifiée (*A. longa*) ou augmentée (*A. caliginosa*, *A. giardi* et *L. terrestris*) dans les agrégats

Tableau 23: minéralisation du C dans les agrégats produits par 5 espèces de vers de terre exposés à 6 sols exprimée en $\text{mg C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{Corg sol min}^{-1}$. Les codes des espèces sont donnés dans le Tableau 20 et les codes des sols dans le Tableau 18.

espèces	incubation						
	(jours)	LuvCA	RedCA	ColCA	RedPP	BruPP	CalP
Acal	3	0,08 **	0,11 ***	0,36 ns	2,57 ***	0,87 ***	0,34 ns
Agia	3	0,11 ***	0,26 ns	0,21 *	1,33 ***	0,22 **	0,23 ns
Aict	3	0,10 **	0,25 ns	0,11 ***	1,23 ***	0,88 ***	0,23 ns
Alon	3	0,09 **	0,26 ns	0,12 ***	1,39 ***	0,42 **	0,25 ns
Lter	3	0,08 **	0,18 *	0,23 ns	0,66 ***	1,07 ***	0,24 ns
sol	3	0,23	0,34	0,43	5,68	0,29	0,32
Acal	7	0,12 *	0,15 ns	0,12 *	0,24 ***	0,32 ns	0,27 ns
Agia	7	0,15 **	0,14 *	0,14 *	0,30 ***	0,16 *	0,23 ns
Aict	7	0,07 *	0,16 ns	0,14 *	0,68 ***	0,24 ns	0,22 ns
Alon	7	0,08 ns	0,22 ns	0,15 ns	0,50 ***	0,24 ns	0,28 ns
Lter	7	0,12 ns	0,14 **	0,14 *	0,26 ***	0,36 ns	0,22 ns
sol	7	0,10	0,23	0,24	1,34	0,43	0,30
Acal	14	0,09 ***	0,15 ns	0,07 ***	0,13 ns	0,15 ns	0,18 ns
Agia	14	0,09 ***	0,15 ns	0,11 *	0,13 ns	0,10 ***	0,24 ns
Aict	14	0,04 ***	0,16 ns	0,10 *	0,15 ns	0,16 ns	0,12 *
Alon	14	0,05 ns	0,25 ***	0,07 ***	0,13 ns	0,14 ns	0,14 *
Lter	14	0,06 *	0,14 ns	0,11 *	0,17 ns	0,20 ns	0,18 ns
sol	14	0,05	0,16	0,21	0,15	0,22	0,21
Acal	21	0,09 ***	0,12	0,045 *	0,15 ***	0,10 ***	0,18 ns
Agia	21	0,06 ***	0,14 **	0,050 ns	0,19 ***	0,07 ***	0,18 ns
Aict	21	0,04 ns	0,12	0,048 ns	0,32 ***	0,07 **	0,16 **
Alon	21	0,04 ns	0,18 ***	0,045 ***	0,29 ***	0,06 ns	0,21 ns
Lter	21	0,06 *	0,13 *	0,053 ns	0,38 **	0,11 ***	0,15 **
sol	21	0,04	0,11	0,058	0,73	0,05	0,26

L'effet des vers de terre sur la minéralisation du C a été l'objet de nombreuses publications, les lombriciens étant reconnus comme des régulateurs de l'activité des micro-organismes édaphiques, avec des impacts différents en fonction de l'espèce, du substrat ou des conditions d'incubation (Amador et al., 2005 ; Binet et al., 1998 ; Hendriksen, 1997 ; Marhan and Scheu, 2005; Pati and Sahu, 2004). Les très fortes émissions de CO₂ du sol ou des turricules peuvent sembler surprenant de prime abord. Ces résultats sont dans la même gamme de valeur que ceux trouvés par Hedde et al. (2207) et sont dû au fait que les mesures sont faites uniquement dans les turricules.

Les effets des vers de terre sur la minéralisation du C peuvent être (i) direct par la stimulation de la décomposition via la fragmentation et l'incorporation des MOS dans les agrégats et (ii) indirectement en mélangeant les particules et stimulant l'activité microbiologique dans leur tube digestif et dans les turricules. Les vers de terre ont globalement un effet neutre ou de protection de la MOS, la minéralisation étant plus faible que dans les sols initiaux. Mais il apparaît aussi que la minéralisation puisse être augmentée, notamment sur les sols arables LuvCA et RedCA ainsi que sur le sol prairial

BruPP. Cela peut être expliqué par la qualité et/ou la localisation des MOS (Bossuyt et al., 2006 ; Degryze et al., 2004). Les différences dans le turnover du C (minéralisation vs stabilisation) en présence de vers de terre peuvent être liés à des taux de décomposition rapides associés au agrégats formé de MO fraîche non protégée vs de la MO stabilisée depuis longtemps dans des micro-agrégats stables (Bossuyt et al., 2004).

Scheu et al. (2002) postulent que les espèces endogées ont généralement des effets délétères sur les populations microbiennes et tendent à réduire la respiration du sol ingéré. Ce constat n'est pas vérifié ici car (i) la *minéralisation du C est un processus dynamique* dans les agrégats créés par les lombriciens et (ii) les différences entre espèces *ne peuvent pas être expliquées par l'appartenance aux deux catégories éco-morphologiques*. Par exemple, les effets d'*A. caliginosa* (espèce endogée) et d'*A. giardi* et de *L. terrestris* (espèces anéciques) sont très similaires sur LuvCA et RedPP. Un résultat similaire a déjà été observé entre *A. icterica* et *L. terrestris* (Bernier, 1998) et entre cinq espèces de vers de terre sur un sol (Luvisol) sous trois usages différents (Hedde et al., 2013).

D. Conclusion

En ce qui concerne les traits d'effets, la réponse des espèces de vers de terre semble globalement dépendante du type de sol et du type de couvert végétal. Cette idiosyncrasie ne permet pas de faire, en l'état actuel de nos connaissances, des généralités sur l'effet des vers de terre sur le fonctionnement du sol. Notre hypothèse de départ selon laquelle il serait possible d'établir des groupes fonctionnels d'effet des espèces lombriciennes n'est donc pas vérifié. La réalité semble beaucoup plus complexe. En effet :

- La production de turricules est fonction du type de sol, du couvert végétale et du type d'espèce. Une production de turricule plus forte est observé seulement dans le cas des sols décarbonatés.
- L'idée reçue selon laquelle les vers de terre, en agrégeant le sol, augment sa stabilité structurelle n'est pas toujours vérifiée ici. Dans notre cas, la réponse est fonction du type de sol et du type de vers de terre. La stabilité structurelle des turricules est plus faible que celle du sol dans les sols sableux et sous prairie quelque soit le type de sol. Cependant sous grandes cultures, la stabilité structurelle des turricules est plus forte que celle du sol.
- Dans les prairies et pelouses, quelque soit le type de sol, il y a moins d'activité enzymatique et plus de substrat disponible, ce qui signifie qu'il y a assez à manger pour les vers de terre, lesquels n'ont donc pas besoin de modifier les activités enzymatiques. Cependant dans les cultures annuelles, en fonction du type de sol, ce sont différents substrats et différents cycles biogéochimiques qui sont bloqués.
- Sous pelouse, globalement il n'y a pas d'effet des vers de terre sur la minéralisation du carbone. Cependant les patrons de réponse de minéralisation du carbone sont dépendants du type de sol et du type de vers de terre.
- Les turricules de vers de terre sont des puits ou des sources de carbone dans les sols en fonction de l'âge du turricules, cependant globalement les vers de terre tendent à limiter la minéralisation du carbone.

En terme de gestion, il semble que l'on puisse dire que dans les prairies et pelouses, **quelque soit le type de sol, il n'est pas besoin d'apporter de la matière organique pour favoriser le développement des populations de vers de terre.** Cependant, étant donnée la spécificité des réponses, il est encore trop tôt pour recommander des pratiques de gestion permettant d'améliorer tel ou tel cycle biogéochimique, ceux-ci semblant plus dépendant du type de sol que du couvert de culture annuelle. Ainsi, **les groupes écologiques de vers de terre ne semblent pas être indicateur de la stabilité structurelle du sol ou du niveau de minéralisation dans les sols.** Le lien entre traits d'effet et traits de réponse semble plus complexe que de prime abord. Les effets de vers de terre sur le fonctionnement du sol ne se rattachent ni à un groupe écologique, ni à un type de sol, ni à un type de couvert végétale. En l'état de nos connaissances il est encore trop tôt pour établir des généralités sur l'effet des vers de terre sur les propriétés des sols.

3 QUESTION 3 – MODELISATION

3.1 Réponse des communautés de collemboles à la dynamique du paysage: une modélisation multi agent à l'échelle de la population

Nous avons développé un modèle informatique simulant la réponse de la faune du sol à la dynamique d'un paysage à partir des mécanismes supposés structurer la réponse des assemblages d'espèces de collemboles. Il s'agit de mieux comprendre la distribution de ces espèces en partant de leurs préférences pour un type d'habitat (milieu forestier vs. agricole) et de leurs aptitudes à la dispersion. Les collemboles présentent toute une gamme d'aptitudes à la mobilité, depuis des espèces de grande taille, avec des organes sensoriels et locomoteurs développés, jusqu'à des espèces petites, sans appendice sauteur (*furca*) et sans organes visuels ou ocelles (Hopkin, 1997). Ils présentent aussi une large gamme de spécialisation d'habitat, de strictement forestières à strictement prairiales en passant par des espèces plus ou moins indifférentes à l'usage du sol (Ponge, 1993). Certains de nos travaux aboutissent à l'hypothèse qu'une dynamique récente de la mosaïque paysagère liée à la discontinuité de l'état d'habitat agricole ou forestier (i.e. par exemple la conversion d'un patch de forêt en parcelle agricole ou vis et versa) a une influence négative sur la diversité locale, et ce d'autant plus que les assemblages sont composés d'espèces spécialistes et/ou d'espèces à dispersion lente (Ponge et al., 2006 ; Heiniger et al., 2014). L'un des objectifs de ce modèle sera de tester cette hypothèse.

A. Matériel et méthodes

Après une introduction à la modélisation par système multi-agents (SMA), la conception du modèle est décrite. Il a été conçu pour représenter la réponse de la biodiversité des collemboles à la dynamique du paysage de la façon la plus réaliste possible. Les valeurs des paramètres sont issues de nos données, de tel sorte que le modèle reproduise les tendances observées (modélisation orientée-pattern; Grimm et al., 2005 ; Grimm et Railsback, 2012 ; Railsback et Grimm, 2012). La qualité du modèle, c.à.d. sa capacité à faire des prédictions valides, est en cours de test, ce qui nous permettra ensuite d'analyser la réponse du modèle à différents scénarios de dynamique paysagère. Ici, nous présentons la conception et le paramétrage du modèle.

Système multi-agents

Les SMA sont issus de la recherche en intelligence artificielle distribuée (Ferber, 1995) et sont décrits selon le protocole ODD (Overview, Design concepts, Details ; Grimm et al., 2006, 2010). Ils permettent de construire des modèles complexes à partir d'un ensemble d'entités relativement autonomes appelées *agents*. Un SMA contient les éléments suivants : un environnement, un ensemble d'objets, un ensemble d'agents, un ensemble de relations et un ensemble d'opérations. Les objets sont passifs et localisés. Les agents sont les entités actives du système. Les relations permettent d'unir les différents objets et agents. Les opérations permettent aux agents de percevoir et, éventuellement, de modifier les objets et/ou les agents. Cette approche permet de représenter explicitement un environnement et l'ensemble des entités qui s'y développent. Ces entités sont autonomes, possédant des caractéristiques propres, capables de percevoir leur environnement et d'interagir avec lui. L'utilisation du paradigme agent permet de modéliser des systèmes dynamiques en imitant la structure et le fonctionnement d'un système. La modélisation par SMA permet aussi de représenter explicitement le territoire et les dynamiques qui s'y opèrent. Elle s'implémente au sein d'un programme informatique (le simulateur). Nous avons choisi la plate-forme Gama (version 1.6) qui permet de coupler la modélisation et la simulation orientée-agent à un système d'information géographique (SIG) en facilitant l'intégration des données spatiales.

Théoriquement, cette approche permet de représenter les individus (ici des collemboles) et les groupes d'individus (ici des populations) par des entités autonomes. Lesquels évoluent dans un espace (l'environnement) virtuel représentatif du territoire étudié. Cet espace est représenté par une mosaïque de parcelles correspondant à différents usage du sol et leur dynamique. Les agents perçoivent ce monde virtuel de manière individuelle (chacun dispose de sa propre vision du monde) et limitée (chacun n'a qu'une vision partielle du monde). En fonction de sa perception, chaque individu peut réaliser des actions sur et dans son environnement (déplacement, dynamique de population, modification de l'espace, interaction,...). Le paradigme agent permet une représentation explicite de l'espace (le territoire) et des individus qui y vivent. Il est donc possible à partir de données de terrain et d'expertise, de concevoir un modèle. La gageure est qu'il soit réaliste mais suffisamment simple. La règle d'or en modélisation-simulation des systèmes complexes est la parcimonie. Nous avons donc introduit le moins possible d'hypothèses pour représenter les processus sous-jacents aux patterns que nous souhaitons modéliser. Un modèle trop complexe, avec de trop nombreuses hypothèses, est

difficile à calibrer, valider et appréhender, si bien que la confiance que nous pouvons lui accordé s'en voit amoindrie.

Démarche de modélisation

- *Elaboration de scénarios.* Pour mesurer l'impact de la dynamique du paysage sur la biodiversité du sol, nous avons développé plusieurs scénarios : (i) la dynamique réelle du paysage sur les 60 dernières années et différentes dynamiques de déforestation (ii) ou de reforestation (iii) de ce même paysage.

- *Construction du modèle.* Pour modéliser la dynamique de la biodiversité, nous avons pris en compte le nombre, l'abondance et la distribution spatiale des espèces. Les dynamiques de colonisation peuvent se modéliser au niveau individuel, c.à.d. en représentant chaque collembole, soit un individu autonome capable de migrer, de se développer, de se reproduire, et de mourir. Cependant, nous manquons d'informations sur le comportement individuel des collemboles, et la puissance de calcul des machines utilisées pour implémenter le modèle ne nous permet pas de modéliser tous les collemboles du système de façon explicite, car leur abondance sur 1 km² est bien trop importante. Ainsi, par souci de parcimonie, d'intelligibilité et pour limiter les coûts de calcul, nous avons choisi de modéliser au niveau de la population. Dans notre modèle, les individus n'effectuent aucun déplacement et les agents représentent les populations de collemboles dans une parcelle donnée. Ils servent à regrouper et à mettre à disposition un ensemble de paramètres tels que l'abondance des individus, la surface totale et la capacité de support de la parcelle associée. Chaque agent représente un ensemble de collemboles c.à.d. une population spatialement définie par une position géographique (un lieu de vie, une parcelle), une démographie (dynamique de population) et des caractéristiques (profil d'espèce basé sur la préférence d'habitat et la mobilité). Le SMA permet de représenter le paysage et sa dynamique de façon explicite. Chaque parcelle du paysage se distingue selon ses attributs (i.e. usages du sol), lesquels peuvent changer au cours du temps. Trois usages du sol sont représentés : milieu forestier, milieu agricole et surface hostile (route, maison, chemin, ruisseau). Une espèce pourra établir des populations dans les parcelles dont l'usage du sol correspond à sa préférence d'habitat. Sa dispersion dépendra de son seuil de tolérance à la densité (i.e. dispersion densité dépendante) et de la nature des parcelles environnant celle d'où les individus dispersent. Le modèle permet donc de suivre le nombre d'individus de chaque espèce dans chaque parcelle.

