

UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE - PARIS 6

THESE DE DOCTORAT

Spécialité
ECOLOGIE

Présentée pour l'obtention du titre de Docteur
de l'Université Pierre et Marie Curie (Paris VI)

par

Jean-Pierre ROSSI

<p>ROLE FONCTIONNEL DE LA DISTRIBUTION SPATIALE DES VERS DE TERRE DANS UNE SAVANE HUMIDE DE COTE D'IVOIRE</p>

Soutenue le 19 février 1998 devant le jury composé de :

M. L. Abbadie	Examineur
M. E. Blanchart	Examineur
M. L. Brussaard	Examineur
M. P. Lavelle	Directeur de thèse
M. A. Leprêtre	Rapporteur
M. M. Loreau	Rapporteur
M. S. Martin	Examineur

AVANT PROPOS

Je souhaite exprimer ma gratitude à Mr. le Professeur P. Lavelle qui m'a accueilli au sein de son laboratoire et m'a permis de réaliser le présent travail.

Mr. J-F Turenne m'a ouvert les portes du centre ORSTOM-Ile de France et m'a donné les moyens de travailler efficacement, je lui en suis très reconnaissant.

Je remercie vivement Mr. A. Leprêtre d'avoir accepté la tâche de rapporteur.

Mr. le Professeur M. Loreau a bien voulu être rapporteur et je lui en suis très reconnaissant.

Je remercie vivement Mr. L. Abbadie d'avoir accepté de juger mon travail.

Mr. Le professeur L. Brussaard a bien voulu accepter de juger ce travail et je lui en suis tout particulièrement reconnaissant, conscient de l'effort que requiert cette tâche pour un anglophone.

Je suis très touché par la présence dans ce jury de Mr. E. Blanchart, qui me fit découvrir et apprécier les vers de terre compactants et décompactants.

Je remercie vivement Mr. S. Martin d'avoir accepté la tâche d'examineur.

Je tiens ici à exprimer mes remerciements les plus vifs à Mr. Roger Vuattoux pour son accueil à la station d'Ecologie tropicale de Lamto (République de Côte d'Ivoire) et pour avoir toujours assuré des conditions de travail optimales ainsi que pour son amitié et son soutien.

Ce travail est largement basé sur des données de terrain et n'aurait pu exister sans la contribution de Mr. Raphaël Zouzou Bi Danko dont les compétences techniques et le sérieux m'ont été d'une aide sans égale. J'adresse ici tout mes remerciements à Mr Julien Kouakou Kouassi et Mr. Germain Konan pour leur bonne humeur et leur aide.

Je remercie tout particulièrement Mr. E. Lapied, Mlle L. Mariani, Mr. E.J. Tondoh, Mr. C. Lattaud, Mr. L. Rouseaux, Mr. S. MacGowan, Mlle. C. Kerdelhué, Mr. C. Lierman, Mr. J.J. Jimenez et Mr. S. Barot pour les conseils et les discussions dont j'ai eu la chance de profiter tout au long de ce travail.

Je souhaite saluer le travail des différentes personnes qui développent des outils statistiques et informatiques toujours plus puissants et conviviaux. Je suis particulièrement reconnaissant à:

Mrs. D. Chessel et J. Thioulouse pour avoir toujours répondu à une vitesse fulgurante à mes questions techniques et comme théoriques concernant les analyses multivariées.

Mr. Le Professeur P. Legendre pour les conseils qu'il m'a communiqués lors de mes premiers contacts avec les tests de Mantel.

Il m'est impossible d'exprimer en quelques mots ma gratitude envers ma famille qui m'a toujours apporté soutien et encouragements.

Enfin, Carole ma chère, je ne te dirai qu'une chose... you mean damn-all to me!

Cette thèse est dédiée à Ada

TABLE DES MATIERES

1. INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1. HIÉRARCHIE ET RÉGULATION DANS LES SOLS.....	1
1.1.1. <i>Les systèmes biologiques de régulation.....</i>	<i>1</i>
1.1.2. <i>Les principaux groupes fonctionnels.....</i>	<i>2</i>
1.2. LES VERS DE TERRE EN TANT QU'INGÉNIEURS DE L'ÉCOSYSTÈME.....	3
1.2.1. <i>Structures produites par les vers de terre.....</i>	<i>4</i>
1.2.2. <i>Vers compactants et vers décompactants.....</i>	<i>5</i>
2. SITE D'ÉTUDE ET MATÉRIEL EXPÉRIMENTAL.....	8
2.1. SITE D'ÉTUDE.....	8
2.1.1. <i>Climat.....</i>	<i>8</i>
2.1.2. <i>Sols.....</i>	<i>8</i>
2.1.3. <i>Végétation.....</i>	<i>10</i>
2.1.4. <i>Organismes des sols.....</i>	<i>10</i>
2.1.4.1. <i>La microfaune.....</i>	<i>10</i>
2.1.4.2. <i>La mésofaune.....</i>	<i>10</i>
2.1.4.3. <i>La macrofaune.....</i>	<i>10</i>
2.1.4.4. <i>Le peuplement de vers de terre.....</i>	<i>11</i>
2.2. PARCELLES ET UNITÉS EXPÉRIMENTALES.....	14
2.2.1. <i>Stratégie d'échantillonnage.....</i>	<i>14</i>
2.2.1.1. <i>Parcelles.....</i>	<i>14</i>
2.2.1.2. <i>Transects.....</i>	<i>15</i>
2.2.2. <i>Unités expérimentales.....</i>	<i>15</i>
2.2.2.1. <i>Rythmes saisonnier de l'agrégation du sol et des populations de vers de terre.....</i>	<i>17</i>
3. MÉTHODES D'ANALYSE DES STRUCTURES SPATIALES ET STRATÉGIES D'ÉCHANTILLONNAGE.....	19
3.1. INTRODUCTION.....	19
3.2. L'ANALYSE GÉOSTATISTIQUE EN ECOLOGIE DES SOLS.....	20
3.2.1. <i>Introduction.....</i>	<i>20</i>
3.2.2. <i>Statistical tool for soil biology X. Geostatistical analysis.....</i>	<i>20</i>
3.2.2.1. <i>Introduction.....</i>	<i>20</i>
3.2.2.2. <i>Detection and description of spatial structures by geostatistics.....</i>	<i>21</i>
3.2.2.3. <i>Example 1: Field distribution of an earthworm population.....</i>	<i>25</i>
3.2.2.4. <i>Example 2: Absence of a spatial structure.....</i>	<i>25</i>
3.2.2.5. <i>Example 3: Cross-correlation.....</i>	<i>25</i>
3.2.2.6. <i>Interpolation and mapping.....</i>	<i>27</i>
3.2.2.7. <i>Example 4: Mapping earthworm density by trend surface analysis and kriging.....</i>	<i>28</i>
3.2.2.8. <i>Conclusion.....</i>	<i>31</i>

