

MODELISATION DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE VERS DE TERRE GEOPHAGES DE LA SAVANE DE LAMTO (COTE D'IVOIRE):LE MODELE SOLTROP

Serge MARTIN

I INTRODUCTION.

Les sols peuvent être considérés comme des systèmes hiérarchisés dont les éléments sont distribués selon des échelles de temps et d'espace qui augmentent avec leur taille. Le climat et le substrat géologique sont situés au niveau supérieur de cette structure et, en conséquence, constituent les facteurs déterministes les plus importants. Lorsque l'on descend dans cette hiérarchie on trouve ensuite les systèmes biologiques, lesquels recouvrent plusieurs niveaux.

Les vers constituent généralement la principale biomasse animale dans les sols dès lors que le gel ou la sécheresse ne limitent pas leurs populations. Ils remplissent un rôle important dans l'élaboration et la conservation de la structure physique du sol aussi bien que dans la régulation du cycle du carbone et des nutriments. Ainsi les vers et la drilosphère (c'est à dire le sol et la microflore soumis à leur influence) forment la partie essentielle de plusieurs niveaux hiérarchiques du "système sol".

La volonté immédiate de synthétiser des connaissances issues tantôt d'observations de terrain, tantôt d'expériences en laboratoire et d'en éprouver la cohérence, mais aussi le but plus lointain de mieux comprendre le fonctionnement de l'écosystème entier nous ont conduits à

juger nécessaire de disposer d'un outil qui permette de formuler avec précision et de simuler sur de longues périodes les propriétés de la drilosphère et de ses principales composantes.

Le modèle SOLTROP que nous présentons s'appuie sur divers travaux réalisés dans la savane de Lamto en Côte d'Ivoire et, en particulier, sur ceux concernant le ver de terre géophage *Millsonia anomala*. Cette espèce représente à elle seule de 40 à 60% de la biomasse de vers de terre dans les différents faciès de savane. Plusieurs années d'échantillonnage sur le terrain et d'expérimentation en laboratoire ont permis de bien connaître le mode de vie de *Millsonia anomala*, la dynamique de ses populations et les divers éléments de ses bilans énergétiques (Lavelle, 1978)

II LE SYSTEME NATUREL

II.1 SITUATION, CLIMAT ET PAYSAGE

La station d'Ecologie de Lamto est située à la pointe Sud du "V Baoulé", une étendue de savanes qui pénètre profondément dans le bloc forestier de la Côte d'Ivoire méridionale (Cf. figure 1).

Le climat est de type tropical humide.

La mise à feu régulière, au mois de janvier, est la seule action humaine touchant la réserve de Lamto. Cette pratique qui existe depuis des temps immémoriaux modèle véritablement la savane en empêchant l'évolution du paysage vers son véritable climax, la forêt.

Les sols, développés essentiellement sur granite, sont surtout de type ferralitique.

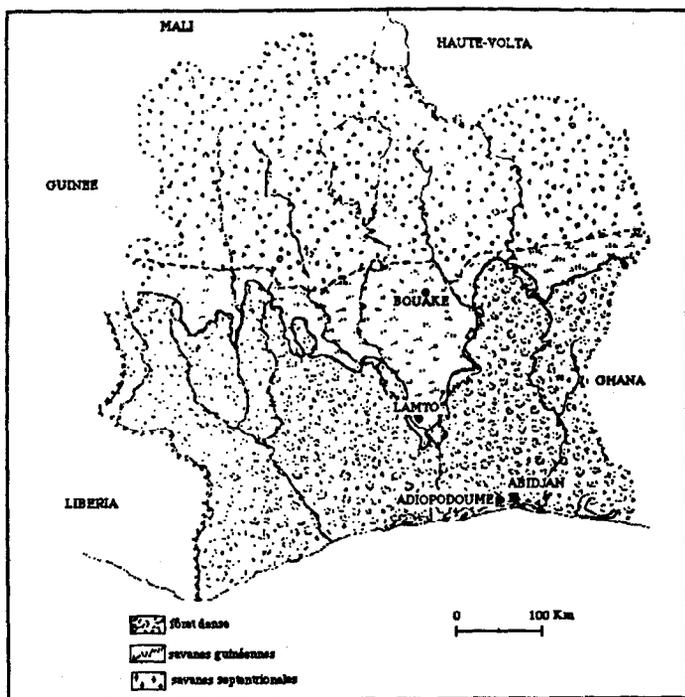


Figure-1 Situation géographique de la station de Lamto (Côte d'Ivoire)

II.2 MODE DE VIE DE *MILLSONIA ANOMALA*

Millsonia anomala vit principalement dans les 20 premiers centimètres du sol.