- *Validation et simulations.* Cette étape consiste à valider le modèle en le confrontant aux données de terrain, puis à réaliser les simulations correspondant aux scénarios. La phase de validation consiste à explorer le comportement du modèle (i.e. sensibilité aux paramètres) tandis que la phase de simulation permet d'explorer les réponses du modèle.

Dynamique de population

Le modèle de dynamique de population utilisé ici provient de l'étude sur le long-terme de la dynamique d'une communauté de collemboles effectuée au Japon par Takeda (1987). Celui-ci observe une démographie de type logistique, calibrée sur 12 mois. Nous appliquons donc une dynamique de population de croissance logistique en temps discrets à chaque population : $dN/dt = rN(1 - N/K)$, avec N l'abondance des individus au temps t , r le *taux de croissance* et K la *capacité limite de charge* de la parcelle. Le *taux de croissance* varie entre 0 et 1. La capacité limite de charge définit l'abondance totale en individus, toutes espèces confondues, qu'une parcelle d'un milieu donné (i.e. forestier ou agricole) peut contenir.

Le modèle prend en compte les interactions entre espèces en modulant l'abondance d'une espèce par l'abondance des autres espèces présentes dans la parcelle. Pour intégrer, le modèle logistique

devient : $N_{i,j} / dt = r_i N_{i,j} (1 - (N_{i,j} + \alpha_i \sum_{i=1}^n \text{autres } N_{i,j}) / K_{j,h})$, avec $N_{i,j}$ l'effectif de l'espèce i

dans la parcelle j , r_i la croissance de l'espèce i , $K_{i,h}$ la capacité de charge de la parcelle j du milieu h et α_i l'indice de compétitivité de l'espèce i . L'indice α prend en compte l'effet de la compétition, plus il est bas, plus l'espèce est dominante.

Dispersion

Comme une parcelle peut présenter un comportement (i.e. une dynamique) qui lui est propre, les événements de dispersion sont appliqués au niveau de la parcelle. La *dispersion* se fait entre une parcelle de départ et une parcelle d'arrivée, adjacente. Nos résultats (Auclerc et al., 2009) suggèrent que le niveau des ressources alimentaires est un stimulus important dans le déclenchement de la dispersion. La compétition pour les ressources disponibles peut pousser certains individus à quitter la population (Bengtsson et al., 1994). Dans notre modèle la dispersion est densité dépendante. Lorsque qu'elle a lieu entre deux parcelles d'habitat différent, selon la préférence d'habitat de l'espèce, un taux

de surmortalité s'ajoute à la dispersion. Les surfaces artificielles (routes, habitations) et les cours d'eau, sont considérées comme des barrières infranchissables, rendant impossible la dispersion, ce qui se traduit par la mort de l'ensemble des individus ayant diffusé dans ces milieux. Pour le moment, les phénomènes de dispersion passive, agissant sur de plus grandes distances, ne sont pas pris en compte dans le modèle.

La dispersion est modélisée à partir de la dynamique de population (Figure 36) et de la capacité limite de charge du milieu, en définissant un *seuil de diffusion* (SD) et un *taux de diffusion*. Le seuil de diffusion fixe le pourcentage de la capacité limite de charge (K) à partir duquel les individus d'une espèce commencent à disperser. Le taux de diffusion définit le pourcentage d'individus qui vont disperser. Un *taux de mortalité des populations lors de la dispersion* fixe la mortalité des individus arrivant dans le milieu où ils dispersent. Dans la parcelle de départ, une espèce avec un seuil de diffusion bas sera une espèce mobile (très densité-dépendante) tandis qu'une espèce avec un seuil de diffusion haut sera une espèce peu mobile (faiblement densité-dépendante). Par exemple, si l'espèce a présente un SD_a de 0,8 et l'espèce b un SD_b de 0,3, l'espèce a dispersera lorsqu'il y aura 80% des individus (toutes espèces confondues) présents dans la parcelle, tandis que l'espèce b commencera à disperser dès qu'il y en aura 30%. L'espèce b commencera donc à disperser avant l'espèce a, elle est donc plus mobile. Par ailleurs, à même seuil de diffusion, une espèce avec un taux de diffusion élevé dispersera en plus grand nombre qu'une espèce avec un taux de diffusion bas, ce taux définissant le nombre d'individus de la population qui vont aller disperser.

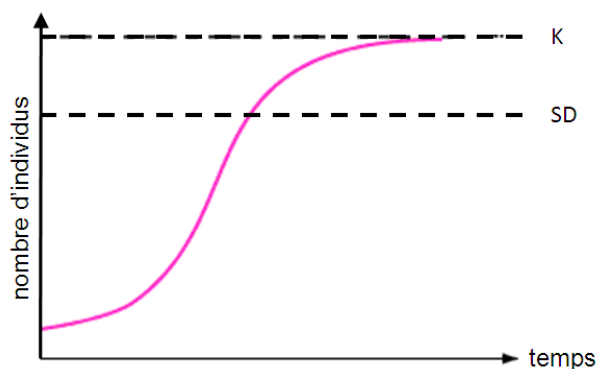


Figure 36 : Dynamique de population avec K : capacité limite de charge de la parcelle, SD : seuil de diffusion.

Le temps de résidence dans la parcelle d'arrivée est défini par un seuil de diffusion dans cette parcelle. Par exemple, pour une espèce agricole, si le seuil de diffusion dans le milieu forestier est de 0, alors l'espèce diffuse immédiatement d'une parcelle agricole à une autre parcelle agricole adjacente, son temps de résidence dans la parcelle forestière qu'elle traverse au cours de sa dispersion étant réduit à un seul pas de temps. Par contre, lorsque ce seuil est de 1, l'espèce agricole n'atteindra jamais une parcelle agricole si celle-ci est séparée par une parcelle forestière, car l'espèce va alors y rester. Ainsi, dans la parcelle d'arrivée, plus SD augmente, moins l'espèce est mobile.

Profils d'espèces

Les paramètres de dynamique de population et d'aptitude à la dispersion sont définis par l'utilisateur, ce qui permet de décrire le comportement d'une espèce par rapport à sa préférence d'habitat.

En fonction de la dynamique de population dans chacun des milieux, différents *types d'espèces* peuvent être modélisés : (1) espèce strictement forestière quand la mortalité est de 100% dans le milieu agricole (Fs1 à Fs5, Tableau 24) ; (2) espèce préférentiellement forestière quand la mortalité est élevée (par exemple >70% mais <100%) dans le milieu agricole (Fp1 à Fps4, Tableau 24) ; (3) espèce strictement agricole quand la mortalité est de 100% dans le milieu forestier (As1 à As5, Tableau 24) ; (4) espèce préférentiellement agricole quand la mortalité est élevée (par exemple >70% mais <100%) dans le milieu forestier (Ap1 à Ap45, Tableau 24) ; (5) espèce généraliste quand la mortalité est faible (par exemple <30%) quel que soit le milieu (agricole ou forestier) (G1 à G5, Tableau 24). Ceci dit, les seuils donnés ici pour définir l'aspect préférentiel d'une espèce pour un habitat sont arbitraires. En réalité il existe toute une gamme de possibles définissant *in fine* la gamme de spécialisation des espèces, spécialisation qui varie donc, pour un habitat donné, d'espèces strictement agricoles ou forestières à des espèces dites généralistes.

Le profil d'une espèce dépend à la fois de sa croissance dans le milieu préférentiel et dans le milieu où elle disperse. Par exemple, pour une espèce agricole, si le taux de natalité est de 0,3 et la mortalité de 0,05 alors, à chaque pas de temps, il y aura 30% d'individus en plus dans le milieu agricole suivis de 5% de mortalité. Pour qu'une espèce soit dite agricole, il faut que sa mortalité dans le milieu agricole

ne soit pas supérieure à sa natalité et que lorsqu'elle disperse dans le milieu forestier, la natalité y soit très faible voire nulle et la mortalité forte (et bien supérieure à celle dans le milieu agricole). Si le taux de natalité dans le milieu forestier est nul et/ou si la mortalité est de 100%, l'espèce sera strictement agricole (ex. As6, Tableau 24) tandis que si la natalité est faible et/ou la mortalité très forte, mais inférieure à 100%, alors l'espèce sera préférentiellement agricole car pouvant aussi se maintenir à un faible effectif dans le milieu forestier. Par ailleurs, une espèce agricole présente toujours une croissance dans le milieu agricole supérieure à celle du milieu forestier. Si ces taux sont proches, alors l'espèce est dite généraliste.

Tableau 24 : Exemple de définition des paramètres de profil d'espèce, As : espèces spécialistes du milieu agricole, Ap : espèces préférentielles du milieu agricole, Fs : espèces spécialistes du milieu forestier, Fp : espèces préférentielles du milieu forestier et G : espèces généralistes.

Profil d'espèce		Dynamique de population				Diffusion			
		natalité		mortalité		seuil		taux	
		milieu agricole	milieu forestier	milieu agricole	milieu forestier	milieu agricole	milieu forestier	milieu agricole	milieu forestier
As	As1	0.3	0	0.05	1	0.3	0	0.5	0.8
	As2	0.5	0.05	0.05	1	0.7	0.8	0.2	0.8
	As3	0.3	0.05	0.1	1	0.3	0.2	0.5	0.8
	As4	0.5	0.1	0.1	1	0.7	1	0.2	0.8
	As 5	0.7	0.1	0.1	1	0.3	0	0.5	0.8
	As 6	0.3	0	0.05	0.7	0.7	0	0.2	0.3
Ap	Ap1	0.5	0.05	0.05	0.7	0.3	0.8	0.5	0.3
	Ap2	0.3	0.05	0.1	0.7	0.7	0.2	0.2	0.3
	Ap3	0.5	0.1	0.1	0.7	0.3	1	0.5	0.3
	Ap4	0.7	0.1	0.1	0.7	0.7	0.2	0.2	0.3
Fs	Fs1	0	0.3	1	0.05	0	0.3	0.8	0.5
	Fs2	0.05	0.5	1	0.05	0.8	0.7	0.8	0.2
	Fs3	0.05	0.3	1	0.1	0.2	0.3	0.8	0.5
	Fs4	0.1	0.5	1	0.1	1	0.7	0.8	0.2
	Fs5	0.1	0.7	1	0.1	0	0.3	0.8	0.5
	Fs6	0	0.3	0.7	0.05	0	0.7	0.3	0.2
Fp	Fp1	0.05	0.5	0.7	0.05	0.8	0.3	0.3	0.5
	Fp2	0.05	0.3	0.7	0.1	0.2	0.7	0.3	0.2
	Fp3	0.1	0.5	0.7	0.1	1	0.3	0.3	0.5
	Fp4	0.1	0.7	0.7	0.1	0.2	0.7	0.3	0.2
G	G1	0.6	0.4	0.05	0.3	0.3	0.3	0.9	0.9
	G2	0.5	0.3	0	0.3	0.3	0.3	0.9	0.9
	G3	0.5	0.5	0.05	0.05	0.3	0.3	0.9	0.9
	G4	0.4	0.6	0.3	0.05	0.3	0.3	0.9	0.9
	G5	0.3	0.5	0.3	0	0.3	0.3	0.9	0.9

Capacité limite de charge par milieu

La capacité limite de charge par parcelle est calculée au prorata de la surface des parcelles à partir de la quantité maximale de collemboles par m² que l'on peut trouver dans un milieu donné. Dans le Morvan, en milieu forestier nous trouvons en moyenne 12 (± 4) espèces pour une densité totale de 215 800 (± 162 000) individus par m², tandis qu'en milieu agricole nous trouvons en moyenne 10 (± 4) espèces pour une densité totale de 185 800 (± 128 400) individus par m² (données de Ponge et al., 2003). Les parcelles peuvent être ou non à leur capacité limite de charge.

Profils de peuplement

Les courbes rang-espèce par milieu, calculées à partir de la diversité gamma (Figure 37, données de Ponge et al., 2003), montrent que les peuplements de collemboles suivent une distribution log-normale et sont dominés par quelques espèces. En milieu forestier, les espèces dominantes sont généralistes ou préférentielles forestières tandis que l'on retrouve dans les espèces peu fréquentes les 4 types de préférence d'habitat que l'on peut trouver en milieu forestier (i.e. généralistes, spécialistes ou préférentielles de forêt et préférentielles de milieu agricole). En milieu agricole, nous avons la situation symétrique, les espèces dominantes sont préférentielles de milieu agricole ou généralistes, tandis que les espèces peu fréquentes sont de l'un des 4 types de préférence d'habitat que l'on peut trouver en milieu agricole (i.e. généralistes, spécialistes ou préférentielles de milieu agricole et préférentielles de forêt).

A partir de cette information, nous pouvons définir différents types de *profil de peuplement* de collemboles. Les règles pour constituer les peuplements initiaux sont les suivantes : (1) dans une parcelle de forêt, il peut y avoir entre 8 et 16 espèces, dont 1 à 4 sont dominantes, de type généraliste ou préférentielle de forêt, et dont la proportion représente jusqu'à 60% du peuplement, les autres

espèces étant peu fréquentes (fréquence individuelle entre 1 et 5%), peu importe la préférence d'habitat ; (2) dans une parcelle agricole, il peut y avoir entre 6 et 14 espèces, dont 1 à 7 sont dominantes, de type généraliste ou préférentielle de milieu agricole, et dont la proportion représente jusqu'à 50% du peuplement, les autres espèces étant peu fréquentes (fréquence individuelle entre 1 et 5%), peu importe la préférence d'habitat.

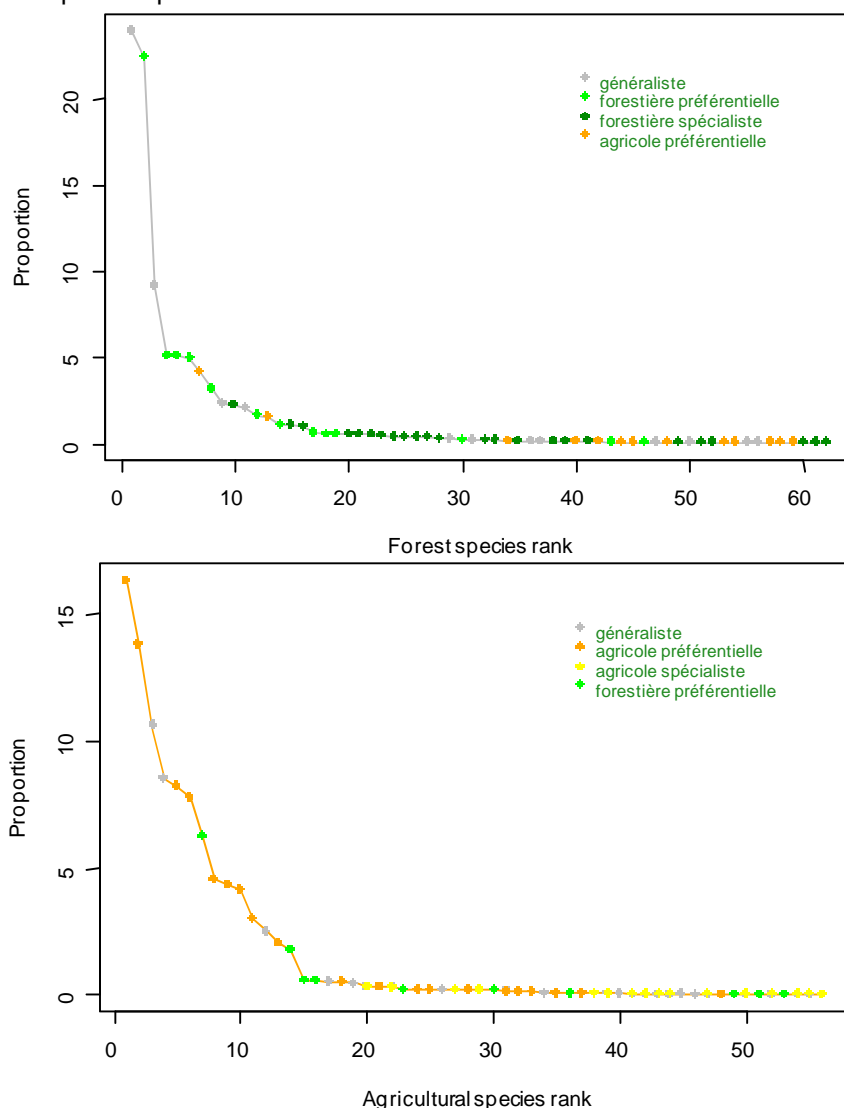


Figure 37 : Courbe rang-espèce par milieu (agricole ou forestier) en fonction de la préférence d'habitat : forestière spécialiste, forestière préférentielle, agricole spécialiste, agricole préférentielle ou généraliste.