3.2.2.9. Acknowledgements.....	31
3.2.3. <i>Résumé étendu</i>	31
3.3. STRUCTURES SPATIALES ET ANALYSE DES CORRÉLATIONS ENTRE VARIABLES AUTOCORRÉLÉES.....	34
3.3.1. <i>Introduction</i>	34
3.3.2. <i>Statistical tool for soil biology XI. Autocorrelogram and Mantel test</i>	34
3.3.2.1. <i>Introduction</i>	34
3.3.2.2. <i>Spatial structure and autocorrelation tests</i>	35
3.3.2.3. <i>Example 1: Spatial autocorrelation of the earthworm <i>Chuniodrilus zieleae</i> (Eudrilidae)</i>	36
3.3.2.4. <i>Relationships between autocorrelated data</i>	39
3.3.2.5. <i>Example 2: Application of the Mantel test to the <i>Chuniodrilus zieleae</i> data</i>	41
3.3.2.6. <i>Example 3: Assessing the relationships between a plant-parasitic nematode and soil clay content</i>	41
3.3.2.7. <i>Partiallying out spatial effect</i>	42
3.3.2.8. <i>Example 4: Common pattern among a plant-parasitic nematodes and soil clay content</i>	43
3.3.2.9. <i>Example 5: Modelling the relationship between a plant-parasitic nematode and soil clay content</i>	43
3.3.2.10. <i>Concluding remarks</i>	44
3.3.2.11. <i>Acknowledgements</i>	45
3.3.3. <i>Résumé étendu</i>	45
3.4. RELATION ENTRE DISTRIBUTION SPATIALE DES ORGANISMES ET PATRON DE DISTRIBUTION DES PARAMÈTRES ENVIRONNEMENTAUX	47
3.5. INTRODUCTION	47
3.5.1. <i>Relating species density to environmental variables in presence of spatial autocorrelation. A study case on soil nematodes distribution</i>	48
3.5.1.1. <i>Introduction</i>	48
3.5.1.2. <i>Materials and methods</i>	49
3.5.1.3. <i>Results</i>	50
3.5.1.4. <i>Discussion</i>	54
3.5.1.5. <i>Acknowledgements</i>	57
3.5.1.6. <i>Résumé étendu</i>	57
3.6. ECHANTILLONNAGE DES VARIABLES AUTOCORRÉLÉES	58
3.6.1. <i>Taille de l'échantillon</i>	58
3.6.2. <i>Disposition spatiale des points de mesure</i>	58
3.6.3. <i>Effet de la taille du support de mesure</i>	59
3.7. CONCLUSIONS	61
4. AGRÉGATION DES ESPÈCES DE VERS DE TERRE DES SAVANES DE LAMTO	63
4.1. INTRODUCTION	63
4.2. ANALYSE DE L'AGRÉGATION SPATIALE	64
4.2.1. <i>Les distributions de fréquence</i>	64
4.2.1.1. <i>La loi de Poisson</i>	64
4.2.1.2. <i>La loi binomiale négative</i>	65
4.2.1.3. <i>La loi binomiale positive</i>	65

4.2.2. <i>Les indices de dispersion</i>	65
4.2.2.1. Le rapport variance sur moyenne.....	65
4.2.2.2. L'indice de Morisita	67
4.2.2.3. L'indice de la loi binomiale négative	67
4.2.2.4. L'indice b de la loi de Taylor.....	67
4.2.3. <i>Conclusions</i>	67
4.3. FLUCTUATIONS SAISONNIÈRES DE L'AGRÉGATION DES VERS DE TERRE DANS LES SAVANES DE LAMTO	67
4.3.1. <i>Echantillonnage</i>	68
4.3.2. <i>Résultats</i>	68
4.3.2.1. Famille des Eudrilidae.....	68
4.3.2.2. <i>Millsonia anomala</i>	70
4.3.2.3. Autres espèces.....	73
4.3.3. <i>Conclusions</i>	73
4.4. L'INDICE D'AGRÉGATION DE TAYLOR COMME PARAMÈTRE SYNTHÉTIQUE DE L'AGRÉGATION SPATIALE.....	73
4.4.1. <i>Introduction</i>	73
4.4.2. <i>Earthworm aggregation in the savannas of Lamto (Côte d'Ivoire)</i>	74
4.4.2.1. <i>Introduction</i>	74
4.4.2.2. <i>Materials and methods</i>	74
4.4.2.3. <i>Results</i>	76
4.4.2.4. <i>Discussion</i>	79
4.4.2.5. <i>Acknowledgements</i>	79
4.4.3. <i>Résumé étendu</i>	79
4.5. CONCLUSIONS DU CHAPITRE.....	81
5. VARIABILITÉ SPATIALE DES POPULATIONS DE VERS DE TERRE ET DE QUELQUES PARAMÈTRES ÉDAPHIQUES.....	82
5.1. INTRODUCTION	82
5.1.1. <i>Variabilité spatiale des populations de vers de terre</i>	83
5.1.1.1. Cartographie simple.....	83
5.1.1.2. Analyse géostatistique	86
5.1.2. <i>Variabilité spatiale de quelques paramètres édaphiques</i>	94
5.1.2.1. Cartographie.....	94
5.1.2.2. Analyse géostatistique	94
5.1.3. <i>Discussion</i>	101
5.1.3.1. Variabilité temporelle.....	101
5.1.3.2. Echelle de variabilité des groupes fonctionnels de vers de terre.....	101
5.1.3.3. Structures imbriquées et distribution en taches.....	102
5.1.3.4. Relation entre paramètres édaphiques et distributions des vers de terre.....	103
6. STRUCTURE SPATIO-TEMPORELLE D'UN ASSEMBLAGE D'ESPÈCES DE VERS DE TERRE.....	104

6.1. INTRODUCTION	104
6.2. L'ANALYSE TRIADIQUE PARTIELLE	104
6.2.1. <i>Cadre général et objectifs de l'analyse</i>	104
6.2.2. <i>Notion d'interstructure</i>	105
6.2.3. <i>Le compromis</i>	107
6.2.4. <i>L'intrastructure</i>	107
6.2.5. <i>Variabilité spatio-temporelle de la densité des vers de terre</i>	108
6.2.6. <i>L'interstructure</i>	110
6.2.6.1. Le premier facteur de l'interstructure	110
6.2.6.2. Le second facteur de l'interstructure	112
6.2.6.3. Conclusions	112
6.2.7. <i>Analyse des compromis</i>	113
6.2.7.1. Le premier compromis	113
6.2.7.2. Le second compromis	115
6.2.7.3. Conclusions	116
6.2.8. <i>L'intrastructure</i>	116
6.2.9. <i>Discussion</i>	118
7. RELATIONS ENTRE LA STRUCTURE DE L'ASSEMBLAGE D'ESPÈCES DE VERS DE TERRE ET LES PARAMÈTRES ÉDAPHIQUES.....	120
7.1. INTRODUCTION	120
7.2. RELATIONS ENTRE UN TABLEAU ENVIRONNEMENTAL ET UN TABLEAU FAUNISTIQUE : CAS DES VERS DE TERRE ET DES PARAMÈTRES ÉDAPHIQUES.....	121
7.2.1. <i>Principe de la méthode</i>	121
7.2.2. <i>Mise en oeuvre</i>	122
7.2.3. <i>Résultats</i>	122
7.2.3.1. Test de significativité	122
7.2.3.2. Relations vers de terre-environnement	123
7.2.3.3. Représentation des stations d'échantillonnage dans l'espace des variables	125
7.2.4. <i>Discussion/conclusion</i>	125
7.3. RELATIONS ENTRE GROUPES FONCTIONNELS DE VERS DE TERRE ET PARAMÈTRES ENVIRONNEMENTAUX : TEST DE MODÈLES EN PRÉSENCE D'AUTOCORRÉLATION SPATIALE	126
7.3.1. <i>Principe de l'analyse et hypothèses testées</i>	126
7.3.2. <i>Résultats</i>	128
7.3.3. <i>Discussion</i>	129
7.4. EXPÉRIMENTATIONS EN CONDITIONS NATURELLES	133
7.4.1. <i>Résultats</i>	133
7.4.1.1. Effet de l'absence de vers de terre sur la densité apparente du sol	133
7.4.1.2. Effet de l'absence de vers de terre sur l'agrégation du sol	134
7.4.2. <i>Discussion/conclusions</i>	139
7.5. CONCLUSION DU CHAPITRE.....	141