Ces vers se nourrissent exclusivement de terre. Compte tenu de la faible valeur nutritive de la terre les vers doivent en ingérer d'énormes quantités. La majeure partie de l'énergie assimilée est utilisée pour l'activité musculaire.

L'appareil reproducteur des vers de terre est hermaphrodite et la reproduction est en général croisée.

La reproduction des vers de terre s'effectue par ponte de cocons. Chez *Millsonia anomala* chaque cocon contient un seul embryon et les périodes de ponte sont très courtes et espacées dans le temps. Les cocons, protégés par leur enveloppe imputrescible et résistante, supportent mieux les conditions climatiques défavorables que les jeunes et les adultes. Néan-

moins, leur vitesse d'incubation est fortement diminuée lorsque le milieu est défavorable.

L'espérance de vie de *Millsonia anomala* est de l'ordre de six mois et rares sont les individus de plus de deux ans.

La mortalité paraît essentiellement liée aux conditions de milieu et à la sénescence.

Millsonia anomala peut se protéger des conditions climatiques défavorables en fuyant vers les couches profondes du sol. Mais la nourriture disponible y est moins abondante. Les vers de terre de cette espèce peuvent également entrer en quiescence pour mieux résister à la sécheresse: ils se déshydratent, vident leur tube digestif et s'enroulent en pelotes serrées. Ils reprennent leur activité lorsque l'humidité du sol est à nouveau suffisante.

III LE MODELE.

III.1 LA PLACE DU MODELE DANS LE SYSTEME "SOL"

Le modèle a été élaboré à partir de connaissances et de données qui appartiennent à deux niveaux distincts dans la hiérarchie du système de savane tropicale. Les entrées sont ainsi constituées par:

- les caractéristiques physiques et chimiques de l'environnement dans le sol,
- le comportement individuel de *Millsonia anomala*.

Les sorties, quand à elles, s'adressent dans cette hiérarchie, à des niveaux intermédiaires entre celui du climat et celui de l'individu ver de terre: les niveaux d'une population de *Millsonia anomala* et de la drilosphère associée.

III.2 CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DU MODELE.

Le modèle est essentiellement déterministe et la plupart des équations qu'il contient ne sont pas linéaires. Il est écrit en FORTRAN 77 et utilise le logiciel GDDM (graphic design display management) pour les sorties graphiques. Le travail a été réalisé sur l'ordinateur IBM 4341 de l'Ecole Normale Supérieure.

L'élaboration du modèle a commencé sur la base du travail réalisé pour le modèle "Allez les Vers" (Lavelle & Meyer, 1983)

III.3 STRUCTURE GÉNÉRALE DU MODELE (CF. FIGURE 2).

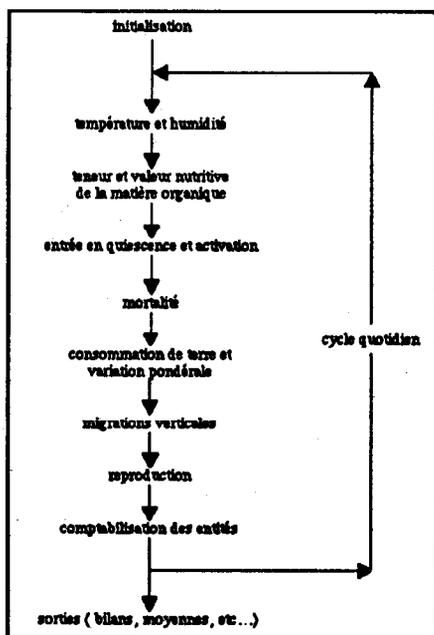


Figure 2 - Structure générale du modèle SOLTROP

Chaque ver de terre, jeune ou adulte, constitue une entité. Les cocons pondus par un même ver et pendant une même période de ponte sont également considérés comme une seule entité: l'entité "incubation".