Implémentation dans GAMA

Le *pas de temps* d'implémentation du modèle est de 10 jours (i.e. temps de génération). Un pas de temps se décompose en un enchaînement de procédures s'appliquant au niveau des parcelles ou des populations. On peut faire tourner la simulation en avançant d'un pas de temps à la fois ou lancer la procédure en boucle. L'enchaînement des procédures reste similaire à chaque pas de temps mais certaines d'entre elles ne s'appliquent qu'aux populations dont la préférence d'habitat correspond à l'usage du sol dans les parcelles où elles se trouvent. L'annexe A donne un exemple de décomposition d'un pas de temps pour une espèce préférentiellement forestière.

Pour simuler la dynamique des collemboles sur une année, sachant qu'il y a deux périodes d'activité pour la faune du sol (printemps et automne), le modèle tourne sur une période correspondant aux trois mois de printemps et aux trois mois d'automne, soit 18 pas de temps. Comme la dynamique de population est calibrée sur une année, afin de prendre en compte plusieurs événements de dispersion au cours de l'année, la prise en compte de la croissance de population à chaque pas de temps sera 1/18 de la prédiction de croissance lié à cette courbe, et ce pour chaque population de chaque espèce.

B. Résultats

Elaboration des scénarios

L'évolution du paysage sur les 60 dernières années a été retracée et intégrée au modèle après une photo-interprétation des photographies aériennes disponibles sur la zone d'étude depuis 1948 (Figure 38). Cette cartographie dynamique nous permet d'intégrer la dynamique du paysage dans le modèle. Le paysage du Morvan, sur lequel se base le modèle, a connu principalement des événements de reforestation et seulement une légère déforestation sur les dernières décennies. De 1948 à 2006, le paysage s'est boisé, passant de 15 à 36% de boisement avec un pic à 38% entre 1997 et 2002 (Tableau 25). A partir de ce parcellaire, différents scénarios de déforestation ou de reforestation ont été réalisés : (i) scénarios de déforestation partant d'un même taux de boisement (90%) et arrivant à différents taux de boisement (50%, 25% ou 10%) à la fin de la dynamique ; (ii) scénarios de reforestation partant de différents taux de boisement (10%, 25% ou 50%) pour arriver à un même taux de boisement de 90%, (iii) scénario complexe de déforestation brutale, partant d'un taux de boisement de 90%, chutant rapidement à 26 % et suivi d'une légère reforestation tel que le taux de boisement final soit de 39% (Tableau 25).

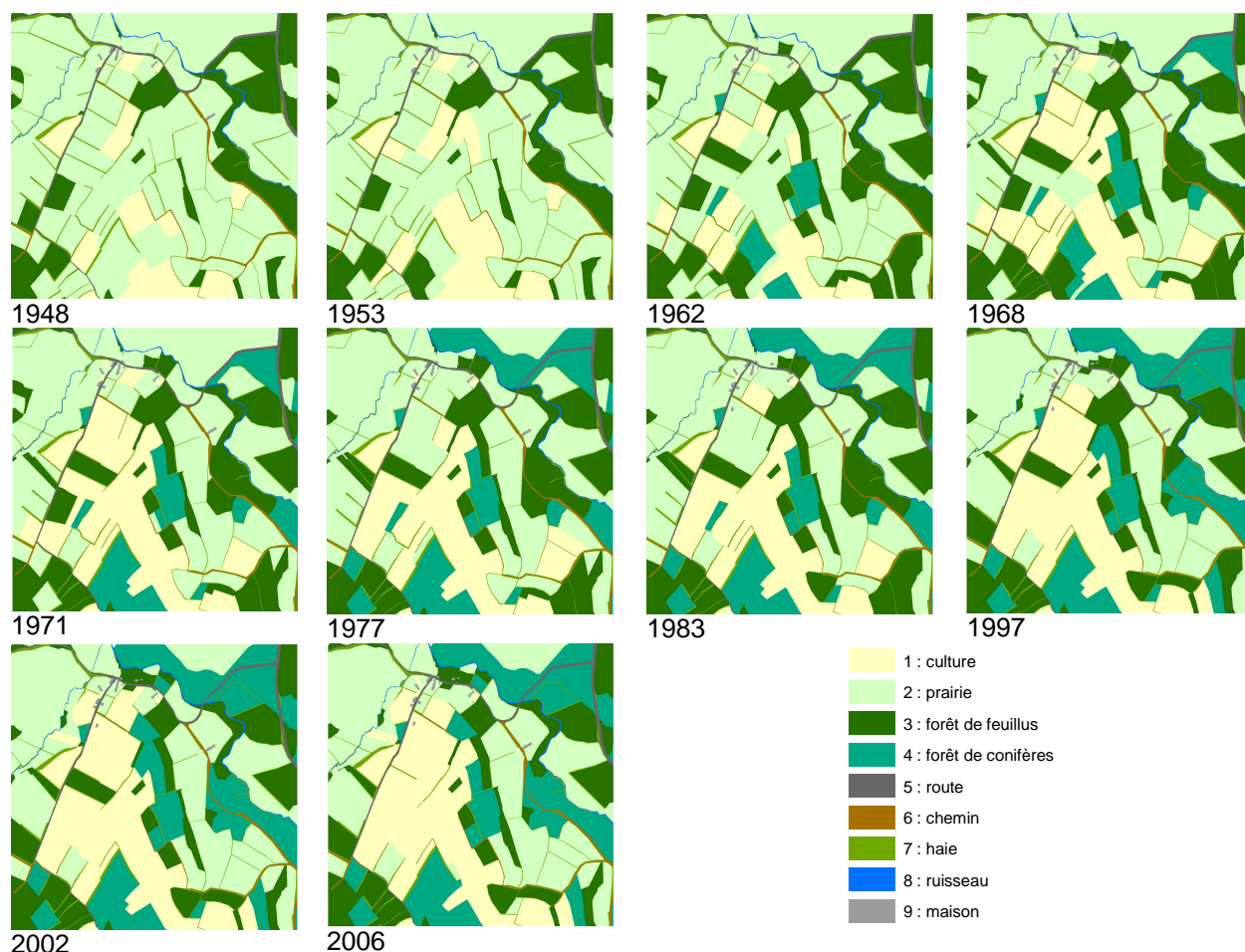


Figure 38 : Dynamique du paysage du site d'étude, de 1948 à 2006.

Tableau 25 : Dynamique réelle du paysage et scénarios

		Taux de boisement									
		1948	1953	1962	1968	1971	1977	1983	1997	2002	2006
Scénarios	Dynamique réelle	15.8	15.1	26.4	30.7	30.9	33.5	34.5	38.4	38.2	35.8
	Déforestation	90.0	90.0	84.8	80.1	75.0	70.0	65.5	60.7	54.9	50.1
		90.0	81.3	75.0	67.0	60.7	53.0	46.0	39.0	32.0	25.0
	Reforestation	10.0	18.9	28.0	37.0	46.0	55.0	64.0	73.0	81.3	90.0
		25.0	32.0	39.0	46.0	53.0	60.7	67.0	75.0	81.3	90.0
	50.1	54.9	60.7	65.5	70.0	75.0	80.1	84.8	90.0	90.0	
Complexe	90.0	26.38	39.02	39.02	39.02	39.02	39.02	39.02	39.02	39.02	

Conditions initiales des simulations

Le but du modèle est de tester si à partir des profils d'espèces tel que définis on peut retrouver les résultats observés (Ponge et al., 2002, 2006 ; Heiniger et al., 2014). Après avoir défini les profils d'espèces et les peuplements initiaux, il reste à définir différents *plan d'expérience* (i.e. conditions initiales des simulations) à partir desquels faire tourner le modèle.

Nous avons défini 5 types de combinaisons de profils d'espèces : (i) plusieurs espèces pour le profil As et une seule espèce pour chacun des 4 profils restant, (ii) plusieurs espèces pour le profil Ap et une seule pour chacun des 4 profils restant, (iii) plusieurs espèces pour le profil Fs et une seule pour chacun des 4 profils restant, (iv) plusieurs espèces pour le profil Fp et une seule pour chacun des 4 profils restant, (v) plusieurs espèces pour le profil G et une seule pour chacun des 4 profils restant. Pour chaque profil d'espèces, nous avons défini une dizaine d'espèce, de tel sorte qu'en croisant les combinaisons de profils d'espèces avec les niveaux de profils de peuplements, l'on puisse au final d'une simulation, potentiellement trouver, en moyenne, une douzaine d'espèces dans les patchs de forêt et une dizaine d'espèce dans les patchs de milieu agricole.

En ce qui concerne les peuplements initiaux, nous avons défini 3 niveaux de diversité de profils d'espèces pour constituer les profils de peuplements initiaux par milieu.

Ce qui donne pour le milieu forestier :

- niveau de diversité à 4 profils d'espèces : 6 combinaisons possibles, deux dominantes (G et Fp) et 6 possibilités de couple de dominées (Ap et Fs), (G et Fp), (G et Ap), (G et Fs), (Fp et Ap), (Fp et Fs),
- niveau de diversité à 3 profils d'espèces : 12 combinaisons possibles, deux dominantes (G et Fp) et 4 possibilités de dominées (G, Fs, Fp, Ap), une dominante (G) et 4 possibilités de dominées (G, Fs, Fp, Ap) et une dominante (Fp) et 4 possibilités de dominées (G, Fs, Fp, Ap),
- niveau de diversité à 2 profils d'espèces : 8 combinaisons possibles, une dominante (G) et 4 possibilités de dominées (G, Fs, Fp, Ap), une dominante (Fp) et 4 possibilités de dominées (G, Fs, Fp, Ap).

Et le symétrique pour le milieu agricole :

- niveau de diversité à 4 profils d'espèces : 6 combinaisons possibles, deux dominantes (G et Ap) et 6 possibilités de couple de dominées (Ap et As), (G et Fp), (G et Ap), (G et As), (Fp et Ap), (Fp et Fs),
- niveau de diversité à 3 profils d'espèces : 12 combinaisons possibles, deux dominantes (G et Ap) et 4 possibilités de dominées (G, As, Fp, Ap), une dominante (G) et 4 possibilités de dominées (G, As, Fp, Ap) et une dominante (Fp) et 4 possibilités de dominées (G, As, Fp, Ap),
- niveau de diversité à 2 profils d'espèces : 8 combinaisons possibles, une dominante (G) et 4 possibilités de dominées (G, As, Fp, Ap), une dominante (Fp) et 4 possibilités de dominées (G, As, Fp, Ap).

Avant de commencer les simulations, il faut définir les populations présentes. Ceci peut se faire en générant une distribution au hasard des populations (paramètres random number generator et random seed du modèle) à partir des différents types de profil de communauté ou en définissant une distribution préalable, c.à.d. en attribuant une population initiale par parcelle pour chaque profil d'espèce simulé. Le nombre de parcelles ayant une population à t0 est alors fixé initialement par l'utilisateur.

Pour constituer le peuplement de départ c.à.d. attribué un profil de peuplement à chaque parcelle, on tire au hasard dans les combinaisons possibles de profil de peuplement dans un niveau de diversité de profil d'espèce. On introduit donc une hétérogénéité dans le peuplement global initial. On introduit aussi une variabilité sur le nombre total d'espèce en croisant les peuplements initiaux avec les combinaisons de profils d'espèces pour constituer les plans d'expérience. Par exemple, pour la combinaison 'plusieurs espèces pour le profil Fp', en définissant 12 profils d'espèce pour Fp, on pourrait retrouver jusqu'à 16 espèces dans un patch de forêt, a la fin d'une simulation.

Ceci nous donne un total de 45 plans d'expérience (5 combinaisons de profils d'espèces X 3 niveaux de profils de peuplements en milieu forestier X 3 niveaux de profils de peuplements en milieu agricole). Ceci nous permettra de comparer les résultats par profil au sein d'un plan d'expérience et entre les plans d'expérience puis d'explorer la réponse du modèle aux différents scénarios.

Paramétrisation et sorties du modèle

Le simulateur (Figure 39 et Figure 40) comprend plusieurs onglets. L'onglet paramètres permet à l'utilisateur de définir les paramètres du modèle. L'onglet carte contient le fichier SIG définissant l'espace du modèle. Ces deux premiers onglets permettent de saisir les *entrées* du modèle c.à.d. les paramètres dont la valeur est définie en dehors du modèle. L'onglet graphique visualise la dynamique du nombre de collemboles par profil d'espèce préalablement défini. C'est l'une des *sorties* du modèle

c.à.d. des paramètres qui expriment ce que l'on cherche à mesurer par simulation (Treuil et al., 2008). Un fichier est aussi produit à la fin de chaque simulation et contient, pour chaque parcelle, le nombre d'individus de chaque profil d'espèce, et ceci pour chaque pas de temps de la simulation. Le paramétrage de la *dynamique de population* et de la *diffusion* des espèces peut se faire soit (1) en entrant les paramètres directement dans l'interface de simulation (limité à 3 espèces), soit (2) en définissant les profils d'espèce dans un fichier de paramètres (Tableau 24) sans limitation du nombre d'espèce. La *dynamique du paysage* est définie dans le fichier attributaire de la carte vecteur du paysage (Tableau 26).

Tableau 26 : Fichier attributaire définissant la dynamique du paysage à différents pas de temps.

N°de parcelle	1948	1953	1962	1968	1971	1977	1983	1997	2002	2006
0	Forêt	Agriculture		<-----	Forêt-----	>				
1	Forêt	<-----	Agriculture-----	>						
2	<-----	Forêt-----	>							
3	Forêt	Agriculture		<-----	Forêt-----	>				
4	Forêt	<-----	Agriculture-----	>						
5	Forêt	<-----	Agriculture-----	>						
etc.										

C. Conclusion

Une fois les tests de sensibilité du modèle aux paramètres effectués (phase de validation), nous pourrions (1) tester si la dynamique réelle du paysage a bien une influence négative sur la diversité locale, et ce d'autant plus que les assemblages sont composés d'espèces spécialistes et/ou d'espèces à dispersion lente, puis analyser la réponse de cette biodiversité du sol à différentes dynamiques de déforestation ou de reforestation.