8. RYTHME SAISONNIER ET VARIABILITÉ SPATIALE DE L'AGRÉGATION DU SOL ET DES POPULATIONS DE VERS DE TERRE.....	142
8.1. INTRODUCTION	142
8.2. PRINCIPE DE L'ACP INTER/INTRA	143
8.2.1. <i>Structure des données</i>	143
8.2.2. <i>Analyse intra-classes</i>	143
8.2.3. <i>Analyse inter-classes</i>	144
8.3. ECHANTILLONNAGE.....	144
8.4. RÉSULTATS	145
8.4.1. <i>Variations saisonnières des effectifs et structures des populations de vers de terre</i>	145
8.4.1.1. Effectifs totaux du groupes des Eudrilidae et de l'espèce <i>Millsonia anomala</i>	145
8.4.1.2. Structure moyenne annuelle des populations	147
8.4.1.3. Cinétique des effectifs de différentes classes de poids.....	150
8.4.2. <i>Variations spatio-temporelles de la structure des populations</i>	151
8.4.2.1. Mise en oeuvre	154
8.4.2.2. AFC générale en tant qu'analyse mélangée	154
8.4.2.3. Elimination de l'effet date : AFC intra-dates	156
8.4.2.4. Elimination de l'effet site : AFC intra-sites.....	158
8.4.2.5. Prise en compte de l'effet date : AFC inter-dates.....	160
8.4.2.6. Prise en compte de l'effet site : AFC inter-sites.....	160
8.4.2.7. Décomposition de la variabilité totale	162
8.4.3. <i>Variations spatio-temporelles de la structure du sol</i>	162
8.4.3.1. Mise en oeuvre	163
8.4.3.2. ACP générale en tant qu'analyse mélangée	163
8.4.3.3. Elimination de l'effet date : ACP intra-dates	165
8.4.3.4. Elimination de l'effet site : ACP intra-sites.....	166
8.4.3.5. Prise en compte de l'effet date : ACP inter-dates.....	167
8.4.3.6. Prise en compte de l'effet site : ACP inter-sites.....	169
8.4.3.7. Décomposition de la variabilité totale	171
8.4.4. <i>Relations entre la dynamique spatio-temporelle de la structure du sol et de la composition de l'assemblage de vers de terre</i>	172
8.4.4.1. Mise en oeuvre	172
8.4.4.2. Résultats.....	173
8.5. CONCLUSIONS DU CHAPITRE.....	177
9. DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS	178
9.1. APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE.....	178
9.1.1. <i>Géostatistiques</i>	178
9.1.2. <i>Tests de Mantel et analyse des coefficients de direction</i>	178
9.1.3. <i>Analyse Triadique Partielle</i>	178
9.1.4. <i>Couplage analyses multivariées-analyses spatiales</i>	179
9.1.5. <i>Analyses inter et intra-classes</i>	179

9.1.6. <i>Conclusions</i>	179
9.2. STRUCTURE SPATIALE DES POPULATIONS VERS DE TERRE.....	179
9.2.1. <i>Echelles de variabilité spatiale</i>	179
9.2.2. <i>Organisation de l'assemblage d'espèces de vers de terre</i>	180
9.3. LES VERS DE TERRE COMPACTANTS ET DÉCOMPACTANTS.....	180
9.3.1. <i>Rôle des vers dans la dynamique de la structure du sol</i>	180
9.3.2. <i>Rôle fonctionnel de la distribution spatiale des vers de terre</i>	181
9.4. CINÉTIQUE DES POPULATIONS DE VERS DE TERRE ET STRUCTURE DU SOL EN CLASSES D'AGRÉGATS.....	181
9.4.1. <i>Variabilité spatiale de la cinétique des effectifs</i>	181
9.4.2. <i>Dynamiques locales de la structure du sol en classe d'agrégats</i>	182
9.4.3. <i>Conclusions</i>	182
9.5. PERSPECTIVES.....	182
10. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	184
11. ANNEXES.....	192

1. Introduction générale

Les écosystèmes terrestres sont caractérisés par de spectaculaires variations de production, biomasse et diversité, des milieux herbacés de la toundra aux forêts tropicales. Les sols constituent le support physique de ces systèmes et c'est à travers ce compartiment que s'effectuent les processus de recyclage des matières organiques mortes et par conséquent le soutien de la production primaire des écosystèmes terrestres.

Le fonctionnement du sol est soumis à un ensemble de déterminants biotiques et abiotiques qui créent une grande hétérogénéité temporelle et spatiale dans l'organisation et la dynamique des processus. Les organismes du sol et en particulier les vers de terre, créent des structures biogéniques abondantes et diverses qui affectent les processus physiques et chimiques du sol.

L'analyse de l'hétérogénéité du sol ainsi envisagée n'a que très rarement été décrite, et encore moins expliquée (Anderson, 1995). C'est pourtant une connaissance indispensable pour comprendre le rôle de la biodiversité et proposer des options d'aménagement du sol réalistes et efficaces (Lavelle, 1996).

1.1. Hiérarchie et régulation dans les sols

Le sol peut être vu comme un système hiérarchisé au sens de Allen & Starr (1982). Dans ce cadre, la décomposition est régulée par une série de facteurs organisés hiérarchiquement (Lavelle, 1987 ; Lavelle et al., 1993) (Figure 1-1 page 2).

Les facteurs de niveaux hiérarchiques supérieurs contraignent les niveaux inférieurs. Ainsi, le premier facteur de régulation est le climat et tout particulièrement la température et le régime hydrique. Ensuite, d'autres facteurs de régulation interviennent, en particulier la teneur en argile et la qualité des ressources organiques.

En région tropicale humide, le climat ne constitue qu'occasionnellement un facteur limitant pour les processus de minéralisation de la matière organique. Les argiles susceptibles de protéger les substances humiques de la décomposition sont généralement peu actives sinon peu abondantes. Ainsi, les facteurs de régulation de la décomposition de la matière organique des sols sont à rechercher au niveau du compartiment biologique de régulation (Figure 1-1).

1.1.1. Les systèmes biologiques de régulation

Les systèmes biologiques de régulation agissent suivant des échelles de temps et d'espace variables (Anderson, 1995). Ils associent les macro et les microorganismes dans une interaction globalement mutualiste (Lavelle, 1997). Les microorganismes constituent les facteurs immédiats de la décomposition et agissent sur des échelles de temps et d'espace réduites : de l'ordre du mm³ et de quelques jours. A l'opposé, les structures biogéniques issues de l'activité de macroorganismes (termitières, galeries et fèces de vers de terre) sont stables et affectent les flux de matières à des échelles de temps des mois ou des années.

A l'intérieur des systèmes biologiques de régulation, on définit plusieurs groupes d'invertébrés sur la base principalement de leur taille.