Les propriétés de chaque entité sont représentées dans les mémoires de l'ordinateur par une série de mots (Cf. figure 3).

I	E(I,J) DU VER I	E(I,J) DE L'INCUBATION I
1	2• = VER 0• = MORT	1• = INCUBATION 0• = MORT
2	VER TEMOIN 1• = OUI 0• = NON	
3	REPRODUCTIVITE SET	INTERUPT• LIST 1• = OUI 0• = NON
4	AGE	DELAI INCUBATION
5	DEPTH	DEPTH COCONS
9	WEIGHT	WEIGHT COCONS
7	NB• PONTES	NB• COCONS
8	DEL• PONTES	DUREE INTERUPT•
9	CROISSANCE RAP•	
10	ACTIVITY 1• = OUI 0• = NON	
11	DP• POS•	
12	DEP• NEG•	
13	HUMIDITY	HUMIDITY
14	GRAD• HUMIDITY	
15	TEMPERATURE	TEMPERATURE
16	GRAD• TEMPERATURE	
17	CONSOMMATION	

Figure 3 -Propriétés des entités dans le modèle SOLTROP

L'environnement ambiant de chaque entité est évalué par le modèle .

Les états du système varient dans le modèle de manière discrète avec un pas de temps constant. La nature des phénomènes modélisés et des données disponibles nous ont amené à choisir un pas de temps égal à la journée. Chaque simulation porte sur une année.

Après une phase d'initialisation en début de cession, le modèle actualise à chaque pas de temps les propriétés de chaque entité en traitant successivement les différents aspects de la vie d'un ver de terre.

A la fin de chaque pas de temps, les entités sont comptabilisées.

Les sorties du modèle concernent, d'une part, l'état de la population de *Millsonia anomala* et, d'autre part, son rôle dans le système sol.

III.4 DESCRIPTION DÉTAILLÉE DU MODELE.

III.4.a Les entrées du modèle.Le sous modèle environnemental.

Aucune série de mesures de température ni d'humidité n'étant directement utilisable par le modèle SOLTROP nous avons eu recours à des données simulées, celles que génère le modèle de Clément (Clément,1980).

III.4.b Les processus quotidiens.

III.4.b.1 Température et humidité ambiantes.

Chaque jour, le modèle SOLTROP lit dans un fichier externe les valeurs moyennes de température et d'humidité à différentes profondeurs générées par le modèle de Clément. Un sous-modèle d'interpolation linéaire calcule ensuite les valeurs correspondants à la profondeur de chaque ver de terre.

III.4.b.2 Entrée en quiescence et activation.

Lorsque le taux d'humidité devient inférieur à 9% le modèle SOLTROP confère aux vers de terre une certaine probabilité d'entrer en quiescence. Cette probabilité varie de 0 à 1 quand le taux d'humidité passe de 9% à 5%.

Une fois qu'un ver est entré en quiescence il faut que le taux d'humidité dépasse à nouveau 10% pour qu'il redevienne actif.

III.4.b.3 Consommation de terre, variation pondérale.

Des observations effectuées en élevage ont montré que la quantité de terre consommée chaque jour par un ver dépendait de quatre facteurs (Lavelle, 1978):

-le poids du ver.

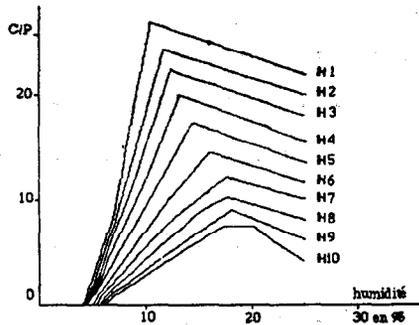


Figure 4 Consommation relative (consommation/poids individuel) d'individus de différents poids en fonction de l'humidité du sol (pF 4,2=5%; pF 2,5=12%); H₁: p<0,1125g; H₂: 0,125g<p<0,175g; H₃: 0,175g<p<0,3g; H₄: 0,3g<p<0,6g; H₅: 0,6g<p<1g; H₆: 1g<p<2g; H₇: 2g<p<3g; H₈: 3g<p<4g; H₉: 4g<p<5g; H₁₀: 5g<p<6g.