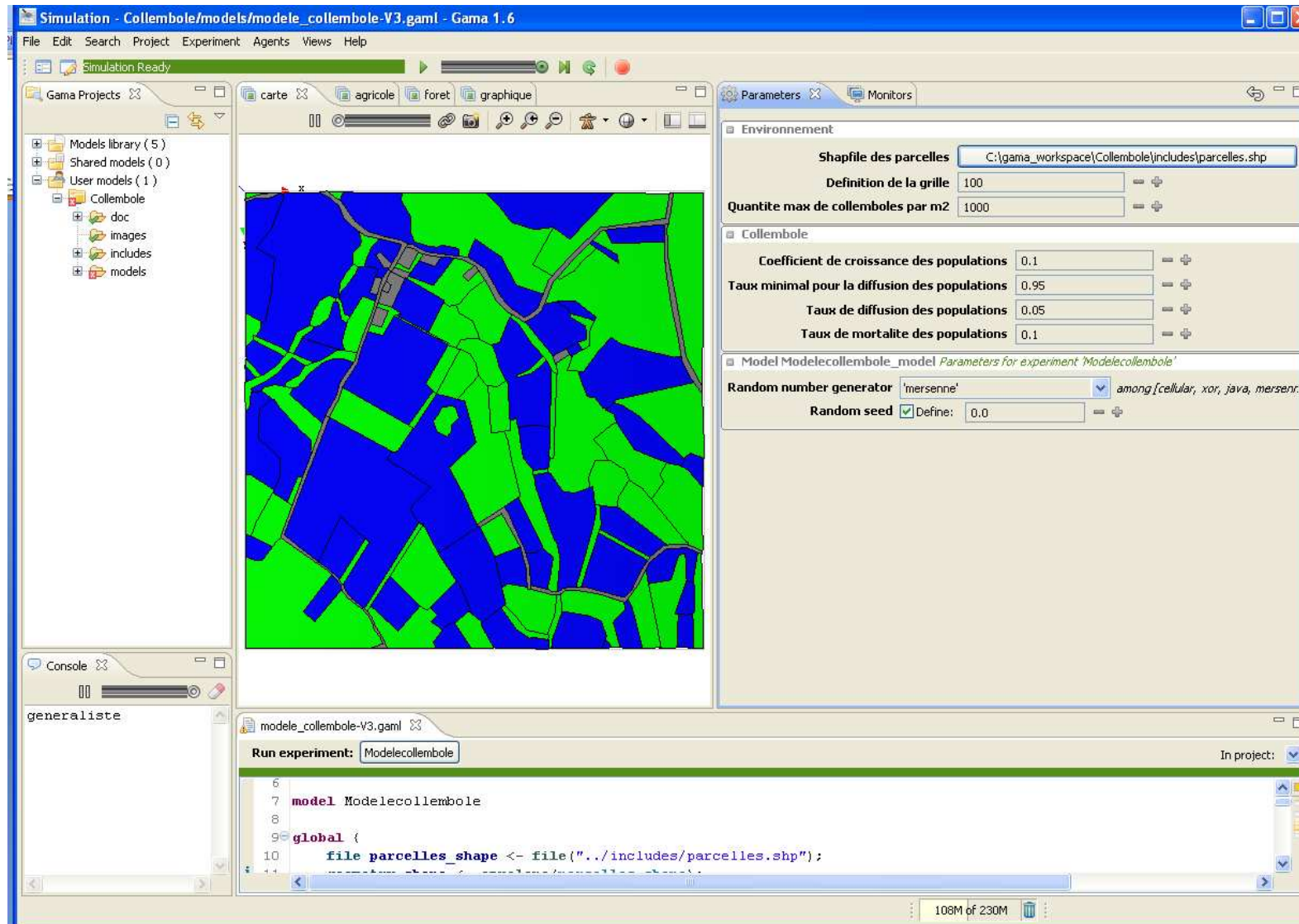


Figure 39 : Interface du simulateur (Gama). L'encadré de droite permet à l'utilisateur de modifier certains paramètres du modèle. La carte représente l'univers de la simulation.

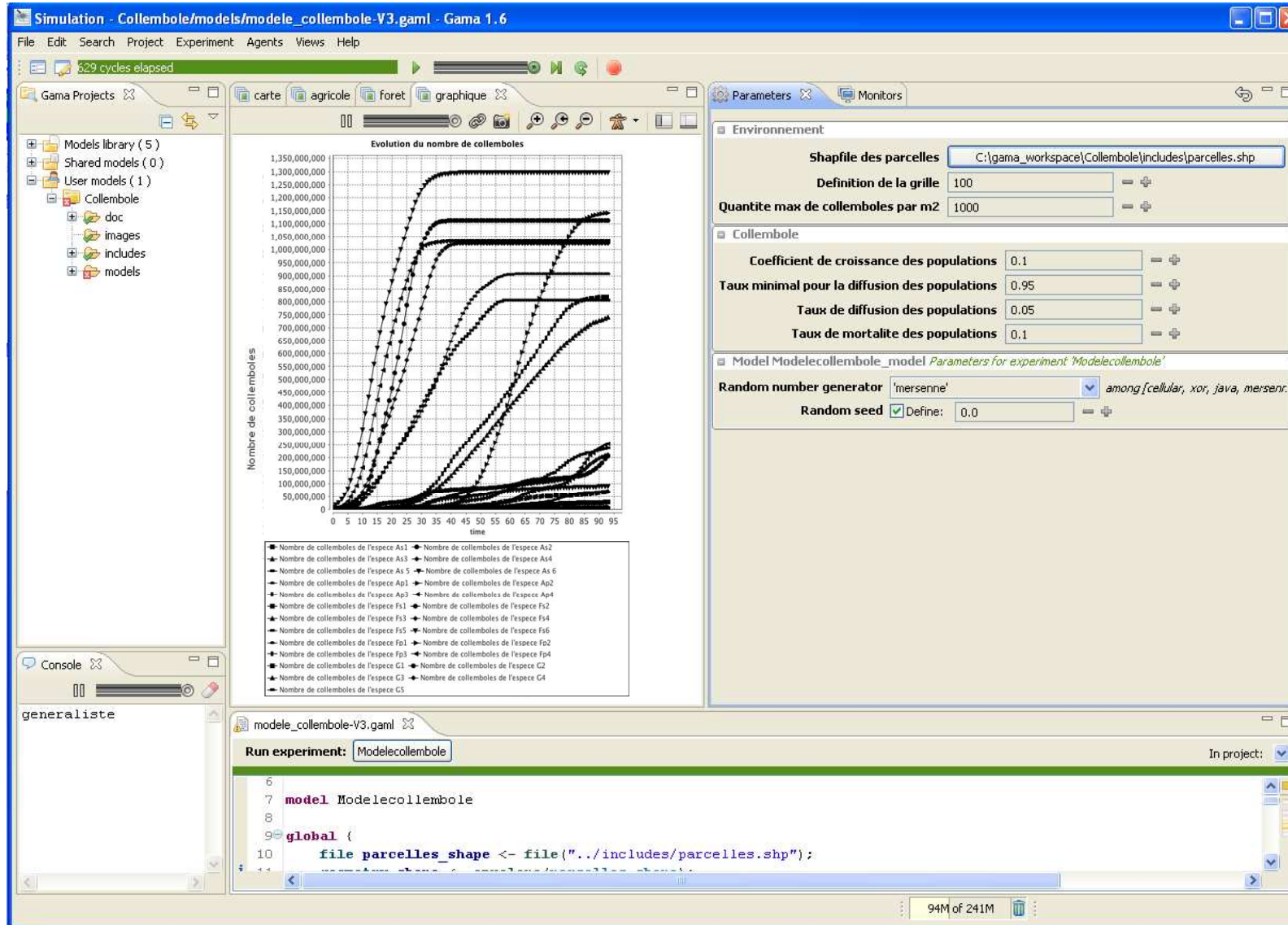


Figure 40 : Interface du simulateur (Gama). Le graphique montre l'évolution du nombre de collembole par profil d'espèces lors d'une simulation.

Annexe A : décomposition des opérations du modèle par pas de temps pour une espèce préférentiellement forestière.

- (i) pour chaque population placée sur une parcelle de forêt, on commence par faire correspondre l'abondance de l'espèce à la somme de ces individus dans la parcelle ;
- (ii) on calcule ensuite le nombre d'individus supplémentaires issus de la croissance de chaque population en fonction de la dynamique de population paramétrée pour cette espèce. Le taux de croissance est le même pour toutes les populations d'une même espèce. Par contre l'abondance de chaque population dépend des paramètres définis au niveau de la parcelle (usage du sol, capacité limite de charge) et de la présence de populations d'autres espèces au sein de la parcelle ;
- (iii) ces individus supplémentaires sont ajoutés pour mettre à jour l'abondance de la population tant au niveau total de l'espèce qu'au niveau des populations locales ;
- (iv) les évènements de dispersion sont déclenchés au niveau de la parcelle, en fonction des seuils de diffusion de chaque espèce ; par exemple pour une espèce avec un seuil de diffusion élevé, lorsque l'abondance totale (i.e. toutes espèces présentes dans une parcelle) atteint un niveau relativement proche de la capacité limite de charge, alors la parcelle diffuse vers toutes ses voisines une partie des individus de cette espèce ;
- (v) les individus qui se retrouvent sur des parcelles dont l'usage du sol ne correspond pas à la préférence d'habitat de l'espèce subissent une surmortalité ;
- (vi) pour finir, les différents graphiques de l'interface et les fichiers de sortie sont mis à jour avec les nouvelles données.

DISCUSSION - CONCLUSION

Les facteurs locaux de l'habitat et les facteurs du paysage ont des impacts divers, en fonction du taxon considéré. En raison de la réponse différenciée de chaque taxon, il est important, si l'on souhaite gérer ces populations, de considérer la gestion des facteurs locaux et/ou paysagers en fonction de leur intérêt pour chacun des assemblages d'espèces de faune du sol. Ainsi, la réponse de la biodiversité du sol ne semble pas pouvoir se résumer par un seul taxon, chacun réagissant spécifiquement aux mêmes conditions environnementales. En majorité, les communautés de faune du sol sont gouvernées par la sélection de l'habitat (species sorting). C'est le cas pour les diplopedes, les isopodes et les chilopodes dans les deux régions d'étude ainsi que pour les collemboles en Normandie, indiquant pour ces taxons une adéquation de la distribution des espèces à la niche écologique. Cependant dans trois cas, l'effet conditionnel du spatial influence la structuration de la communauté : chez les vers de terre, dans les deux régions d'étude et chez les collemboles, dans le Morvan. Pour les vers de terre du Morvan et les collemboles en Normandie, les facteurs environnementaux et spatiaux jouent un rôle dans la distribution des espèces, indiquant que celle-ci résulte d'un compromis entre adéquation à la niche et processus de dispersion. Ceci confirme nos résultats pour les collemboles du Morvan (Heiniger et al., 2014). Les résultats pour les vers de terre en Normandie sont cependant assez troublants avec seul le spatial ayant un effet, ce qui indique une structuration par la seule dispersion. Decaëns et al. (2001) trouvent d'ailleurs que les communautés de vers de terre se structurent au cours du temps par la compétition dans le milieu prairiale. Cependant la très forte part conjointe entre le spatial et l'environnement ne permet pas d'exclure un effet des filtres environnementaux et laisse supposer que cet effet n'est pas indépendant d'un contrôle du spatial sur ces filtres environnementaux. Ce contrôle des facteurs du milieu sur la distribution des vers de terre est d'ailleurs établi dans la région (Decaëns et al. 2003, 2008). Ainsi si, en majorité l'on peut conclure que les espèces de la faune du sol se répartissent en fonction des niches disponibles et selon les différents filtres environnementaux, la dispersion à l'échelle du paysage semble jouer aussi un rôle pour le cas des vers de terre en Normandie et dans le Morvan ainsi que pour les collemboles du Morvan, soit par des mécanismes de dispersion qui homogénéisent la distribution des espèces dans les habitats (mass effect), soit par un équilibre entre mécanismes de compétition et de colonisation dans le cas des vers de terre en Normandie (patch dynamics).

Que ce soit en milieu ouvert ou en milieu fermé, le type de paysage proche façonne la communauté fonctionnelle de faune du sol en la rendant d'autant plus diverse que le contraste paysager augmente, tandis qu'une intensification de l'usage du sol (en milieu ouvert ou en milieu fermé) entraîne une perte de redondance fonctionnelle de cette diversité fonctionnelle préalablement filtrée par le paysage proche. L'habitat local et le paysage proche ne filtrent pas les mêmes traits, excepté pour le seul cas des détritivores qui diminuent en culture par rapport aux prairies et aussi lorsque le paysage proche s'ouvre. Ainsi le filtrage des traits en plus d'être hiérarchique (le type de paysage proche filtre des individus avec des traits dissimilaires puis le type d'habitat filtre, au sein de ce pool, des individus aux traits similaires) est aussi différent pour chaque filtre selon le type d'habitat local. En milieu fermé, l'ouverture du paysage proche filtre les traits écologiques liés au micro-habitat tandis que le type d'habitat local (i.e. feuillus ou résineux) filtre les traits morphologiques liés à la taille (longueur et largeur). En milieu ouvert, la fermeture du paysage proche filtre les traits écologiques de l'habitat, du micro-habitat et du régime trophique ainsi que certains traits morphologiques liés à la taille, tandis que le type d'habitat local (i.e. prairie ou culture) filtre les traits morphologiques liés à la pigmentation et à la longueur. Ainsi le type d'habitat local et la structure du paysage proche influencent les assemblages de faune du sol de manière complémentaire. Ce filtrage est propre au type d'habitat avec un filtrage des traits écologiques par l'augmentation du contraste du paysage proche et un filtrage principalement des traits morphologiques par l'intensification locale de l'usage du sol. Dans le cas des milieux ouverts, la fermeture du paysage proche influence la composition du régime trophique de la communauté locale, laissant supposer une meilleure dégradation de la matière organique lorsque le paysage proche se boise et un meilleur enfouissement de cette matière organique lorsque le paysage proche s'ouvre. L'inverse ne s'observe pas dans le cas des milieux fermés lorsque le paysage s'ouvre. L'augmentation de la diversité fonctionnelle dans un milieu donné (fermé ou ouvert) lorsque le contraste du paysage augmente (paysage qui s'ouvre autour d'un milieu fermé ou paysage qui se ferme autour d'un milieu ouvert), à même nombre d'espèces, indique un effet d'hétérogénéité du paysage favorable aux espèces généralistes. Le remplacement local des espèces dans un habitat, lorsque le paysage proche se contraste, est le fait d'espèces généralistes venant remplacer localement les espèces spécialistes qui ne sont plus capables de s'y maintenir.

Chez les collemboles certains processus de compromis entre contraintes biotiques et abiotiques intervenant dans la sélection d'habitat, largement décrits dans la littérature (Turnbull et al., 1999 ; Levine et Rees, 2002 ; Kneitel et Chase, 2004) pour de nombreux groupes, s'appliquent aussi. Le type

de compromis auquel les espèces doivent faire face dépend tout d'abord de leur habitat préférentiel tel que décrit par les observations de terrain. Ainsi, les espèces de forêt font face à un compromis entre leur intolérance vis-à-vis de la dessiccation et leur préférence pour certaines ressources trophiques et/ou environnements physico-chimiques typiques des prairies, tandis que les espèces de prairie font face à un compromis entre un faible pouvoir compétitif et une forte tolérance écophysologique. D'autre part, certaines espèces de pâturage montrent à la fois une préférence pour le sol et pour le microclimat forestier. Par défaut, nous avons conclu que ces espèces sont aussi exclues du milieu forestier par la compétition avec les espèces spécialistes de forêt.

Les types de déplacement pour recherche alimentaire ne semble pas liés au type de forme de vie des collembolés. Cependant l'effet combiné de la microflore du sol et des racines des plantes est d'autant plus grand que collembolés vivent en profondeur. Il semble y avoir 4 types de déplacement lié à l'exploration du milieu pour la recherche de ressource alimentaire. Certaines espèces sont indifférentes à la présence de microflore ou de racines de plante, d'autres se déplacent dès la présence de microflore alors que pour certaines il faut la présence combinée de racine de plante et de microflore pour provoquer un déplacement. Enfin le dernier type se déplace d'autant plus qu'en plus de microflore il y a aussi des racines de plante.