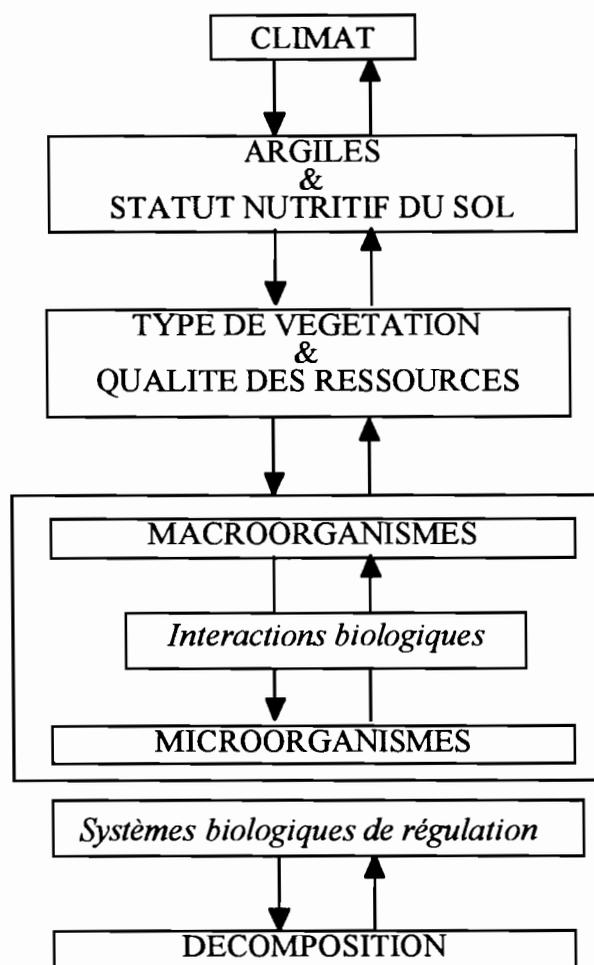


Figure 1-1 Modèle hiérarchique des facteurs de régulation de la décomposition de la matière organique dans les écosystèmes terrestres. Les niveaux hiérarchiques supérieurs contraignent les niveaux inférieurs (d'après Lavelle et al., 1993).

1.1.2. Les principaux groupes fonctionnels

Les plus petits invertébrés du sol (taille <0.2 mm) constituent la microfaune. Ces organismes, essentiellement les protozoaires et les nématodes sont aquatiques et consomment les micro-organismes et les produits du métabolisme microbien (Wardle, 1995). Les organismes appartenant à la classe de taille supérieure constituent la mésofaune (0.2-10 mm) ; ce groupe est représenté par un assemblage de groupes taxinomiques variés dont un nombre important d'annélides (enchytraeidae), d'insectes (collembolés, diploures), de crustacés, de myriapodes, d'arachnides et d'autres groupes d'arthropodes. Dans le sol, ces groupes occupent la fonction de transformateurs de litière (litter transformers *sensu* Lavelle (1997). Ces organismes digèrent directement une certaine proportion de la ressource consommée mais pour l'essentiel celle-ci est rejetée sous forme de boulette fécale. Ces structures biogéniques sont peu stables du point de vue physique. Elles constituent des micro-sites privilégiés de l'activité métabolique des micro-organismes initialement présents dans le substrat.

Les invertébrés de taille supérieure à 1 cm constituent la macrofaune des sols. Le groupe est dominé par les oligochètes, les mollusques, les myriapodes ainsi qu'une grande variété d'insectes dont les termites et les fourmis. Parmi ces organismes, certains groupes (essentiellement des insectes non sociaux et les vers de terre épigés) produisent des boulettes fécales hologaniques et se comportent du point de vue fonctionnel comme des transformateurs de litière. Les structures produites se caractérisent par une stabilité physique faible. A l'opposé, les autres représentants de

la macrofaune (les termites, les vers de terre anéciques et endogés) ingèrent un mélange de débris organiques et de composants minéraux et rejettent ainsi des complexes organo-minéraux. Contrairement aux structures holorganiques, les structures produites par ces organismes sont stables physiquement à l'échelle de l'année pour les turricules de vers de terre (Lee, 1985 ; Ziegler & Zech, 1992; Blanchart, Bruand & Lavelle, 1993) à plusieurs décennies pour les grandes termitières (Lal, 1987 ; Lee & Foster, 1991).

Ainsi, l'impact des macroorganismes sur le fonctionnement du sol apparaît profond car ils génèrent des structures permanentes ou semi-permanentes et ingèrent une large part des résidus organiques présents. Vers de terre et termites, par leur effets variés et les modifications qu'ils effectuent sur la structure physique du sol, peuvent être considérés comme des ingénieurs de l'écosystème (*ecosystem engineer*) *sensu* Jones, Lawton & Shachak, (1994).

Les ingénieurs de l'écosystème sont définis comme « des organismes qui, par des transformations de l'état physique de matériaux biotiques ou abiotiques, modulent de façon directe ou indirecte la disponibilité de ressources (autres qu'eux même) pour les autres espèces » (Jones, Lawton & Shachak, 1994). Ce faisant, les ingénieurs de l'écosystème maintiennent ou créent des habitats.

Les ingénieurs **autogènes** modifient l'environnement par leur propre structure physique c'est à dire leurs tissus morts ou vivants. Les ingénieurs **allogènes** effectuent des modifications environnementales indirectes en faisant passer des structures vivantes ou non d'un état physique à un autre (Jones, Lawton & Shachak, 1994).

1.2. Les vers de terre en tant qu'ingénieurs de l'écosystème

L'activité des vers de terre constitue, par ses effets sur la structure physique des sols, un facteur de régulation des flux d'eau et de gaz. Par conséquent, elle modifie l'accessibilité de ces ressources pour de nombreux organismes, et en particulier les racines. Leurs effets sont par ailleurs très importants sur l'activité microbienne et donc la minéralisation et l'humification des substrats organiques et la libération d'éléments minéraux. Ceci représente évidemment un facteur influençant la disponibilité des ressources minérales pour les plantes.

Par leurs impacts sur la structure du sol, les vers de terre ont des effets indirects multiples sur de nombreux organismes du sol. L'espace poral peut être considéré comme une ressource « spatiale », en particulier pour les organismes incapables de se déplacer ou de pénétrer les agrégats constitutifs du sol, la nématofaune par exemple. L'espace poral habitable conditionne aussi certaines interactions trophiques (micro foodwebs) dans les sols (Elliott et al., 1980). En particulier lorsque certains prédateurs ne peuvent accéder à une taille de pores dans lesquels la microflore se trouve protégée.

La Figure 1-2 page 4 illustre trois exemples de situations où les vers de terre jouent le rôle d'ingénieurs de l'écosystème.

Dans ces exemples, les vers de terre modifient directement la structure du sol (A) ou l'état de la matière organique (B) et modifient ainsi directement des ressources exploitées par d'autres organismes du sol (A : ressource spatiale pour le mésofaune par exemple et B : ressource trophique). Le cas C correspond à des modifications indirectes de flux de ressources telles que l'eau ou la matière organique du sol. L'effet est indirect et s'effectue *via* l'action des vers sur la structure du sol (production d'agrégats et développement d'un réseau de galeries d'où impact sur la macroporosité).