En outre, pour tenir compte du tassement de la croissance observée en laboratoire lorsque l'humidité était restée assez forte pendant une longue durée, la consommation de terre d'un ver est supposée se réduire de 10% quand il a subi un taux d'humidité supérieur à 14% pendant plus de 90 jours consécutifs.

On aboutit ainsi à l'équation suivante:

$$(\text{consommation}) = (\text{poids}) \times f_1 (\text{profondeur, humidité, poids})$$

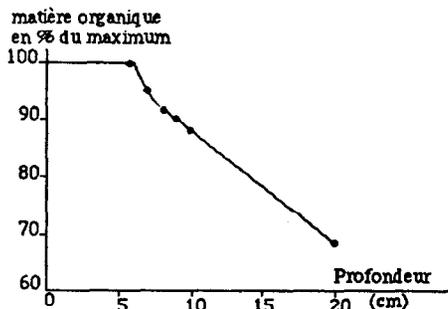
$$\times f_2 (\text{densité}).$$

$$\times f_3 (\text{humidité des 90 jours précédents})$$

La fonction f_1 provient des courbes de la figure 4.

La teneur en matière organique décroît quand la profondeur augmente. La courbe de décroissance est supposée constante tout au long de l'année (Cf. figure 5).

Figure 5 Variation de la teneur en matière organique du sol en fonction de la profondeur (en % de la valeur maximale)



La valeur nutritive de la matière organique varie au cours de l'année. Les observations effectuées à Lamto indiquent qu'elle est minimale aux mois de février et de mars, à la fin de la grande saison sèche et qu'elle prend ses valeurs maximales entre les mois de juillet et de décembre. Ne disposant pas d'informations plus précises à ce propos, nous l'avons déterminée en calibrant manuellement le modèle sur l'année 1972. Nous en sommes arrivés aux valeurs présentées par la figure 6.

J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
90	70	70	80	90	90	90	90	100	100	100	100

Figure 6 Valeur nutritive de la matière organique du sol en 1972 (en % de la valeur maximale)

Des études en laboratoire (Lavelle, 1978) ont montré que le rendement de la consommation (augmentation de poids / énergie ingérée) dépendait du poids des vers (Cf. figure 7).

Figure 7 Taux d'accroissement pondéral journalier (dp/p en %) de vers de terre de différents poids (voir courbes H) en fonction de la quantité de terre consommée.

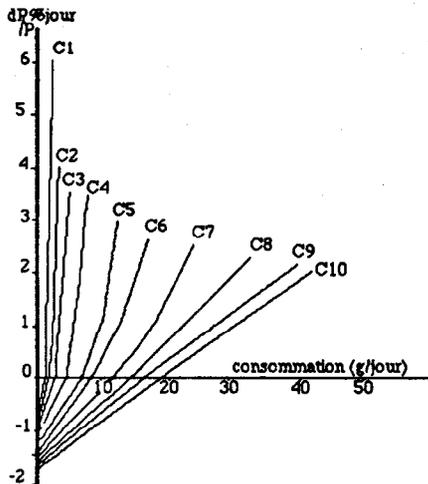
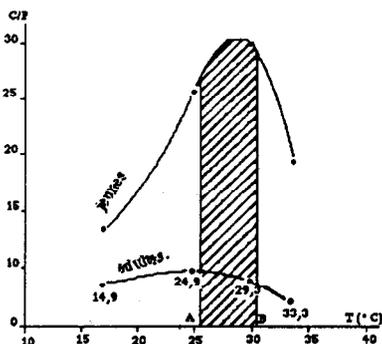


Figure 8 Variations de la consommation de terre par *Millsonia anomala* en fonction de la température du sol. A et B représentent les limites des valeurs moyennes mensuelles observées en conditions naturelles en 1972.