Le comportement exploratoire de l'habitat par les vers de terre est influencé par les communautés de micro-organismes et diffère selon les espèces. La densité dépendance joue également un rôle dans le taux de mouvement des vers de terre lors de leur exploration de l'habitat. Dans le cas de deux espèces de vers de terre (*L. terrestris* et *A. icterica*) cet exploration de l'habitat serait le fruit d'un compromis entre attraction et compétition intra-spécifique.

Les lombriciens sont connus pour participer à l'*agrégation des sols* (Lavelle, 1997 ; Blanchart et al., 1999). Nous trouvons que les vers diffèrent dans la magnitude de leurs effets sur la stabilité de la structure des agrégats produits, ayant une activité dé-structurante, nulle ou positive. Ce qui conforte le fait que les catégories éco-morphologiques ne peuvent pas être utilisées comme proxy pour établir des groupes fonctionnels d'effet sur la stabilité des agrégats produits (Hedde et al., 2013). L'effet des vers de terre sur la *minéralisation du carbone* peut être (i) direct par la stimulation de la décomposition via la fragmentation et l'incorporation des MOS dans les agrégats et (ii) indirectement en mélangeant les particules et stimulant l'activité microbiologique dans leur tube digestif et dans les turricules. Les vers de terre ont globalement un effet neutre ou de protection de la MOS, la minéralisation étant plus faible que dans les sols initiaux. Mais il apparaît aussi que la minéralisation puisse être augmentée, notamment sur les sols arables ainsi que sur le sol prairial. Cela peut être expliqué par la qualité et/ou la localisation des MOS (Bossuyt et al., 2006 ; Degryze et al., 2004). Les différences dans le turnover du C (minéralisation vs stabilisation) en présence de vers de terre peuvent être liées à des taux de décomposition rapides associés aux agrégats formés de MO fraîche non protégée vs de la MO stabilisée depuis longtemps dans des micro-agrégats stables (Bossuyt et al., 2004). Nous n'observons pas que les espèces endogées aient des effets délétères sur les populations microbiennes et tendent à réduire la respiration du sol ingéré comme Scheu et al. (2002). Ce qui s'explique par le fait que (i) la *minéralisation du C est un processus dynamique* dans les agrégats créés par les lombriciens et (ii) les différences entre espèces *ne peuvent pas être expliquées par l'appartenance aux deux catégories éco-morphologiques*.

Très peu d'études utilisent la faune du sol pour tester les modèles de fonctionnement de ces communautés. A notre connaissance, c'est la première tentative pour analyser l'effet conjoint des facteurs locaux et paysagers. Majoritairement, les peuplements de faune du sol sont pilotés par une adéquation à la niche écologique mais la dispersion semble aussi jouer un rôle. Le projet TRACES confirme le rôle du paysage proche dans la nature des assemblages locaux d'espèces de la faune du sol. Ainsi, **en termes de gestion et d'aménagement des paysages** :

✓ Les facteurs environnementaux sont plus importants que les facteurs spatiaux pour expliquer la présence et la distribution de la faune du sol. Cela signifie que l'on peut avoir un impact sur la présence de la faune du sol en améliorant les conditions locales de l'habitat. Ceci peut passer par l'amélioration des propriétés du sol (amendement améliorant le pH, le statut organique, la minéralisation dans les zones agricoles, bois mort laissé en place au sol dans les zones forestières), ce qui va favoriser le développement des populations de faune du sol en apportant des ressources trophiques et une plus grande qualité d'habitat.

✓ La configuration plus que la composition du paysage proche a un effet sur la structuration des communautés de faune du sol et représente souvent autant voire plus d'effet que les facteurs locaux. Cela signifie que l'on peut avoir un impact sur la présence de la faune du sol autant en améliorant les

conditions locales de l'environnement (i.e. la qualité de l'habitat) qu'en modifiant la configuration du paysage proche. De petites mosaïques diversifiées entre agriculture et éléments boisés plutôt que de grands openfields ou zones forestières semblent plus favorables à la faune du sol. Cependant la stabilité du paysage permet également à cette faune de s'installer dans les habitats composant ces mosaïques paysagères. Cela signifie que les résultats d'un aménagement du paysage proche ne seront pas immédiats contrairement sans doute à l'amélioration des conditions locales de l'habitat.

✓ Enfin, la dépendance des facteurs locaux vis-à-vis de la structure du paysage proche semble liée à la plus forte dépendance spatiale des facteurs locaux ou à la plus grande stabilité du paysage. Il est cependant fort possible que ces deux phénomènes agissent conjointement. Ceci rend les conclusions en termes d'aménagement plus difficile à faire car en Normandie les sols les plus pauvres supportent les habitats forestiers. Ainsi, si l'on souhaite établir de petites mosaïques diversifiées, telle que juste préconisée, l'installation autour de parcelle agricole d'éléments boisés dans le paysage proche devrait donc se faire, dans ce cas, plutôt sur des terres fertiles.

D'autre part, **en terme de gestion et d'aménagement**, comme quel que soit le milieu (ouvert ou fermé) la diversité fonctionnelle de la faune du sol augmente lorsque le paysage proche se contraste (i.e. se ferme ou s'ouvre) et comme une intensification de l'usage local du sol (ouvert ou fermé) entraîne une perte de redondance fonctionnelle au sein de ces communautés de faune du sol (ce qui les fragilise), **il semble souhaitable, pour améliorer la stabilité fonctionnelle des communautés de faune du sol, de désintensifier l'usage du sol local et d'augmenter le contraste du paysage proche**. L'échelle d'analyse de la mosaïque paysagère étant, dans notre cas d'étude, de l'ordre de 1 ha, cela revient à promouvoir le maintien ou à mettre en place de petites mosaïques d'habitats diversifiés. Cela permettrait sans doute également de favoriser une communauté du sol apte à gérer les aléas environnementaux car favorisant la redondance fonctionnelle au sein des communautés.

Par ailleurs, la fermeture du paysage autour d'un milieu ouvert en changeant la distribution des régimes trophiques au sein de la communauté de faune du sol, pourrait favoriser la dégradation de la matière organique (plus grande proportion de détritivore) tandis que dans un openfield la matière organique serait mieux enfouie (plus grande proportion de géophage). Dans le cas des milieux ouverts, le maintien ou la mise en place de petites mosaïques d'habitats boisés pourrait ainsi permettre d'optimiser le cycle de la dégradation de la matière organique tandis que le maintien d'openfields optimiserait la structuration des sols, ceci à niveau d'abondance similaire. Ce qui signifierait qu'en termes d'aménagement du paysage il faudrait aussi réfléchir les conséquences en termes d'optimisation des services écosystémiques. Par exemple ici, en raisonnant à niveau d'abondance similaire, entre la provision d'un service de support (le cycle de la matière organique favorisant la production de biomasse) et la provision d'un service de régulation (la structuration des sols favorisant un meilleur cycle de l'eau), l'un serait avantagé en milieu ouvert par l'hétérogénéité de la mosaïque du paysage proche au détriment de l'autre, et vis et versa en cas d'homogénéisation du paysage proche.

A une **échelle micro-locale**, échelle où les espèces vont avoir un impact sur le fonctionnement du sol, il n'a pas été possible de conclure sur des traits particuliers pouvant être utilisé comme indicateur du maintien d'une fonction donnée au sein d'une communauté, les réponses des espèces (que ce soit de collemboles ou de vers de terre) à l'exploration de l'habitat ou les effets de ces espèces sur la structure et le fonctionnement du sol étant généralement idiosyncratiques.

En ce qui concerne les traits d'effets, **la réponse des espèces de vers de terre semble globalement dépendante du type de sol et du type de couvert végétal**. Cette idiosyncrasie ne permet pas de faire, en l'état actuel de nos connaissances, des généralités sur l'effet des vers de terre sur le fonctionnement du sol. Notre hypothèse de départ qu'il serait possible d'établir des groupes fonctionnels d'effet des espèces lombriciennes n'est donc pas vérifié. La réalité semble beaucoup plus complexe. En effet :

- La production de turricules est fonction du type de sol, du couvert végétal et du type d'espèce. Il est observé seulement dans le cas des sols décarbonatés une production de turricule plus forte.
- L'idée reçue selon laquelle les vers de terre en agrégeant le sol augment sa stabilité structurelle n'est pas toujours vérifiée ici. Dans notre cas, la réponse est fonction du type de sol et du type de vers de terre. La stabilité structurelle des turricules est plus faible que celle du sol dans les sols sableux et sous prairie quelque soit le type de sol. Cependant sous grandes cultures, la stabilité structurelle des turricules est plus forte que celle du sol.
- Dans les prairies et pelouses, quelque soit le type de sol, il y a moins d'activité enzymatique et plus de substrat disponible, ce qui signifie qu'il y a assez à manger pour les vers de terre, lesquels n'ont donc pas besoin de modifier les activités enzymatiques. Cependant dans les cultures annuelles, en

fonction du type de sol, ce sont différents substrats et différents cycles biogéochimiques qui sont bloqués.

- Sous pelouse, globalement il n'y a pas d'effet des vers de terre sur la minéralisation du carbone. Cependant les patrons de réponse de minéralisation du carbone sont dépendants du type de sol et du type de vers de terre.

- Les turricules de vers de terre sont des puits ou des sources de carbone dans les sols en fonction de l'âge du turricules, cependant globalement les vers de terre tendent à limiter la minéralisation du carbone.

En terme de gestion, il semble que l'on puisse dire que dans les prairies et pelouses, quelque soit le type de sol, il n'est pas besoin d'apporter de la matière organique pour favoriser le développement des populations de vers de terre. Cependant, **étant donnée la spécificité des réponses, il est encore trop tôt pour recommander des pratiques de gestion permettant d'améliorer tel ou tel cycle biogéochimique**, ceux-ci semblant plus dépendant du type de sol que du couvert de culture annuelle. Ainsi, **les groupes écologiques de vers de terre ne semblent pas être indicateur de la stabilité structurale du sol ou de niveau de minéralisation dans les sols**. Le lien entre traits d'effet et traits de réponse semble plus complexe que de prime abord, les effets de vers de terre sur le fonctionnement du sol ne se rattachant ni à un groupe écologique, ni à un type de sol, ni à un type de couvert végétale.

References

- Aira, M., F. Monroy and J. Dominguez (2006). "Changes in microbial biomass and microbial activity of pig slurry after the transit through the gut of the earthworm *Eudrilus eugeniae* (Kinberg, 1867)." *Biology and Fertility of Soils* 42(4): 371-376.
- Alvarez, Frampton, *et al.* 2000. The role of hedgerows in the recolonisation of arable fields by epigeal Collembola. *Pedobiologia* 44: 516–526
- Amador, J.A., Gorres, J.H., Savin, M.C., 2005. Role of soil water content in the carbon and nitrogen dynamics of *Lumbricus terrestris* L. burrow soil. *Applied Soil Ecology* 28, 15-22.
- André, H.M., Ducarme, X., Lebrun, P., 2002. Soil biodiversity: myth, reality or conning? *Oikos* 96, 3-24.
- Antrop M. & van Eetvelde V. 2000. Holistic aspects of suburban landscapes : visual image interpretation and landscape metrics. *Landscape and Urban Planning*, 50, 43-58
- Auclerc, A., Ponge, J.F., Barot, S., Dubs, F., 2009. Experimental assessment of habitat preference and dispersal ability of soil springtails. *Soil Biology & Biochemistry* 41, 1596-1604.
- Auclerc, A., P. A. Libourel, S. Salmon, V. Bels, and J. F. Ponge. 2010. Assessment of movement patterns in *Folsomia candida* (Hexapoda: Collembola) in the presence of food. *Soil Biology & Biochemistry* 42:657-659.
- Aviron, S., F. Burel, J. Baudry, and N. Schermann. 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 108:205–217.
- Badeau, V., Dupouey, J.-L., Cluzeau, C. et Drapier, J. 2007. Aires potentielles de répartition des essences forestières d'ici 2100. *Rendez-Vous Techniques, Hors Série 3*: 62-66.
- Balesdent, J., 1996. The significance of organic separates to carbon dynamics and its modelling in some cultivated soils. *European Journal of Soil Science* 47, 485-493
- Battle-Aguilar, J., Brovelli, A., Porporato, A., Barry, D.A., 2011. Modelling soil carbon and nitrogen cycles during land use change. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 31, 251-274.
- Baty, F., Facompre, M., Wiegand, J., Schwager, J., Brutsche, M.H., 2006. Analysis with respect to instrumental variables for the exploration of microarray data structures. *Bmc Bioinformatics* 7.
- Bender DJ, Fahrig L, 2005. Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology* 86: 1023–1033.
- Bengtsson, G., K. Hedlund, and S. Rundgren. 1991. Selective odor perception in the soil Collembola *Onychiurus armatus*. *Journal of Chemical Ecology* 17:2113-2125.
- Bengtsson, G., K. Hedlund, and S. Rundgren. 1994. Food- and density-dependent dispersal: Evidence from a soil collembolan. *J. Animal Ecol.* 63:513-520.
- Bengtsson, G., T. Rydén, M. S. Öhrn, and M. Wiktorsson. 2002. Statistical Analysis of the Influence of Conspecifics on the Dispersal of a Soil Collembola. *Theoretical Population Biology* 61:97-113.
- Berg, M.P., Kniese, J.P., Bedaux, J.J.M., Verhoef, H.A., 1998. Dynamics and stratification of functional groups of micro- and mesoarthropods in the organic layer of a Scots pine forest. *Biology and Fertility of Soils* 26, 268-284
- Berger, D., Olofsson, M., Gotthard, K., Wiklund, C., Friberg, M., 2012. Ecological Constraints on Female Fitness in a Phytophagous Insect. *American Naturalist* 180, 464-480.
- Bernard, L., L. Chapuis-Lardy, T. Razafimbelo, M. Razafindrakoto, A. L. Pablo, E. Legname, J. Poulain, T. Bruls, M. O'Donohue, A. Brauman, J. L. Chotte and E. Blanchart (2012). "Endogeic earthworms shape bacterial functional communities and affect organic matter mineralization in a tropical soil." *Isme Journal* 6(1): 213-222.
- Bernier, N., 1998. Earthworm feeding activity and development of the humus profile. *Biology and Fertility of Soils* 26, 215-223
- Betsch, J.M., Vannier, G., 1977. Caractérisation des deux phases juvéniles d'*Allacma fusca* (Collembola, Symphyléona) par leur morphologie et leur écophysiologie. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 15, 124-141.
- Belyea L., R. & Lancaster J. (1999) Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86, 401-416
- Binet, F., Fayolle, L., Pussard, M., 1998. Significance of earthworms in stimulating soil microbial activity. *Biology and Fertility of Soils* 27, 79–84
- Blanchart, E., Lavelle, P., Braudeau, E., Le Bissonnais, Y., Valentin, C., 1997. Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Cote d'Ivoire. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 431-439
- Blanchart, E. and Marilleau, N. and Drogoul, A. and Perrier, E. and Chotte, J.L. and Cambier, C. 2009, "SWORM: an agent-based model to simulate the effect of earthworms on soil structure", *EJSS. European Journal of Soil Science*, pages 13-21
- Blower, J.G. 1985. Millipedes. *Synopses of the British Fauna* n°35. 242p.
- Bonkowski, M., B. S. Griffiths and K. Ritz (2000). "Food preferences of earthworms for soil fungi." *Pedobiologia* 44(6): 666-676.
- Bonkowski, M. and M. Schaefer (1997). "Interactions between earthworms and soil protozoa: A trophic component in the soil food web." *Soil Biology & Biochemistry* 29(3-4): 499-502.
- Borcard D., Legendre P. & Drapeau P. 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology*, 73, 1045-1055
- Bossuyt, H., Six, J., Hendrix, P.F., 2004. Rapid incorporation of carbon from fresh residues into newly formed stable microaggregates within earthworm casts. *European Journal of Soil Science* 55, 393-399.
- Bossuyt, H., Six, J., Hendrix, P.F., 2006. Interactive effects of functionally different earthworm species on aggregation and incorporation and decomposition of newly added residue carbon. *Geoderma* 130, 14-25
- Bouché, M.B. 1972. *Lombriciens de France. Ecologie et systématique*. INRA, Paris. 671p.
- Bousquet, F and Le Page, C. 2004. Multi-agent simulations and ecosystem management: a review, *Ecological Modelling* 176(2-3) :313-332