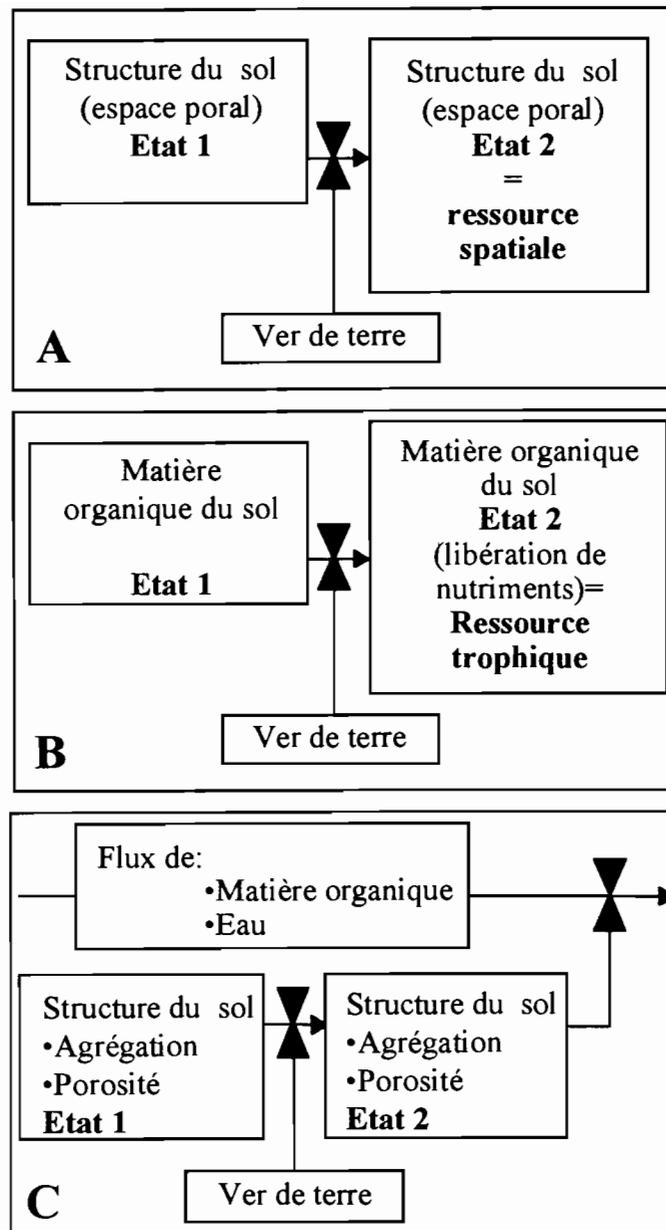


Figure 1-2 Les vers de terre en tant qu'ingénieurs de l'écosystème : Exemples d'« ecosystem engineering ». **A** Les vers de terre modifient la structure du sol et changent de ce fait la distribution de l'espace poral qui constitue une ressource spatiale pour la mésofaune. **B** Les vers de terre agissent sur la dynamique de la matière organique du sol, en particulier à court terme, ils induisent la libération d'importantes quantités de nutriments minéraux constituant une ressource pour les végétaux. **C** Les vers de terre ont une action indirecte sur les flux de matière organique et d'eau dans le sol *via* les modifications qu'ils induisent sur la structure du sol : ils participent *de facto* à la régulation des flux de ressources pour divers organismes du sol.

1.2.1. Structures produites par les vers de terre

Les vers de terre produisent une grande quantité de déjections (turricules) qui sont des agrégats de stabilité variable. La majorité des turricules sont des structures compactes isolées du reste du sol par un cortex formé d'argile et de colloïdes organiques (Blanchart, Bruand & Lavelle, 1993).

Taille et forme des turricules dépendent étroitement de la taille des vers de terre, de leur régime alimentaire et de la texture du sol. Lee (1985) distingue ainsi deux types de turricules : Globuleux et compacts formés d'unités arrondies d'une taille variant de moins de 1 mm à plus de 1 cm et granulaires, formés d'une accumulation de petits granules de faible stabilité.

Les vers de terre déposent de grandes quantités de turricules à la surface du sol. Dans les sols des régions tempérées cette quantité varie de 2 à 250 t.ha-1an-1 avec des valeurs moyennes de 40 à 50 t.ha-1an-1 représentant une épaisseur de 3 à 4 mm à la surface du sol pour des prairies (Lee, 1985). Ces chiffres sous-estiment la production totale de turricules car une grande majorité est produite dans le sol. Ainsi, Lavelle (1978) estime la production totale de turricules entre 800 et 1200 t.ha-1an-1 pour une quantité déposée en surface de 22 à 28 t.ha-1an-1. dans les savanes de Lamto.

Le réseau de galeries produit par les vers de terre peut être extrêmement dense (Kretzschmar, 1982 ; Lopes-Assad, 1987). Lavelle (1978) estime que la production de turricules à la surface du sol par l'espèce endogée *Millsonia anomala* correspond à la création de 30 à 40 m³/ha d'espace poral dans le sol.

1.2.2. Vers compactants et vers décompactants

Dans les savanes de Lamto (Côte d'Ivoire) coexistent deux groupes très fréquents dans les 20 premiers cm du sol : l'espèce *Millsonia anomala* et deux espèces de la famille des Eudrilidae, *Stuhlmannia porifera* et *Chuniodrilus ziealae* qui sont très proches par leur morphologie et leur taille (Lavelle, 1978). Ces vers endogés produisent des turricules de types différents. *M. anomala* est un gros ver de terre qui ingère le sol sans effectuer de tri granulométrique (Martin A., 1991) et produit des turricules compacts de grande taille, globuleux, formés d'unités arrondies et coalescentes (Blanchart, Lavelle & Spain, 1990; Blanchart, Bruand & Lavelle, 1993). Les représentants de la famille des Eudrilidae sont de petits vers de terre filiformes, produisant de petites structures granulaires, formées d'une accumulation de petites unités de faible stabilité structurale.

On retrouve ici les deux types de turricules définis par (Lee, 1985).

Blanchart, Lavelle & Spain, (1989, 1990) et Blanchart, (1990) ont montré à travers des expériences en laboratoire et des unités expérimentales sur le terrain que l'agrégation des sols étaient régulée par l'activité de ces deux types de vers de terre. Les turricules formés sous l'action de *M. anomala* sont remarquablement stables dans le temps : dans des monolithes de sol d'où les vers ont été exclus, Blanchart, (1990) montre que les premiers signes de désagrégation interviennent après 30 mois.

Enfin, Blanchart (1990) et Blanchart et al., (1997) ont montré que c'est seulement lorsque des représentants de la famille des Eudrilidae étaient introduits dans les unités expérimentales que la désagrégation s'accélérait avec des effets significatifs au bout d'un an. L'hypothèse émise à l'issue de ces travaux est qu'il existe une complémentarité fonctionnelle entre les deux groupes de vers de terre que l'on définit comme **compactants** et **décompactants**. Les Eudrilidae sont en effet capables de consommer du sol sous forme de macroagrégats et traversent de part en part ces structures. A l'opposé, *M. anomala* ne consomme que des particules de petite taille et ne peut pénétrer dans les macroagrégats.

Des expériences en pots ont montré l'effet « compactant » de *M. anomala* et l'effet opposé des Eudrilidae (Derouard et al., 1997). La présence des deux groupes entraîne une compaction

modérée du sol avec des réponses variables des plantes suivant les espèces (Derouard et al., 1997).

Conclusions

Il apparaît donc qu'à l'intérieur du groupe fonctionnel des vers de terre endogés coexistent deux sous-groupes fonctionnels aux effets antagonistes et complémentaires sur la structure du sol.

Par ailleurs, l'impact d'un ingénieur en terme de fonctionnement de l'écosystème dépend de plusieurs facteurs, en particulier la durée de la vie active individuelle, la densité de la population, la durabilité des constructions et structures produites en l'absence de l'organisme producteur et la densité ainsi que la distribution spatiale des populations (Jones, Lawton & Shachak, 1994).

Les populations de vers de terre peuvent être très importantes aussi bien en termes de densité que de biomasse. Ainsi, à Lamto, la biomasse de l'espèce *M. anomala* est estimée à 24.1 g/m² pour une densité moyenne de 20.8 individus/m² (Lavelle 1978).

Les informations disponibles quant à la durée de vie des structures produites montrent que celles-ci sont assez longues (du moins pour certaines espèces), de l'ordre de l'espérance de vie des organismes producteurs et même supérieures si l'on considère les turricules produits dans le sol. L'activité des vers dans les savanes humides de Lamto est importante et la consommation de sol d'un individu de l'espèce *M. anomala* peut représenter de 25 à 30 fois son propre poids par jour.