Si le ver est en quiescence sa consommation de terre est évidemment nulle. Ne disposant pas d'information précise sur la perte de poids d'un ver en quiescence, nous l'avons supposée égale à 1% de ce qu'elle serait en période d'activité avec une consommation nulle.

On parvient finalement à l'équation suivante:

augmentation de poids=

$$f_4 (\text{consommation}) \times (\text{teneur en MO}) \times (\text{valeur nutritive de la MO}) , (\text{poids})$$

$$\times f_5 (\text{état d'activité})$$

III.5 MORTALITÉ.

Dans le modèle SOLTROP nous avons considéré que les facteurs de mortalité pour les vers étaient les suivants:

- un poids inférieur à 0,02g.
- un taux d'humidité inférieur à 3%.
- une température supérieure à 38°C.
- un age supérieur à 780 jours.
- une longue période de perte de poids. Plus précisément la probabilité quotidienne de mortalité est de 0,05 quand le nombre de jours consécutifs de perte de poids dépasse une valeur dépendant du poids des vers.

III.6 DÉPLACEMENTS ET MIGRATIONS.

Seuls les déplacements verticaux des vers de terre sont pris en compte dans le modèle SOLTROP. Il s'effectuent sous l'effet de trois facteurs:

-l'humidité. Le *preferendum* d'humidité d'un ver de terre est supposé correspondre aux taux d'humidité auquel on observe, en élevage, que le ver de terre consomme la plus grande quantité de terre. Ce taux dépend du poids du ver de terre(Cf. figure 4).

-la température. L'influence de la température sur les déplacements des vers de terre est simulée d'une manière comparable à celle de l'humidité. Le *preferendum* de température est supposé correspondre à la température à laquelle la consommation de terre est maximale. Les courbes de la figure 8 nous ont amenés à retenir comme *preferendum* de température 29°C pour les vers de terre de moins d'un gramme et 25°C pour les autres.

-le taux de matière organique. Les vers de terre sont censés rechercher les endroits les plus riches en matière organique. Plus exactement ils sont censés séjourner de préférence là où la matière organique est la plus abondante.

Dans ce qui précède nous n'avons envisagé que des déplacements "moyens" des vers de terre. En effet, il s'agit d'une part de déplacements moyens sur le pas de temps de la journée. D'autre part, ce sont des moyennes par classe de poids. Nous avons en effet jusqu'à présent considéré que tous les vers de terre d'un même poids se comportaient de la même manière dans des conditions d'environnement identiques, leurs déplacements étant uniquement guidés par la recherche de leur *preferendum* commun. Il est bien évident qu'une telle situation ne s'observe

jamais dans la nature où, même si le poids peut avoir une influence sur les déplacements des vers de terre, on peut en trouver de poids très variés à la même profondeur. De plus, on peut observer en élevage (Lavelle, 1975) que les vers de terre sont amenés à s'éloigner par moments de leur *preferendum* car ils doivent se déplacer pour ingérer de la terre et la rejeter derrière eux.

Ne disposant pas de données expérimentales précises sur le déterminisme du comportement migratoire individuel des vers de terre, nous avons introduit un quatrième facteur de déplacement. Ce facteur que l'on peut qualifier d'aléatoire, engendre chaque jour et pour chaque ver de terre un déplacement dont l'amplitude maximale est proportionnelle à la quantité de terre consommée par le ver de terre dans la journée.

L'ensemble des considérations précédentes peuvent se résumer dans l'équation suivante:

(déplt. quotidien) =

$$f_1(\text{gradient d'hum.}) \times I(\text{hum. locale}) - (\text{préf. d'hum.}) \frac{I}{K_1}$$

$$+ f_2(\text{gradient de temp.}) \times I(\text{temp. locale}) - (\text{préf. de temp.}) \frac{I}{K_2}$$

$$+ f_3(\text{gradient de teneur en MO}) \times K_3$$

$$+ f_4(\text{ver.jour}) \times (\text{consom. quot.}) \times K_4$$

Les fonctions f_1 , f_2 et f_3 prennent les valeurs -1, 0 ou +1 selon les gradients d'humidité, de température et de teneur en matière organique.