- Bowler, D. E. and T. G. Benton (2005). "Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics." *Biological Reviews* 80(2): 205-225.
- Bowler DE, Benton TG, 2011. Testing the interaction between environmental variation and dispersal strategy on population dynamics using a soil mite experimental system. *Oecologia* 166: 111–119
- Braga, D. S., Alves, F. O. M., Lima Neto, F. B., & Menezes, L. C. S. (2011). AspectNetLogo: Uma Proposta de Linguagem Orientada a Aspectos para a Modelagem de Sistemas Multi-Agentes em Simulacoes Sociais. In: X Congresso Brasileiro de Inteligencia Computacional, 2011. Fortaleza, CE. Sessao Tecnica 28 (Interfaces e Ferramentas)
- Bretfeld, G., 1999. Synopses on Palaeartic Collembola, II Symphypleona. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums, Görlitz*.
- Brêthes, A., Brun, J.J., Jabiol, B., Ponge, J.F., Toutain, F., 1995. Classification of forest humus forms - A french proposal. *Annales Des Sciences Forestieres* 52, 535-546.
- Brolemann, HW. 1930. Myriapodes Chilopodes, Faune de France n°25. 404p.
- Brolemann, 1935. Myriapodes Diplopodes, Faune de France n°29. 368p.
- Brown, G. G. (1995). "How Do Earthworms Affect Microfloral and Faunal Community Diversity." *Plant and Soil* 170(1): 209-231.
- Brown, G. G. (1995). "How Do Earthworms Affect Microfloral and Faunal Community Diversity." *Plant and Soil* 170(1): 209-231.
- Brussard, L. Behan-Pelletier, V. Bignell, D. E., Brown, V. K. Folgarait, W. A. M. Fragoso, C. Freckman, D. Gupta, V. V. S. R. Hattori, T. Hawksworth, D. L. Klopatek, C. Lavelle, P. Malloch, D. Rusek, J. Soderstrom, B. Tiedge, J. M. Virginia, R. A. 1997. Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio*. 26 : 563-570.
- Bull, J.C., Pickup, N.J., Pickett, B., Hassell, M.P., Bonsall, M.B., 2007. Metapopulation extinction risk is increased by environmental stochasticity and assemblage complexity. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274, 87-96.
- Bullock, J. M., R. E. Kenward and R. S. Hails (2002). *Dispersal Ecology: 42nd Symposium of the British Ecological Society*, Cambridge University Press.
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., Brunel, E. & Lefeuvre, J.C. 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica-International Journal of Ecologica*, 19, 47–60.
- Burel, F., Butet, A., Delettre, Y.R. & de la Pena, N.M. 2004. Differential response of selected taxa to landscape context and agricultural intensification. *Landscape and Urban Planning*, 67, 195–204
- Cadotte, M. W. 2011. The new diversity: management gains through insights into the functional diversity of communities. *Journal of Applied. Ecology*. 48: 1067–1069.
- Campbell, C.D., Chapman, S.J., Cameron, C.M., Davidson, M.S., Potts, J.M., 2003. A rapid microtiter plate method to measure carbon dioxide evolved from carbon substrate amendments so as to determine the physiological profiles of soil microbial communities by using whole soil. *Applied and Environmental Microbiology* 69, 3593-3599
- Carl, 1911. Isopodes. *Catalogue des invertébrés de la Suisse. Muséum d'histoire naturelle de Genève*. 69p.
- Caro, G. (2012). *Stratégies de dispersion & Ingénierie écologique : Quelles relations chez les vers de terre ?*, PhD Thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Caro, G., A. Abourachid, T. Decaëns, L. Buono and J. Mathieu (2012). "Is earthworms' dispersal facilitated by the ecosystem engineering activities of conspecifics?" *Biology and Fertility of Soils* 48(8): 961-965.
- Caruso T, Taormina M, Migliorini M, 2012. Relative role of deterministic and stochastic determinants of soil animal community: a spatially explicit analysis of oribatid mites. *Journal of Animal Ecology* 81: 214–221.
- Carroll IT, Cardinale BJ, Nisbet RM. 2011. Niche and fitness differences relate the maintenance of diversity to ecosystem function. *Ecology* 92: 1157–1165
- Chacoff, N. & Aizen, M. 2005. Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering pre-montane subtropical forest. *Journal of Applied Ecology*, 43 : 18-27.
- Chase, J.M., Leibold, M.A., 2003. *Ecological Niches*. Univeristy of Chicago Press, Chicago.
- Chauvat M. Trap J. Perez G. Delporte P. Aubert M. 2011. Assemblages of Collembola across a 130-year chronosequence of beech forest. *Soil Organisms* 83, 405-418.
- Chen, C.R., Condron, L.M., Xu, Z.H., 2008. Impacts of grassland afforestation with coniferous trees on soil phosphorus dynamics and associated microbial processes: A review. *Forest Ecology and Management* 255, 396-409.
- Christiansen, K., 1967. Competition between collembolan species in culture jars. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 4, 439-462.
- Christiansen, K., Doyle, M., Kahlert, M., Gobaleza, D., 1992. Interspecific interactions between collembolan populations in culture. *Pedobiologia* 36, 274-286.
- Comor, V., Orgeas, J., Ponel, P., Rolando, C. & Delettre, Y.R. 2007. Impact of anthropogenic disturbances on beetle communities of French Mediterranean coastal dunes. *Biodiversity and Conservation*. 17:1837-1852
- Compton, J.E., Boone, R.D., 2000. Long-term impacts of agriculture on soil carbon and nitrogen in New England forests. *Ecology* 81, 2314-2330.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Cornwell, W. K. and Ackerly, D. D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monograph*. 79: 109–126.
- Cottenie K 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8:1175–1182
- Cousins S.A.O. & Ihse M. 1998. A methodological study for biotope and landscape mapping based on CIR aerial photographs. *Landscape and Urban Planning*, 41, 183-192

- Cuddington, K. and A. Hastings (2004). "Invasive engineers." *Ecological Modelling* 178(3-4): 335-347.
- Curry, J. P. and O. Schmidt (2007). "The feeding ecology of earthworms - A review." *Pedobiologia* 50(6): 463-477.
- Cushman SA, McGarigal K. 2002. Hierarchical, multi-scale decomposition of species-environment relationships. *Landscape Ecology*. 17:637-646
- Cushman S.A., McGarigal K. & Neel M.C. 2008. Parsimony in landscape metrics: Strength, universality, and consistency. *Ecological Indicators*, 8, 691-703
- Darwin, C. R. (1881). *The formation of vegetable mould, through the actions of worms, with observations on their habits*. London.
- Dauber, J., M. Hirsch, D. Simmering, R. Waldhardt, A. Otte, and V. Wolters. 2003. Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98:321-329.
- Dauber, J., T. Purtauf, A. Allspach, J. Frisch, K. Voigtländer, and V. Wolters. 2005. Local vs. landscape controls on diversity: a test using surface-dwelling soil macroinvertebrates of differing mobility. *Global Ecology and Biogeography* 14:213-221.
- Dauber, J., and T. Purtauf. 2007. A multi-scale analysis of the relative importance of habitat features and landscape context on species richness of carabids. Pages 63-76 in B. Schröder, H. Reuter, and B. Reiniking, editors. *Multiple scales and scaling in ecology*. Peter Lang Verlag, Frankfurt.
- Decaëns, T., T. Dutoit, D. Alard, and P. Lavelle. 1998. Factors influencing soil macrofaunal communities in post-pastoral successions of western France. *Applied Soil Ecology* 9:361-367.
- Decaëns, T., Galvis, J.H., Amezcuita, E., 2001. Propriétés des structures produites par les ingénieurs écologiques à la surface du sol d'une savane colombienne. *CRAS* 324, 465-477
- Decaëns, T., F. Bureau, and P. Margerie. 2003. Earthworm communities in a wet agricultural landscape of the Seine Valley (Upper Normandy, France). *Pedobiologia* 47:479-489.
- Decaëns T., Margerie P., Aubert M., Hedde M. & Bureau F. 2008. Assembly rules within earthworm communities in North-1 Western France - A regional analysis. *Applied Soil Ecology*, 39:321-335
- Decaëns T. Margerie P. Renault J. Bureau F. Aubert M. Hedde H. 2011. Niche overlap and species assemblage dynamics in an ageing pasture gradient in north-western France. *Acta Oecologica*. 37: 212-219
- Degryze, S., Six, J., Paustian, K.I.T.H., Morris, S.J., Paul, E.A., Merckk, R., 2004. Soil organic carbon pool changes following land-use conversions. *Global Change Biology* 10, 1120-1132
- Deleporte, S., Tillier, P., 1999. Long-term effects of mineral amendments on soil fauna and humus in an acid beech forest floor. *Forest Ecology and Management* 118, 245-252
- Demanges, JM. 1981. *Les Mille-pattes Myriapodes. Généralités, Morphologie, Ecologie, Ethologie. Détermination des Espèces de France*. Éditions Boubée, Paris : 281p.
- Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F. et Couvet, D. 2008. Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 275: 2743-2748.
- Diaz, S. Briske, D. McIntyre, S. 1999. Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. In : Weiher & Keddy (Eds). *The search for assembly rules in ecological communities*. Cambridge University Press. 338-362.
- Dick, R.P., Breakwell, D.P., Turco, R.F., 1996. Soil enzyme activities and biodiversity measurements as integrative microbiological indicators, In: Doran, J.W., Jones, A.J. (Eds.), *Methods for assessing soil quality*. Soil Science Society of America, Madison, pp. 247-271
- Dieckmann, U. 1999. The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology & Evolution* 14:88-90.
- Dittmer, S., Schrader, S., 2000. Longterm effects of soil compaction and tillage on Collembola and straw decomposition in arable soil. *Pedobiologia* 44, 527-538.
- Doube, B. M., O. Schmidt, K. Killham and R. Correll (1997). "Influence of mineral soil on the palatability of organic matter for lumbricid earthworms: A simple food preference study." *Soil Biology & Biochemistry* 29(3-4): 569-575.
- Dormann C.F., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., García Marquéz J.R., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P.J., Münkemüller T., McClean C., Osborne P.E., Reineking B., Schröder B., Skidmore A.K., Zurell D. & Lautenbach S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36, 027-046
- Drake, J.A. 1990. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *Trends in Ecology and Evolution* 5: 159-164.
- Drogoul, A, 2004, Simulation de systèmes complexes, informatique et développement, in 7th African Conference on Research in Computer Science HAMMAMET(Tunisie / Tunisia)
- Dunger, W., H.-J. Schulz, and B. Zimdars. 2002. Colonization behaviour of Collembola under different conditions of dispersal. *Pedobiologia* 46:316-327.
- Eason, EH. 1964. *Centipedes of the British Isles*. Frederic Warne & Co Ltd, London : 294p.
- Edwards, C. A. and P. J. Bohlen (1996). *Biology and Ecology of earthworms*, Chapman et Hall.
- Eisenhauer, N., S. König, A. C. W. Sabais, C. Renker, F. Buscot and S. Scheu (2009). "Impacts of earthworms and arbuscular mycorrhizal fungi (Glomus intraradices) on plant performance are not interrelated." *Soil Biology & Biochemistry* 41(3): 561-567.
- Ettema, C.H., Wardle, D.A., 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 177-183.
- Faber, J. H. 1991. Functional classification of soil fauna : a new approach. *Oikos*. 62 : 110-117.
- Feary, D.A. 2007. The influence of resource specialization on the response of reef fish to coral disturbance. *Marine Biology* 153: 153-161.
- Ferber, J. 1995. *Les systèmes multi-agents. Vers une intelligence collective*. InterEditions, Paris
- Filser, J. 2002. The role of Collembola in carbon and nitrogen cycling in soil. *Pedobiologia* 46:234-245.

- Frampton, G.K., Van den Brink, P.J., Wratten, S.D., 2001. Diel activity patterns in an arable collembolan community. *Applied Soil Ecology* 17, 63-80.
- Fratello, B., Bertolani, R., Sabatini, M.A., Mola, L., Rassa, M.A., 1985. Effects of atrazine on soil microarthropods in experimental maize fields. *Pedobiologia* 28, 161-168.
- Frostegard, A. and E. Baath (1996). "The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil." *Biology and Fertility of Soils* 22(1-2): 59-65.
- Garnier, E. Lavorel S. Ansquer P. Cstro HP. Dolezal J. Eriksson O. Fortunel C. Freitas H. Golodets C. Grigulis K. Jouany C. Kazakou E. Kiguel J. Kleyer M. Lehsten V. Leps J. Meier T. Pakeman R. Papadimitriou M. Papanastasis VP. Quested H. Quétier F. Robson M. Roumet C. Rusch G. Skarpe C. Stemberg M. Theau JP. Thébault A. Vile D. Zarovali MP. 2007. Assessing the effects of land-use change on plant traits, community and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany*. 99: 967-985.
- Gilpin, M.E., Hanski, I.A., 1991. *Metapopulation dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. Academic Press, London.
- Girard MC & Girard CM. 2004. *Traitement des données de télédétection*. Dunod. 529p.
- Gisin, H. 1943. Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. *Revue Suisse de Zoologie* 50:131-224.
- Gisin, H. 1960. *Collembolenfauna Europas*. Museum d'histoire Naturelle, Genf.
- Gitay, H. Noble, I. R. 1997. What are functional types and how should we seek them? In : Smith, Shugart, Wopodward (Eds) *Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global changes*. Cambridge University Press. 3-19.
- Gregory, S. 2009. *Woodlice and waterlice in Britain and Ireland*. CEH. 171p.
- Gray, J.S. 1989. Effects of environmental stress on species rich assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society* 37: 19-32.
- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., et al., 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling* 198, 115-126.
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D.L., Polhill, J.G., Giske, J., Railsback, S.F., 2010. The ODD protocol: a review and first update. *Ecological Modelling* 221, 2760-2768.
- Hopkin, S.P. 1997. *Biology of the springtails*. Oxford University Press, Oxford, UK
- Halley, J.M. & Dempster, J.P. 1996. The spatial population dynamics of insects exploiting a patchy food resource: a model study of local persistence. *Journal of Applied Ecology*, 33, 439-454.
- Hanski, I., 1994. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 131-135.
- Harding & Sutton, 1985. *Woodlice in Britain and Ireland: Distribution and habitat*. ITE. 151p.
- Hatchett, SP. 1947. *Biology of the Isopoda of Michigan*. *Ecological Monographs*. 17(1) : 47-80.
- Hattenschwiler, S., A. V. Tiunov and S. Scheu (2005). Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 36: 191-218.
- Haynes, R.J., Fraser, P.M., 1998. A comparison of aggregate stability and biological activity in earthworm casts and ungestored soil as affected by amendment with wheat or lucerne straw. *European Journal of Soil Science* 49, 629-636
- Hedde, M., Bureau, F., Akpa-Vinceslas, M. Aubert, T., Decaëns, T. 2007. Beech leaf degradation in laboratory experiments: Effects of eight detritivorous invertebrate species. *Applied Soil Ecology* 35 (2007) 291-301
- Hedde, M., Bureau, F., Delporte, P., Cécillon, L., Decaëns, T., 2013. The effects of earthworm species on soil behaviour depend on land use. *Soil Biol. Biochem.* in proof
- Hedlund, K., G. Bengtsson, and S. Rundgren. 1995. Fungal odour discrimination in two sympatric species of fungivorous collembolans. *Functional Ecology* 9:869-875.
- Hendriksen, N.B., 1997. Earthworm effects on respiratory activity in a dung-soil system. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 347-351
- Heiniger C. Barot S. Ponge JF. Salmon S. Botton-Livet L. Carmignac D. Dubs F. 2014. Effect of habitat spatiotemporal structure on collembolan diversity. *Pedobiologia*. 57 : 103-117
- Holt, R.D., Lawton, J.H., Polis, G.A., Martinez, N.D., 1999. Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology* 80, 1495-1504.
- Holyoak, M., Leibold, M.A., Holt, R.D., 2005. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press Chicago.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monograph*. 75, 3-35
- Hopkin, S.P. 1991. *A Key to the Woodlice of Britain and Ireland*. AIDGAP Field Studies Council
- Hopkin, S.P., 1997. *Biology of the Springtails (Insecta: Collembola)*. Oxford University Press, Oxford.
- Hopkin, S.P., 2007. *A Key to Collembola (Springtails) of Britain and Ireland*. Field Studies Council, Shrewsbury.
- Hubbell, S.P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, 375 pp.
- Hutton, S.A. & Giller, P.S. 2003. The effects of the intensification of agriculture on northern temperate dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology*, 40, 994-1007.
- INRA (1998). *A sound reference base for soils - "Référentiel Pédologique"*. Paris, INRA.
- Jackson S.T. & Sax D.F. 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 153-160