A l'inverse de la dynamique des populations, la distribution spatiale des populations de vers de terre est très peu documentée. Les rares travaux disponibles indiquent une distribution contagieuse (Taylor, Woiwod & Perry, 1978; Boag et al., 1994). Des études récentes montrent que les populations forment des « taches » de taille variable de l'ordre de 20 à 30 mètres de diamètre (Poier & Richter, 1992; Rossi, Lavelle & Albrecht, 1997).

Le travail présenté dans ce mémoire avait pour premier objectif de décrire l'organisation spatiale des populations de vers de terre des savanes de Lamto et tout d'abord de déterminer si les individus sont distribués régulièrement, aléatoirement ou de façon agrégée dans l'espace. Nous avons ensuite cherché à obtenir des cartes précises de la densité des populations.

Une attention particulière a été apportée à décrire la distribution spatiale des groupes de vers compactants et décompactants dont le rôle fonctionnel est complémentaire. Les populations sont-elles distribuées suivant des patrons identiques, leurs distributions sont-elles indépendantes ? La troisième hypothèse envisagée considère l'existence de patrons opposés dans l'espace, donnant une mosaïque d'éco-unités au sein desquelles la dynamique de la structure du sol est influencée de façon différente suivant le groupe fonctionnel dominant : des zones dominées par *M. anomala* où le sol serait compacté et des zones dominées par les Eudrilidae où le sol serait décompacté.

La seconde étape du travail a consisté de fait à tester l'hypothèse d'un effet contrasté des groupes fonctionnels compactants-décompactants sur le terrain en comparant la structure spatiale de l'assemblage de groupes fonctionnels avec la densité apparente du sol. Ceci revient à tester l'effet des mécanismes identifiés lors d'études de laboratoire ou en microcosmes à l'échelle de la savane en conditions naturelles. Nous avons également recherché les facteurs environnementaux pouvant expliquer la distribution spatiale des vers de terre, tel que la texture du sol par exemple.

L'hypothèse d'un contrôle purement abiotique de la distribution spatiale des vers de terre est contredite par les résultats de simulation de la dynamique des populations de *M. anomala* dans les savanes de Lamto menée avec le modèle DRILOTROP par S. Martin (1991). Les sorties du modèle suggèrent en effet l'hypothèse d'un patron de distribution spatial formé d'une mosaïque de sous-populations démographiquement homogènes et occupant une surface de 120 à 240 m².

L'origine de ces structures serait alors purement liée à la dynamique des populations, variant d'une sous-population à une autre en raison du caractère en partie aléatoire de la reproduction. Dans cet esprit, nous avons mesuré le degré d'hétérogénéité spatiale de la cinétique des effectifs des deux groupes fonctionnels afin de déterminer si des sous populations locales pouvaient être observées sur le terrain et surtout à quelle échelle spatiale.

La description et l'explication des structures spatiales des populations de vers de terre et des paramètres environnementaux sous-entend l'utilisation d'un cortège d'outils statistiques spécifiques de ce type d'approche. Un objectif particulier de ce travail a été d'en faire une utilisation prudente, une présentation claire et d'en souligner les points forts comme les carences.

2. Site d'étude et matériel expérimental

2.1. Site d'étude

La réserve d'Ecologie Tropicale de Lamto est située en Côte d'Ivoire par 6° 13' de latitude nord et 5° 2' de longitude ouest à 120 kilomètres au nord-ouest d'Abidjan, à la pointe sud de pays Baoulé (Figure 2-1 page 9). Elle est constituée d'une mosaïque de savanes herbeuses à arbustives, de forêts de plateaux et de forêts galeries.

La zone étudiée est située au site du virage « glissant » et correspond à une savane herbeuse à *Loudetia* (*Loudetia simplex*).

2.1.1. Climat

L'installation en 1962 d'une station climatologique à Lamto permet de suivre de façon continue différents paramètres climatiques. Le site de Lamto est caractérisé par un climat tropical humide à deux saisons : l'une sèche de novembre à mars, l'autre humide d'avril à octobre, interrompue par une petite saison sèche en août.

Précipitations

Les précipitations sont distribuées irrégulièrement autour d'une moyenne annuelle de 1197 mm (estimée entre 1962 et 1992) avec un minimum de 797 mm en 1983 et un maximum de 1668 mm en 1968.

Température

Les températures sont constamment élevées et leurs variations sont de faible amplitude. La moyenne calculée sur la période (1962-1992) est de 27.8°C. Les différences intermensuelles sont faibles et ne dépassent pas 3 degrés entre mois le plus chaud et mois le plus frais. Une période de chaleur de février à mai s'oppose à la période plus fraîche de juin à septembre.

Le climat pendant la période d'étude

Précipitations

L'année 1995 durant laquelle nous avons commencé les séries de prélèvements est caractérisée par des précipitations nettement inférieures à la moyenne estimée sur 10 années (1986-1996) pour les mois de février et mars 1995 (Figure 2-2 page 10). En revanche, la petite saison sèche (août) est peu marquée et les précipitations entre juillet et octobre largement au dessus de la moyenne. L'année 1996 est caractérisée par de fortes précipitations en juillet suivies d'une petite saison sèche très marquée en septembre. L'année 1997 (de janvier à mai) est plus proche de la moyenne entre 1986 et 1996.

Températures

Les températures moyennes mensuelles durant la période de notre étude sont très proches de la moyenne établie sur les 10 dernières années (Figure 2-3 page 10) bien que les températures des mois de juillet à septembre furent supérieures à cette moyenne.

2.1.2. Sols

La savane herbeuse à *Loudetia simplex* est caractérisée par un sol ferrugineux tropical sableux, gris hydromorphe. Le pourcentage de sable peut atteindre 90% (Blanchart, 1990). Le pH varie entre 6.3 et 6.8. Très pauvre en sels minéraux, ce sol mal drainé présente des phases d'hydromorphie plus ou moins longues.