La fonction f_4 prend pour chaque ver et chaque jour une valeur choisie de manière aléatoire entre -1 et +1.

Les valeurs des paramètres K_1 , K_2 , K_3 et K_4 mesurent les importances respectives des quatre facteurs que nous avons retenus. Aucune donnée expérimentale ne nous permettant de déterminer directement ces paramètres, nous avons procédé à une calibration du modèle.

Plus précisément, nous avons calculé, chaque mois, la somme des carrés des différences entre les effectifs simulés et les effectifs calculés des classes de poids. La calibration a consisté à chercher l'ensemble des valeurs des quatre paramètres K_1 , K_2 , K_3 et K_4 qui minimisait la somme de ces douze valeurs mensuelles. Cela revient à chercher le minimum

d'une fonction "erreur" de quatre variables, la fonction étant formée à partir du modèle lui-même.

Ce problème n'ayant, bien évidemment, pas de solution algébrique, nous avons eu recours à une technique d'analyse numérique particulière, la méthode SIMPLEX (Daniels, 1978).

Nous avons trouvé les valeurs suivantes pour les paramètres dont dépendent les déplacements verticaux des vers de terre (les distances étant mesurées en centimètres):

$$K_1 = 11.1 \text{ cm}^{-1}$$

$$K_2 = 9.70 \text{ }^\circ\text{C.cm}^{-1}$$

$$K_3 = 0.661 \text{ cm}$$

$$K_4 = 0.168 \text{ cm.g}^{-1}$$

Nous avons ensuite réalisé une calibration similaire avec les données de l'année 1969, en utilisant comme valeurs de départ du processus d'optimisation les quatre valeurs trouvées ci-dessus pour 1972. Il est apparu que ces quatre valeurs correspondaient également sensiblement au minimum de la fonction "erreur" en 1969. Nous avons donc décidé de conserver pour la suite ces quatre valeurs.

IV. LA REPRODUCTION.

IV.1 LES PONTES.

Nous n'avons pas trouvé dans la bibliographie de données sur les facteurs de déclenchement de la ponte des vers de terre. Les observations effectuées à Lamto suggèrent que ces facteurs ne se situent pas uniquement au niveau de l'individu mais également à celui de la population.

Pour ce qui est des individus, nous avons considéré qu'il fallait qu'ils satisfassent aux conditions suivantes:

- être actifs,
- avoir un poids supérieur à 2.8g,
- être en croissance depuis au moins quinze jours consécutifs,
- ne pas avoir pondu pendant les quinze jours précédents
- se trouver dans une humidité ambiante d'un taux inférieur à 18%.

En ce qui concerne la population, les observations effectuées à Lamto nous ont amené à retenir deux critères:

- le plus gros des vers pèse au moins 3g,
- la biomasse de la population a tendance à croître.

IV.2 L'INCUBATION DES COCONS.

L'incubation des cocons s'interrompt si l'humidité est inférieure à 6%.

Les cocons ont des chances d'être détruits si l'incubation a été interrompue pendant plus de 40 jours consécutifs, si l'humidité est inférieure à 3% ou bien si la température dépasse 38°C.

IV.3 L'ÉCLOSION DES COCONS.

L'éclosion des cocons se produit après 23 jours d'incubation effective.

IV.4 LA CALIBRATION DU MODELE.

Le modèle a été calibré sur les effectifs par classe de poids, mesurés en 1972, année de pluviosité moyenne. Cette calibration a été effectuée, comme nous l'avons vu:

- de manière systématique, en utilisant un algorithme, pour les paramètres régissant les migrations,
- manuellement, par examen critique des sorties du modèle, pour les autres paramètres dont la valeur était inconnue ou bien mesurée avec une précision insuffisante. Il s'agissait en particulier de la valeur nutritive de la matière organique et des facteurs de déclenchement des pontes.

IV.5 LA VALIDATION DU MODELE.

Le modèle a été validé sur 1969, année particulièrement sèche.