- Jayasinghe, B. A. T. D. and D. Parkinson (2009). "Earthworms as the vectors of actinomycetes antagonistic to litter decomposer fungi." *Applied Soil Ecology* 43(1): 1-10.
- Jeanneret, P., Schupbach, B. & Luka, H. 2003. Quantifying the impact of landscape and habitat features on biodiversity in cultivated landscapes. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 98, 311–320.
- Jeanneret, P., B. Schupbach, and H. Luka. 2003a. Quantifying the impact of landscape and habitat features on biodiversity in cultivated landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98:311–320.
- Jeanneret, P., B. Schupbach, L. Pfiffner, and T. Walter. 2003b. Arthropod reaction to landscape and habitat features in agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 18:253–263.
- Jones, C. G., J. H. Lawton and M. Shachak (1994). "Organisms as ecosystem engineers." *Oikos* 69: 373-386.
- Jones, C. G., J. H. Lawton and M. Shachak (1997). "Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers." *Ecology* 78(7): 1946–1957.
- Jonsen, I.D. Fahrig, L. 1997. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology* 12: 185-197.
- Kampichler, Geissen. 2005. Temporal predictability of soil microarthropod communities in temperate forests. *Pedobiologia* 49: 41-50
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: 2 goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*. 3, 157–164
- Klinger, J. 1965. On the orientation of plant nematodes and of some other soil animals. *Nematologica* 11 : 14-18.
- Kneitel, J.M., Chase, J.M., 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7, 69-80.
- Krab, E.J., Oorsprong, H., Berg, M.P., Cornelissen, J.H.C., 2010. Turning northern peatlands upside down: disentangling microclimate and substrate quality effects on vertical distribution of Collembola. *Functional Ecology* 24, 1362-1369.
- Kruess, A. & Tschardtke, T. 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science*, 264, 1581–1584
- Kuussaari, Bommarco, *et al.* 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 24(10): 564-571
- Laliberte, E. and Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299–305.
- Langlands PR, Brennan KEC, Framenau VW, Main BY. 2011. Predicting the post-fire responses of animal assemblages: testing a trait-based approach using spiders. *Journal of Animal Ecology* 80(3): 558-568.
- Larsen, K.S., Jonasson, S., Michelsen, A., 2002. Repeated freeze-thaw cycles and their effects on biological processes in two arctic ecosystem types. *Applied Soil Ecology* 21, 187-195.
- Lavelle, P., C. Lattaud, D. Trigo and I. Barois (1995). "Mutualism and biodiversity in soils." *Plant and Soil* 170(1): 23-33
- Lavelle, P., D. Bignell, M. Lepage, V. Wolters, P. Roger, P. Ineson, O. W. Heal and S. Dhillion (1997). Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33(4): 159-193.
- Lavelle, P., 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Advances in ecological research* 27, 93-132.
- Lavelle, P., Bignell, D., and Lepage, M. 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology*, 33(4) : 159-193.
- Lavelle, P., Spain, A.V., 2001. *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Lavelle, P., 2002. Functional domains in soils. *Ecological Research* 17, 441-450.
- Lavelle, P., T. Decaëns, M. Aubert, S. Barot, M. Blouin, F. Bureau, P. Margerie, P. Mora and J. P. Rossi (2006). "Soil invertebrates and ecosystem services." *European Journal of Soil Biology* 42(Supplement 1): S3-S15.
- Laverack, M. S. (1960). "Tactile and chemical perception in earthworms —I. Responses to touch, sodium chloride, quinine and sugars." *Comparative Biochemistry and Physiology* 1(2): 155-163.
- Lavorel, S. McIntyre, S. Landsberg, J. Forbes, T. D. A. 1997. Plant functional classifications : from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*. 12 : 474-478.
- Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, Garden D, Williams N, Dorrough J, Berman S, Quetier F, Thebault A, Bonis A 2008. Assessing functional diversity in the field—methodology matters. *Functional Ecology*. 22(1): 134-147
- Le Bissonnais, Y., 1996. Aggregate stability and assessment of soil crustability and erodibility. I. Theory and methodology. *European Journal of Soil Science* 47, 425–437
- Lee, P. 2006. *Atlas Millipedes (Diplpodes Britain and Ireland)*. Pensoft publisher. 216p.
- Legendre P. & Legendre L. 1998. *Numerical Ecology*.
- Legendre P. & Gallagher E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271–280
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7, 601-613.
- Levine, J.M., Rees, M., 2002. Coexistence and relative abundance in annual plant assemblages: the roles of competition and colonization. *American Naturalist* 160, 452-467.
- Liang, W., Beattie, G.A.C., Meats, A., Spooner-Hart, R., 2007. Impact on soil-dwelling arthropods in citrus orchards of spraying horticultural mineral oil, carbaryl or methidathion. *Australian Journal of Entomology* 46, 79-85.

- Lindberg, N., Bengtsson, J., 2005. Population responses of oribatid mites and collembolans after drought. *Applied Soil Ecology* 28, 163-174.
- Loranger, G., Bandyopadhyaya, I., Razaka, B., Ponge, J.F., 2001. Does soil acidity explain altitudinal sequences in collembolan communities? *Soil Biology and Biochemistry* 33, 381-393.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J., P., Hector A., Hooper D., U., Huston M., A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D. & Wardle D., A. 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science*, 294, 804-808
- MacMillan, K., S. Haukeland, R. Rae, I. Young, J. Crawford, S. Hapca, and M. Wilson. 2009. Dispersal patterns and behaviour of the nematode *Phasmarhabditis hermaphrodita* in mineral soils and organic media. *Soil Biology & Biochemistry* 41:1483-1490.
- Marashi, A.R.A., Scullion, J., 2003. Earthworm casts form stable aggregates in physically degraded soils. *Biology and Fertility of Soils* 37, 375-380
- Marhan, S., Scheu, S., 2005. Effects of sand and litter availability on organic matter decomposition in soil and in casts of *Lumbricus terrestris* L. *Geoderma* 128, 155-166
- Marinissen, J., Dexter, A., 1990. Mechanisms of stabilization of earthworm casts and artificial casts. *SBB* 13, 163-167.
- Martin, A., Marinissen, J.C.Y., 1993. Biological and physico-chemical processes in excrements of soil animals. *Geoderma* 56, 331-347.
- Mathieu, J., J. Rossi, P., M. Grimaldi, P. Mora, L. Lavelle, and C. Rouland. 2004. A multi-scale study of soil macrofauna biodiversity in Amazonian pastures. *Biology and Fertility of Soils* 40:300-305.
- Mathieu, J., S. Barot, M. Blouin, G. Caro, T. Decaëns, F. Dubs, L. Dupont, P. Jouquet and P. Nai (2010). "Habitat quality, conspecific density, and habitat pre-use affect the dispersal behaviour of two earthworm species, *Aporrectodea icterica* and *Dendrobaena veneta*, in a mesocosm experiment." *Soil Biology & Biochemistry* 42(2): 203-209.
- Matthysen, E. (2005). "Density-dependent dispersal in birds and mammals." *Ecography* 28(3): 403-416.
- Makkonen, M., Berg, M.P., van Hal, J.R., Callaghan, T.V., Press, M.C., Aerts, R., 2011. Traits explain the responses of a sub-arctic *Collembola* community to climate manipulation. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 377-384.
- Mason N. W. H., Mouillot D., Lee W. G. & Wilson J. B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112-118.
- Mason, N.W.H. Lanoiselée, C. Mouillot, D. Wilson, J.B. Christine Argillier C. 2008. Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *Journal of Animal Ecology*. 77: 661-669.
- Mason, N.W.H. de Bello, F. Dolezal, J. Leps J. 2011. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*. 99: 788-796.
- McGarigal K. & Marks B., J. 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. In, p. 122. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station., Portland.
- McGill, B. J. Enquist, B.J. Weiher, E. Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*. 21: 178-185.
- Meynard, C.N. Devictor, V. Mouillot, D. Thuiller, W. Jiguet, F. Mouquet, N. 2011. Beyond taxonomic diversity patterns: how a, b and g components of functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? *Global Ecology and Biogeography*. 20: 893-903.
- Mitchell, R. 1970. An analysis of dispersal in mites. *The American Naturalist* 104:425-431.
- Mouchet, M. A. Villéger, S. Mason, N.W.H. Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*. 24: 867-876.
- Mouillot, D. Mason, N.W.H. Dumay, O. Wilson, J.B. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142: 353-359
- Mouquet, N., Loreau, M., 2003. Community patterns in source-sink metacommunities. *American Naturalist* 162, 544-557.
- Münkemüller, T. de Bello, F. Meynard, C.N. Gravel, D. Lavergne, S. Mouillot, D. Mouquet, M. Thuiller, W. 2012. From diversity indices to community assembly processes: a test with simulated data. *Ecography* 35: 468-480.
- Murray, P.J., Clegg, C.D., Crotty, F.V., Martinez, N.d.l.F., Williams, J.K., Blackshaw, R.P., 2009. Dissipation of bacterially derived C and N through the meso- and macrofauna of a grassland soil. *Soil Biology & Biochemistry* 41, 1146-1150.
- Nathan, R. 2001. The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology & Evolution* 16:491-493.
- Nathan, R. 2003. Seeking the secrets of dispersal. *Trends in Ecology & Evolution* 18:275-276.
- Ojala, R. and V. Huhta. 2001. Dispersal of microarthropods in forest soil. *Pedobiologia* 45:443-450.
- Oliver PG & Meehan CJ. 1993. Woodlice. *Synopses of the British Fauna* n°49. 133p.
- Okland, R.H. 1999. On the variation explained by ordination and constrained ordination axes. *Journal of Vegetation Science*, 10, 131-136.
- Opper, B., Németh, P., Engelmann, P., 2010 Calcium is required for coelomocyte activation in earthworms. *Mol Immunol*. 47, 2047-2056.
- Oren, A., Steinberger, Y., 2008. Coping with artifacts induced by CaCO₃-CO₂-H₂O equilibria in substrate utilization profiling of calcareous soils. *Soil Biology & Biochemistry* 40, 2569-2577.
- Pakeman, R.J. 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology*. 99: 1143-1151.

- Parvinen, K. 2004. Adaptive responses to landscape disturbances: Theory. Pages 265–283. In: Ferrière, Dieckmann, & Couvet (Eds) *Evolutionary Conservation Biology*. Cambridge University Press.
- Pati, S.S., Sahu, S.K., 2004. CO₂ evolution and enzyme activities (dehydrogenase, protease and amylase) of fly ash amended soil in the presence and absence of earthworms (*Drawida willsi* Michaelsen) under laboratory conditions. *Geoderma* 118, 289-301
- Perez G. decaëns T. Dujardin G., Akpa-Vinceslas. M Langlois E. Chauvat M. 2013. Response of collembolan assemblages to plant species successional gradient. *Pedobiologia*, *in press*
- Petchey, OL. and Gaston, KJ. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*. 5: 402–411.
- Petchey O. L. & Gaston K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*. 9: 741–758
- Petchey, OL., Gaston KJ.. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*. 76: 977–985. Shipley 2010
- Petersen, H., 2011. Collembolan communities in shrublands along a climatic gradient in Europe and the effect of experimental warming and drought on population density, biomass and diversity. *Soil Organisms* 83, 463-488.
- Petersen, H. 2002. General aspects of collembolan ecology at the turn of the millennium. *Pedobiologia* 46:246-260.
- Petit S. & Burel F. 1998. Effects of landscape dynamics on the metapopulation of a ground beetle (Coleoptera, Carabidae) in a hedgerow network. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 69, 243-252
- Pey B. Nahmani J. Auclerc A. Capowiez Y. Cluzeau D. Cortet J. Decaëns T. Deharveng L. Dubs F. Joimel S. Briard C. Grumiaux F. Laporte MA. Pasquet A. Pelosi C. Pernin C. Ponge JF. Salmon S. Santorufo L. Hedde M. 2014. Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic and Applied Ecology*. 15: 194–206
- Ponge, J.F., 1980. Les biocénoses des collemboles de la forêt de Sénart, In: Pesson, P. (Ed.), *Actualité d'écologie forestière: sol, flore, faune*. Gauthier-Villars, Paris, pp. 151-176.
- Ponge, J.F., 1991. Food resources and diets of soil animals in a small area of scots pine litter. *Geoderma* 49, 33-62.
- Ponge, J.F., 1993. Biocenoses of Collembola in atlantic temperate grass-woodland ecosystems. *Pedobiologia* 37, 223-244.
- Ponge, J.F., Patzel, N., Delhayé, L., Devigne, E., Levieux, C., Beros, P., Wittebroodt, R., 1999. Interactions between earthworms, litter and trees in an old-growth beech forest. *Biology and Fertility of Soils* 29, 360-370.
- Ponge, J.F., Gillet, S., Dubs, F., Fedoroff, E., Haese, L., Sousa, J.P., Lavelle, P., 2003. Collembolan communities as bioindicators of land use intensification. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 813-826.
- Ponge, J.F., Dubs, F., Gillet, S., Sousa, J.P., Lavelle, P. 2006. Decreased biodiversity in soil springtail communities: the importance of dispersal and landuse history in heterogeneous landscapes. *Soil Biology & Biochemistry* 38(5): 1158-1161.
- Ponge. 2012. Perturbations, organismes et écosystèmes. Conférence MNHN. 12 février 2008
- Ponge, J.F., 2013. Plant-soil feedbacks by humus forms: a review. *Soil Biology and Biochemistry* 57, 1048-1060.
- Postma-Blaauw, M.B., de Vries, F.T., de Goede, R.G.M., Bloem, J., Faber, J.H., Brussaard, L., 2005. Within-trophic group interactions of bacterivorous nematode species and their effects on the bacterial community and nitrogen mineralization. *Oecologia* 142, 428-439.
- Potapow, M., 2001. Synopses of Palearctic Collembola, III Isotomidae. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums, Görlitz*, 603 pp.
- Pulleman, M.M., Six, J., Uyl, A., Marinissen, J.C.Y., Jongmans, A.G., 2005. Earthworms and management affect organic matter incorporation and microaggregate formation in agricultural soils. *Applied Soil Ecology* 29, 1-15
- Pumain D., 2011, Urban systems dynamics, urban growth and scaling laws : the question of ergodicity, in : Portugali J. and Meyer H. , Stolk E., Tan E. (ed), *Complexity Theories of Cities Have Come of Age : An overview with implications to urban planning and design*, Heidelberg, Springer.
- Rantalainen, M.-L., H. Fritze, J. Haimi, T. Pennanen, and H. Setälä. 2005. colonisation of newly established habitats by soil decomposer organisms: the effect of habitat corridors in relation to colonisation distance and habitat size. *Soil Biology & Biochemistry* 26:67-77.
- Rantalainen, M.-L., J. Haimi, H. Fritze, and H. Setälä. 2006. Effects of small-scale habitat fragmentation, habitat corridors and mainland dispersal on soil decomposer organisms. *Applied Soil Ecology* 34:152-159.
- RCoreTeam (2012). *R: A language and environment for statistical computing*. V. R Foundation for Statistical Computing, Austria.
- R Development Core Team, 2010. *R: a Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rainio, J., Niemela, J., 2003. Ground beetles (Coleoptera : Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and conservation* 12, 487-506
- Richard, B., M. Legras, P. Margerie, J. Mathieu, S. Barot, G. Caro, T. Desjardins, F. Dubs, L. Dupont and T. Decaëns (2012). "Spatial organization of earthworm assemblages in pastures of northwestern France." *European Journal of Soil Biology* 53(0): 62-69.
- Richardson H. 1905. *Monographs on the Isopods of North Americ*. 727p.
- Ricklefs, RE., 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235, 167-171.