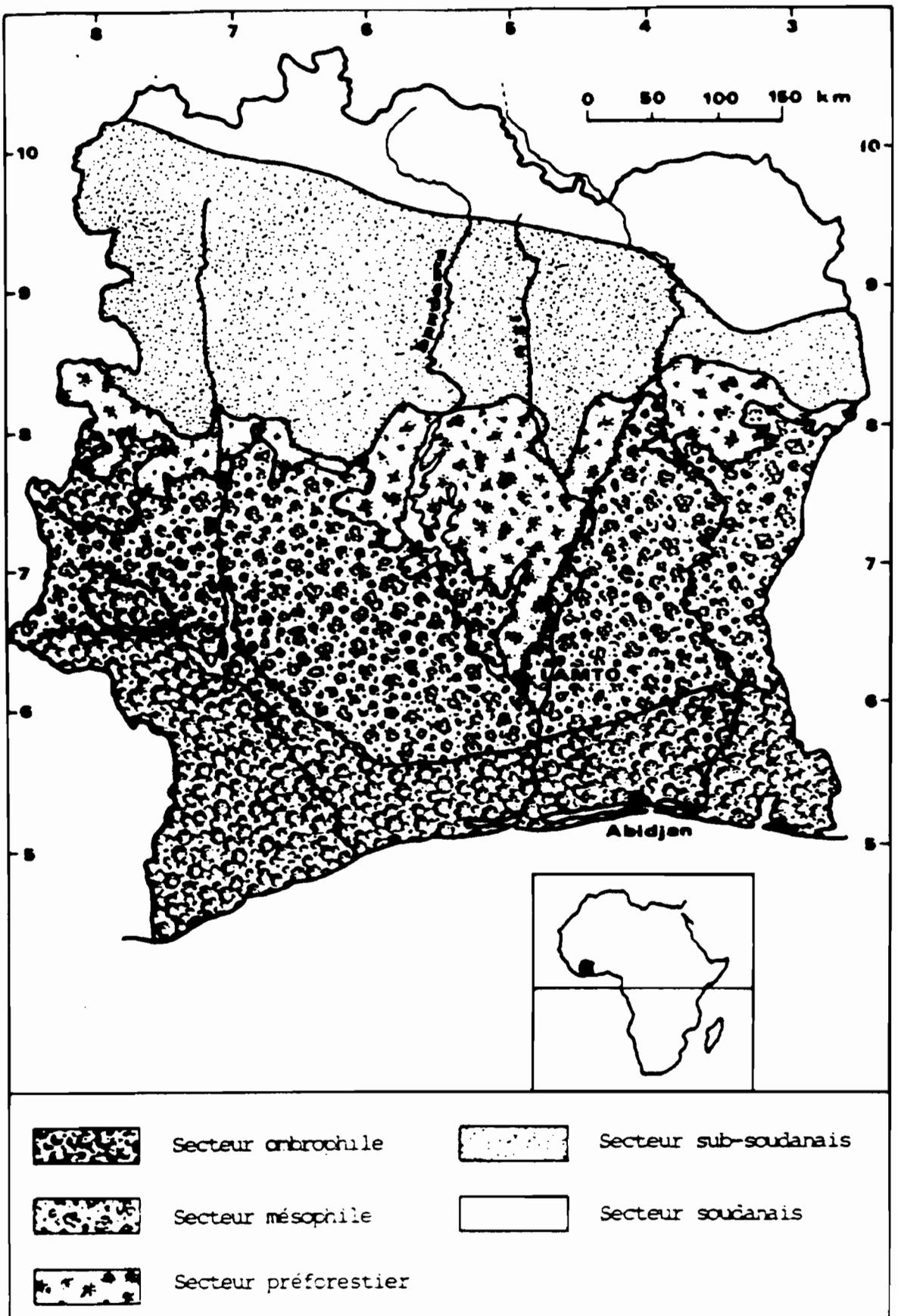


Figure 2-1 Localisation du site de Lamto (Côte d'Ivoire)

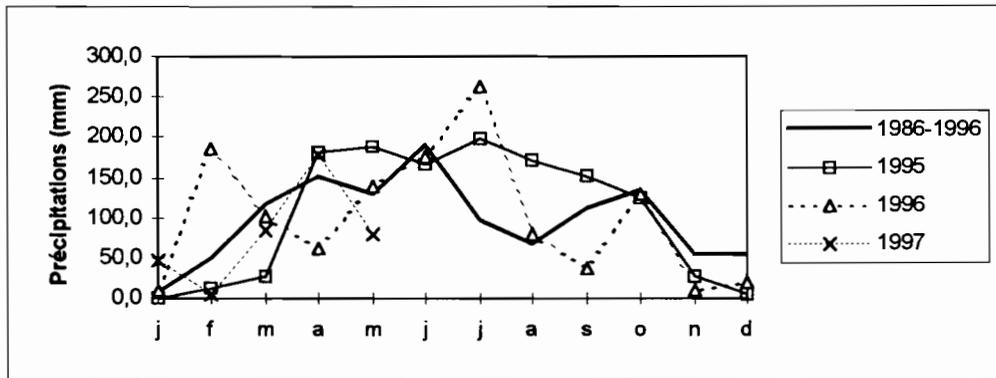


Figure 2-2 Evolution mensuelle des précipitations à Lamto.

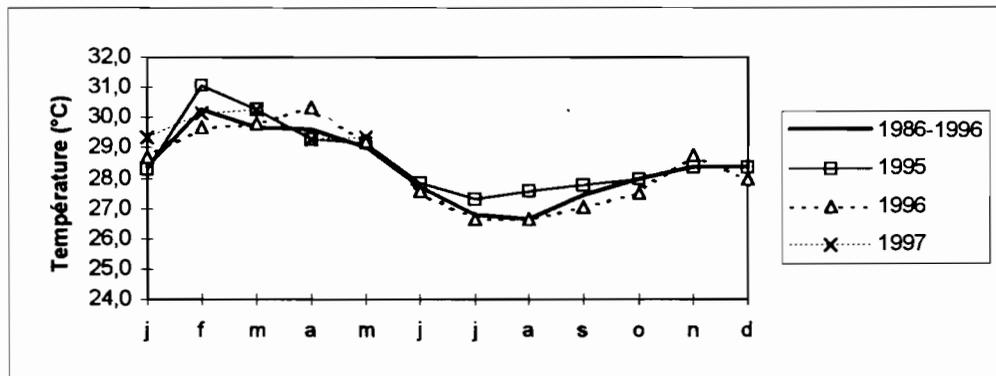


Figure 2-3 Evolution mensuelle de la température à Lamto.

2.1.3. Végétation

La parcelle étudiée est une savane herbeuse typique dominée par la graminée *Loudetia simplex*. On trouve des rôniers dans cette savane mais aucun n'est situé à l'intérieur des zones étudiées.

2.1.4. Organismes des sols

2.1.4.1. La microfaune

Dans les savanes de Lamto, les actinomycètes constituent le groupe dominant tandis que bactéries et autres groupes de champignons sont moins bien représentés. Des algues telles que cyanophycées et chlorophycées filamenteuses sont parfois très abondantes entre les touffes de certaines graminées (*Loudetia simplex*) en savane.

2.1.4.2. La mésofaune

A Lamto la mésofaune regroupe les enchytréides (groupe dominant), des larves d'insectes et des myriapodes (Athias et al., 1974).

2.1.4.3. La macrofaune

Trois groupes dominent le peuplement d'invertébrés dans les savanes de Lamto, soit en termes de biomasse soit en termes de densité, il s'agit des termites, des fourmis et des vers de terre. En

terme de biomasse, les deux familles de vers de terre rencontrées (Eudrilidae et Megascolecidae) dominent le peuplement endogé avec 49 g.m⁻², termites et fourmis totalisant 4 g.m⁻² (Athias et al., 1974). En terme de groupes trophiques, les invertébrés géophages (vers de terre endogés, termites humivores) dominent avec 78% de la biomasse de la macrofaune du sol. Les saprophages (vers de terre épigés et anéciques termites, diplopodes) viennent au second rang (Athias et al., 1974). On note qu'il y a peu de consommateurs primaires (4,5%) et de prédateurs (4,6%) dans la macrofaune des sols de Lamto.

2.1.4.4. Le peuplement de vers de terre

2.1.4.4.1. Composition spécifique

Les peuplements de vers de terre dans les différents faciès des savanes de Lamto comprennent 19 espèces formant 7 genres répartis dans 2 familles: les Megascolecidae (13 espèces) et les Eudrilidae (6 espèces) (Tableau 2-1).

Parmi ces espèces 8 sont abondantes partout: *Dichogaster agilis*, *D. terrae-nigrae*, *Millsonia anomala*, *M. lamtoiana*, *M. ghanensis*, *Chuniodrilus zielae*, *Stuhlmannia porifera* et *Agastrodrilus opisthogynus*.

2.1.4.4.2. Catégories écologiques

Les espèces précédentes appartiennent à différentes catégories écologiques définies sur la base du régime alimentaire, de la localisation en profondeur dans le sol et la pigmentation des animaux (Bouché, 1977).

Tableau 2-1 Les différentes espèces de vers de terre de la réserve de Lamto: position taxinomique et distribution dans les différents milieux qu'elles peuplent (S = Savane, F = forêt, R = sols suspendus des palmiers-rôniers). D'après Lavelle (1978).