IV.6 LES SORTIES DU MODELE.

Les sorties possibles du modèle sont très variées: effectifs des vers de terre et des cocons, propriétés de ces entités, quantités de terre consommées. Le modèle permet facilement de suivre l'évolution de ces grandeurs au cours du temps, de les croiser, de visualiser leur répartition en profondeur à un moment donné, de calculer des moyennes et des bilans. (Cf. figures 9 et 10).

Figure 9 Consommation annuelle simulée de terre par couche de sol en 1972 (g/12m²).

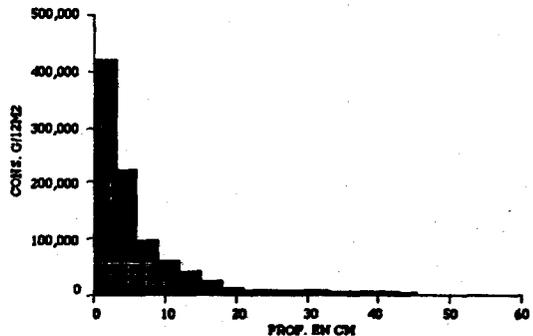
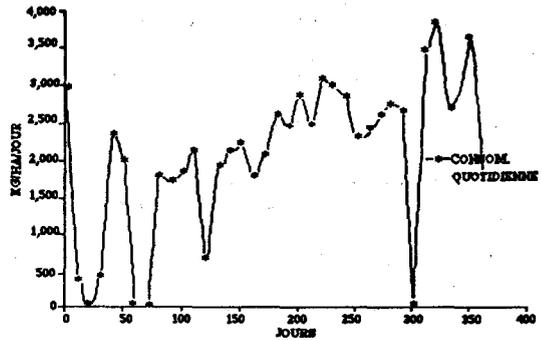


Figure 10 Variations simulées de la consommation quotidienne de terre au cours de l'année 1972 (Kg/ha)



V. CONCLUSION.

Le modèle SOLTROP, malgré sa formulation simplifiée de la réalité, reproduit de manière satisfaisante les dynamiques observées des populations de *Millsonia anomala* étudiées (Cf. figure 11). La croissance des individus de la dernière cohorte est un peu trop rapide et leur mortalité est trop forte. Il semble difficile de beaucoup améliorer le modèle compte-tenu de l'absence ou l'imprécision de nombre de données expérimentales.

Le modèle a mis en évidence l'importance de certains phénomènes sur lesquels on ne possède actuellement que peu de connaissances comme les déplacements verticaux des vers de terre ou les variations au cours de l'année de la valeur nutritive de la matière organique.

Les sorties du modèle, bien que ne pouvant servir de base à des démonstrations scientifiquement rigoureuses, fournissent des enseignements sur la valeur de certaines données indispensables à la compréhension du rôle des vers de terre dans leur écosystème comme, notamment, les quantités de terre consommées par jour et par couche de sol.

On peut ainsi dire que le modèle constitue un outil d'investigation de la drilosphère. Les développements qui lui seront donnés concerneront:

- son adaptation à d'autres écosystèmes tropicaux avec d'autres espèces de vers de terre,
- des études fines de sensibilité par rapport à des paramètres comme la température ou l'humidité,
- la réalisation de modèles complémentaires utilisant ses sorties en entrées et allant plus loin dans l'étude du rôle des vers de terre dans le sol.