- Ritchie. 1997. Populations in a landscape context: sources sinks and metapopulation. In Bisconette, J. L. A. Wildlife and Landscape Ecology. Springer, New York
- Robert A. 2009 Encyclopedia of Complexity and Systems Science, Springer, 10370p.
- Rusek, J. 1989. Ecology of Collembola. Pages 271-281 in 3rd International Seminar on Apterygota. Univ. Siena Press, Siena.
- Sabais, A.C.W., Scheu, S., Eisenhauer, N., 2011. Plant species richness drives the density and diversity of Collembola in temperate grassland. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 37, 195-202.
- Salmon, S., Ponge, J.F., 1999. Distribution of *Heteromurus nitidus* (Hexapoda, Collembola) according to soil acidity: interactions with earthworms and predator pressure. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1161-1170.
- Salmon, S., Ponge, J.F., 2001. Earthworm excreta attract soil springtails: laboratory experiments on *Heteromurus nitidus* (Collembola : Entomobryidae). *Soil Biology and Biochemistry* 33, 1959-1969.
- Scheu, S. (1987). "Microbial activity and nutrient dynamics in earthworms casts (Lumbricidae)." *Biology and Fertility of Soils* 5(3): 230-234.
- Scheu, S. (2002). "Effects of earthworms on plant growth : patterns and perspectives." *Pedobiologia* 47.
- Scheu, S., Albers, D., Alpehi, J., Buryan, R., Klages, U., Migge, S., Platner, C., Salamon, J.A., 2003. The soil fauna community in pure and mixed stands of beech and spruce of different age: trophic structure and structuring forces. *Oikos* 101, 225-238.
- Schrader, S., Zhang, H., 1997. earthworm casting : stabilization or destabilization of structure? *Soil Biology and Biochemistry* 29, 469-475
- Schmidt MH, Roschewitz I, Thies C, Tschardt T. 2005. Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of Applied Ecology*, 42, 281–287
- Schweiger O. Maelfait JP. Van Wingerden W Hendrickx F. Billeter R. Speelmans M. Augenstein I. Aukema A. Aviron S. Bailey D. Bukacek R. Burel F. Diekötter T. Dirksen J. Frenzel M. Herzog F. Liira J. Roubalova M. Bugter R. 2005. Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscape across organizational levels and spatial. *Journal of Applied Ecology* 42 : 1129–1139
- Scott, N.A., Tate, K.R., Ross, D.J., Parshotam, A., 2006. Processes influencing soil carbon storage following afforestation of pasture with *Pinus radiata* at different stocking densities in New Zealand. *Australian Journal of Soil Research* 44, 85-96.
- Sheehan, C., L. Kirwan, J. Connolly and T. Bolger (2008). "The effects of earthworm functional diversity on microbial biomass and the microbial community level physiological profile of soils." *European Journal of Soil Biology* 44(1): 65-70.
- Shiple, B. 2010. Community assembly, natural selection and maximum entropy models. *Oikos* 119: 604–609.
- Shmida, A., Wilson, M.V., 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12, 1-20.
- Siepel. 1994. Life-history tactics of soil microarthropods. *Biology and Fertility of Soils* 18: 263-278
- Siepel. 1996. Biodiversity of soil microarthropods: the filtering of species. *Biodiversity and Conservation* 5: 251-260
- Sims RW and Gerard B M 1985 *Earthworms: Synopses of the British Fauna* No. 31. The Linnean Society and the Brackish-Water. Sciences Association
- Sinclair, A.R.E. (1984) The function of distance movements in vertebrates. *The Ecology of Animal Movement* (eds I.R. Swingland & P.J. Greenwood), pp. 240-258. Clarendon Press, Oxford.
- Sinsabaugh, R.L., Reynolds, H., Long, T.M., 2000. Rapid assay for amidohydrolase (urease) activity in environmental samples. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 2095 – 2097
- Smith A., C., Koper N., Francis C., M. & Fahrig L. 2009. Confronting collinearity: comparing methods for disentangling the effects of habitat loss and fragmentation. *Landscape Ecology*, 24, 1271 - 1285
- Sousa, J.P., Bolger, T., da Gama, M., M., Lukkari, T., Ponge, J.F., Simón, C., Traser, G., Vanbergen, A., J., Brennan, A., Dubs, F., Ivtis, E., Keating, A., Stofer, S., Watt, A., D. 2006. Changes in Collembola richness and diversity along a gradient of land-use intensity: A pan European study. *Pedobiologia* 50(2): 147-156.
- Southwood, T.R.E. (1962) Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biological Review*, 37, 171-214.
- Suding, KN. Lavorel, S. Chapin, FS. Cornelissen, JHC. Diaz, S. Garnier, E. Goldberg, D. Hooper, DU. Jackson ST. Navas, ML. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. – *Global Change Biology*. 14: 1125–1140.
- Swenson, N. G. and Enquist, B. J. 2009. Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. – *Ecology* 90: 2161–2170.
- Swift, M. J., O. W. Heal and J. M. Anderson (1979). *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Tabatabai MA, JM., B., 1970 Arylsulfatase activities of soils. *Soil Sci Soc Am Proc* 34, 427-429.
- Tabatabai, M.A., Bremner, J.M., 1972. Assay of urease activity in soils. *Soil Biol. Biochem.* 4, 479-486
- Takeda. 1987. Dynamics and maintenance of collembolan community structure in a forest soil system. *Researches on Population Ecology* 29: 291-346
- Taylor, A.R., Schroter, D., Pflug, A., Wolters, V., 2004. Response of different decomposer communities to the manipulation of moisture availability: potential effects of changing precipitation patterns. *Global Change Biology* 10, 1313-1324.
- Tilman, D., 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D., 1994. Competition and Biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75, 2-16.
- Theenhaus, A., Scheu, S., Schaefer, M., 1999. Contramensal interactions between two collembolan species: effects on population development and on soil processes. *Functional Ecology* 13, 238-246.

- Thibaud, J.M., Schultz, H.J., da Gama, M.M., 2004. Synopses on Palearctic Collembola, IV. Hypogastruridae. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums, Görlitz*, 287 pp.
- Thomas, C.F.G., Parkinson, L., Griffiths, G.J.K., Fernandez Garcia, A. & Marshall, E.J.P. 2001. Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats. *Journal of Applied Ecology*, 38, 100–116.
- Thuiller, W., Lavorel, S. et Araújo, M. B. 2005. Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 14(4): 347-357.
- Tiwari, S. C. and R. R. Mishra (1993). "Fungal abundance and diversity in earthworm casts and in ungested soil." *Biology and Fertility of Soils* 16(2): 131-134.
- Tomlin, A.D., Shipitalo, M.J., Edwards, M.W., Protz, R., 1995. Earthworms and their influence on soil structure and infiltration, In: Hendrix, P.F. (Ed.), *Earthworm ecology and biogeography in North America*. Lewis, Boca Raton, pp. 159–183
- Treuil, Drogoul, *et al.* 2008. *Modélisation et Simulation à base d'Agents : Exemples commentés, outils informatiques et questions théoriques*. Dunod, Paris
- Tscharntke, T., Gathmann, A. & Steffan-Dewenter, I. 1998. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology*, 35, 708–719.
- Trigo, D., I. Barois, M. H. Garvin, E. Huerta, S. Irisson and P. Lavelle (1999). "Mutualism between earthworms and soil microflora." *Pedobiologia* 43(6): 866-873.
- Turnbull, L.A., Rees, M., Crawley, M.J., 1999. Seed mass and the competition/colonization trade-off: a sowing experiment. *Journal of Ecology* 87, 899-912.
- Vanbergen, A.J., Watt, A.D., Mitchell, R., Truscott, A.-M., Palmer, S.C.F., Ivits, E., Eggleton, P., Jones, T.H., Sousa, J.P., 2007. Scale-specific correlations between habitat heterogeneity and soil fauna diversity along a landscape structure gradient. *Oecologia* 153, 713-725.
- Vandel, A. 1960. *Faune de France* 64. *Isopodes Terrestres*. 416p.
- Vandel, A. 1962. *Faune de France* 66. *Isopodes Terrestres*
- Vannier, G., 1987. The porosphere as an ecological medium emphasized in Ghilarovs work on soil animal adaptations *Biology and Fertility of Soils* 3, 39-44.
- Vellend, M., Verheyen, K., Flinn, K. M., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G., Graae, B. J., Bellemare, J., Honnay, O., Brunet, J., Wulf, M., Gerhardt, F. et Hermy, M. 2007. Homogenization of forest plant communities and weakening of species–environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology*, 95(3): 565-573.
- Villegger, S. Masson NW. Mouillot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301
- Violle C., Navas M., L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. & Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos*, 116, 882 – 892
- Valckx, J., L. Cockx, J. Wauters, M. Van Meirvenne, G. Govers, M. Hermy and B. Muys (2009). "Within-field spatial distribution of earthworm populations related to species interactions and soil apparent electrical conductivity." *Applied Soil Ecology* 41(3): 315-328.
- Walter, G.H., Hengeveld, R., 2000. The structure of the two ecological paradigms. *Acta Biotheoretica* 48, 15-46.
- Wardle, D.A., 2006. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters* 9, 870-886.
- Wenke, K., M. Kai and B. Piechulla (2010). "Belowground volatiles facilitate interactions between plant roots and soil organisms." *Planta* 231(3): 499-506.
- Weibull, A.C., Bengtsson, J., Nohlgren, E., 2000. Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity.
- Weiher, E. and Keddy, P.A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion – new questions from old patterns. *Oikos* 74: 159–164.
- Weiher, E., Keddy, P., 2001. *Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Westernacher, E. and O. Graff (1987). "Orientation behaviour of earthworms (&Lumbricidae) towards different crops." *Biology and Fertility of Soils* 3(1): 131-133.
- Wilensky, U., 1999. NetLogo. <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>
- Wolters, 1998. Long-term dynamics of a collembolan community. *Applied Soil Ecology* 9: 221-227
- Wolter, C. and S. Scheu (1999). "Changes in bacterial numbers and hyphal lengths during the gut passage through *Lumbricus terrestris* (Lumbricidae, Oligochaeta)." *Pedobiologia* 43(6): 891-900.
- Woodward, F. I. and Diament, A. D. 1991. Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Functional Ecology*. 5: 202–212.
- Zhang, H., Schrader, S., 1993. Earthworm effects on selected physical and chemical properties of soil aggregates. *Biol Fertil Soils* 15, 229-234
- Zalewski, M., and W. Ulrich. 2006. Dispersal as a key element of community structure: The case of ground beetles on lake islands. *Diversity & Distributions* 12:767-775.
- Zirbes, L., J. L. Deneubourg, Y. Brostaux and E. Haubruge (2010). "A New Case of Consensual Decision: Collective Movement in Earthworms." *Ethology* 116(6): 546-553.
- Zirbes, L., M. Mescher, V. Vrancken, J.-P. Wathélet, F. J. Verheggen, P. Thonart and E. Haubruge (2011). "Earthworms use odor cues to locate and feed on microorganisms in soil." *Plos One* 6(7): e21927.

Annexe : Textes des publications

Publications scientifiques parues

Heiniger C. 2013. Facteurs de structuration des assemblages locaux d'espèces de collembole. Thèse de Doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie. 188p. – Chapitre 5 : Experimental assessment of Collembola preferences for soil and microclimate in forest and pasture communities : 127-163.

Richard, B. 2012. Règle d'assemblage des communautés d'Oligochètes terrestres et relations avec les microorganismes du sol. Thèse de Doctorat de l'Université de Rouen. 122p. – Chapitre 5 : Influence des communautés de micro-organismes sur le comportement exploratoire des vers de terre : 78-89.

Chauvat M. Perez G. Ponge JF. 2014. Foraging patterns of soil springtails are impacted by food resources. *Applied Soil Ecology*. 82 :72–77.

Publications scientifiques à paraître

Publications scientifiques prévues

1. Question 1 – Filtres mosaïque d'habitat

1.1. Poids des filtres environnementaux et modèles de fonctionnement métacommunauté :

Dubs F. Decaëns T. Hedde M. Chauvat M. Ponge JF. *In prep.* Metacommunity patterns of soil fauna along landscape simplification gradients. *Oecologia*.

1.2. Diversité fonctionnelle des communautés locales de faune détritviores du sol : l'effet du paysage proche :

Dubs F. Pey B. Hedde M. Nahmani J. Decaëns T. *In prep.* Neighbouring landscapes and land use patterns shape functional diversity of soil fauna. *Ecography*.

2. Question 2 – Traits de réponse & traits d'effet

2.1. Traits de réponse – approche expérimentale

2.1.1. Expérience d'exclo-in situ : «Évaluation expérimentale des préférences des collemboles pour le sol et le microclimat dans les communautés de forêt et de prairie » :

Heiniger C, Barot S, Ponge JF, Salmon S, Meriguet J, Carmignac D, Suillerot M, Dubs F. *In prep.* Experimental assessment of collembola preferences for soil and microclimate in forest and pasture communities. *Oecologia*.

2.1.3. Expériences en laboratoire : «Influence des communautés de micro-organismes sur le comportement exploratoire des vers de terre » :

Richard B, Coulibaly S, Legras M, Decaëns T, Chauvat M. *In prep.* Should I stay or should I go: attractiveness of microbial community for earthworm's exploration. *Journal of Animal Ecology*.

2.2. Traits d'effets : étude en cosmes :

Hedde M. Petraud JP. Thénard J. Dubs F. *Soumis.* Casts as earthworm functional traits of effect on soil aggregation. *Geoderma*.

Hedde, M., Marraud C., Petraud JP, Crouzet O. *In prep.* Unpredictability of earthworm functional traits of effects. *Soil Biology and Biochemistry*.

3. Question 3 – Modélisation

Réponse des communautés de collemboles à la dynamique du paysage: une modélisation multi agent à l'échelle de la population :

Dubs F. Marilleau N. Barot S. Ponge JF. *In prep.* Biodiversity response to landscape dynamics: an individual-based model of springtails at population level. *Ecological Modelling*.