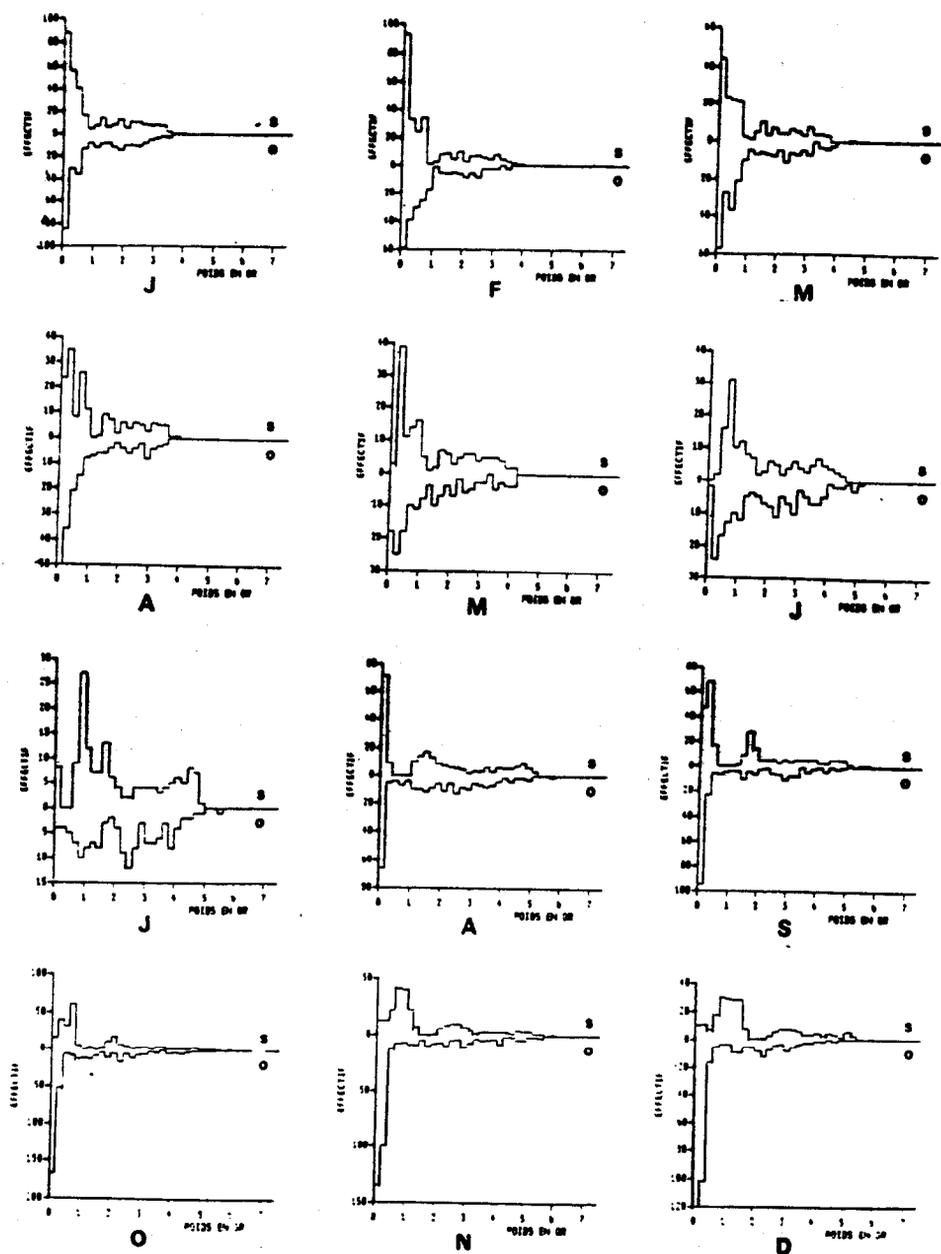


Figure 11 Comparaison des structures de populations observées et simulés pour l'année 1972

VI BIBLIOGRAPHIE

DANIELS (R.W.) 1978.- An introduction to numerical methods and optimization technics.- North Holland.

LAVELLE (P.) 1975.- Consommation annuelle de terre par une population naturelle de Vers de terre (*Millsonia anomala* Omodeo, Afcanthodrilidae-Oligochetes) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire).- *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 12:11-24.

LAVELLE (P.) 1978.- Les Vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, population et fonctions dans l'écosystème.- Thèse Doctorat, Paris VI, Publ. Labo. Zool. ENS. 12, 301 p.

LAVELLE (P.) & MEYER (J.A.) 1983.- ALLEZ LES VERS, a simulation model of populations dynamics and effect on soil of *Millsonia anomala* (Oligochaeta, Megascolecidae).- In: PH. LEBRUN et al., (eds.): *New Trends in Soil Biology*, 503-519. Dieu Bricart, Louvain la Neuve.