Famille	Genre	Espèce	Auteurs	Milieux
Megascolecidae	<i>Dichogaster</i>	<i>saliens</i>	Beddard, 1894	R S F
	<i>Dichogaster</i>	<i>bolau</i>	Michaelsen, 1913	R
	<i>Dichogaster</i>	<i>arboricola</i>	Wasawo et Omodeo, 1963	R
	<i>Dichogaster</i>	<i>baeri</i>	Sciacchitano, 1952	RF
	<i>Dichogaster</i>	<i>agilis</i>	Omodeo et Vaillaud, 1967	S F
	<i>Dichogaster</i>	<i>terrae-nigrae</i>	Omodeo et Vaillaud, 1967	S
	<i>Dichogaster</i>	<i>sp1</i>		F
	<i>Dichogaster</i>	<i>sp2</i>		S†
	<i>Millsonia</i>	<i>anomala</i>	Omodeo et Vaillaud, 1967	S F
	<i>Millsonia</i>	<i>lamtoiana</i>	Omodeo et Vaillaud, 1967	S
	<i>Millsonia</i>	<i>ghanensis</i>	Simms, 1965	S
	<i>Agastrodrilus</i>	<i>opisthogynus</i>	Omodeo et Vaillaud, 1967	S F
	<i>Agastrodrilus</i>	<i>multivesiculatus</i>	Omodeo et Vaillaud, 1967	S
Eudrilidae	<i>Chuniodrilus</i>	<i>zielae</i>	Omodeo, 1958	S F
	<i>Chuniodrilus</i>	<i>palustris</i>	Omodeo et Vaillaud, 1967	S
	<i>Chuniodrilus</i>	<i>vuattouxi</i>	Wasawo et Omodeo, 1963	RS
	<i>Stuhlmannia</i>	<i>porifera</i>	Omodeo et Vaillaud, 1967	S
	<i>Eudrilus</i>	<i>eugeniae</i>	Kinberg, 1867	F
	<i>Hyperiodrilus</i>	<i>africanus</i>	Beddard, 1891	S††

† dans les termitières; †† uniquement présent en savane non brûlée

Cet auteur a ainsi défini trois catégories écologiques dans la famille des *Lumbricidae*:

- Les épigés vivent dans la litière et s'en nourrissent. Ces vers sont pigmentés (homochromie avec la litière) et leur taille est souvent réduite. Leur musculature dissépinatoire antérieure est faiblement développée et ne leur permet pas de creuser le sol de façon efficace.

- Les anéciques vivent dans un réseau de galeries permanentes dans le sol, ils se nourrissent d'un mélange de sol et de litière qu'ils viennent chercher en surface, le plus souvent durant la nuit. La partie dorsale antérieure de leur corps est pigmentée. ce dernier groupe zoologique n'existe réellement que dans la famille des Lumbricidae qui regroupe des espèces tempérées. Sous les tropiques certaines s'en rapprochent mais restent peu importantes relativement à l'ensemble du peuplement (Lavelle, 1979).

- Les endogés vivent dans le sol et se nourrissent de sol. Leur corps est dépourvu de pigmentation.

Les vers de terre de Lamto peuvent être répartis dans les précédentes catégories (Lavelle, 1981):

Les épigés: Ce groupe comprend l'espèce: *Dichogaster agilis* qui vit près de la surface du sol et se nourrit d'un mélange de sol et de débris végétaux.

Les Epi-anéciques: Ils vivent dans l'horizon supérieur du sol et dans la litière et se nourrissent essentiellement de débris végétaux. Leur musculature est très développée et ces animaux sont pigmentés (pigmentation dorsale). Ce groupe comprend l'espèce: *Millsonia lamtoiana*. Cette espèce diffère des anéciques tempérés en ce sens qu'elle n'entretient pas un réseau de galerie permanente.

Les endogés: Le vers appartenant à cette catégorie vivent dans le sol et exploitent la matière organique du sol comme ressource trophique. On distingue trois sous-catégories suivant la "richesse" en matière organique que les espèces consomment.

Les endogés oligohumiques consomment respectivement les strates profondes du sol énergiquement pauvres. Deux espèces représentent ce type écologique à Lamto: *Millsonia ghanensis* et *Dichogaster terrae-nigrae*.

Les endogés mésohumiques consomment le sol de l'horizon superficiel (0-10 cm) qui constitue une ressource moyennement riche. Une seule espèce représente ce type: *Millsonia anomala*.

Enfin, les vers polyhumiques prélèvent le sol qu'ils consomment dans la même strate mais exploitent des zones plus riches en matière organique. Ceci est rendu possible par la petite taille de ces vers (Tableau 2-2 page 13) qui tout d'abord ne leur permet pas d'ingérer les sables. De plus, toujours du fait de la taille réduite, ils sont à même d'exploiter de petites concentrations de matière organique le long des racines ou très près de la surface (top soil feeders) (Lavelle, 1981).

A Lamto, le groupe des polyhumiques est représenté par les espèces suivantes (famille des Eudrilidae): *Chuniodrilus zielae* et *Stuhlmannia porifera* ainsi que le Megascolecidae *Agastrodrilus opisthogynus*.

Tableau 2-2 Quelques caractères morphologiques et démographiques des vers de terre de Lamto. Sources: 1 Lavelle (1981); 2 Lavelle (1973); 3 Lavelle (1979).

Espèces	Poids adultes ¹ moyen (mg)	Poids des ¹ cocons (mg)	Fécondité ¹ (nb cocons/an)	Longueur ² juvéniles(cm)	Longueur ² adultes (cm)	Longueur/largeur ²	Profondeur d'activité moyenne (cm) ³
<i>Millsonia anomala</i>	3050	50	6,2	4	18	17	8
<i>M. Lamtoiana</i>	32000	320	3,1	8	35	15	7
<i>Dichogaster terrae-nigrae</i>	28000	500	1,9	10	70	40	23
<i>Stuhlmanina porifera</i>	200	2,3	13	3	10	42	?
<i>Chuniodrilus zielae</i>	180	2,5	13	2	5	35	18
<i>Agastrodrilus opisthogynus</i>	3000	82	1,3	6	22	56	29
<i>A. multivesiculatus</i>	4000	210	inconnue	7	33	65	?
<i>M. ghanensis</i>	16000	200	1,3	6	30	32	32
<i>D. agilis</i>	700	10	10,7	2	9	16	6

2.2. Parcelles et unités expérimentales

2.2.1. Stratégie d'échantillonnage

2.2.1.1. Parcelles

Nous avons suivi une même parcelle au cours de 5 campagnes d'échantillonnage entre mai 1995 et juin 1997. La zone échantillonnée est constituée par un carré de 50 m de côté sur lequel on a superposé une grille d'échantillonnage de 11x11 points séparés par une distance de 5 mètres. On a donc opté pour une maille régulière carrée. L'un des objectifs poursuivis est d'établir des cartes de distribution de la densité des espèces présentes et de certaines variables environnementales. Dans ce cadre, l'emploi d'un plan d'échantillonnage régulier est conseillé par de nombreux auteurs. Le problème du choix d'une stratégie d'échantillonnage est abordé dans la section 3 de ce mémoire (3.6.2 page 58). La maille d'échantillonnage est de 5 mètres. Lors d'une pré-étude sur le site en 1994, on a constaté la présence de structures spatiales de la densité des Eudrilidae suivant des échelles de l'ordre de 20 à 25 mètres (§ 3.2.2.3 page 25). Une maille de 5 mètres a donc été choisi de façon à décrire convenablement des structures s'exprimant suivant à une échelle 4 à 5 fois supérieure. La maille carrée assure en outre un effort d'échantillonnage homogène dans l'espace et donc une précision de la description des structures spatiales équivalente à travers l'ensemble de l'espace étudié. En revanche l'utilisation d'un échantillonnage à maille régulière ne permet pas d'obtenir des informations sur la variabilité aux échelles inférieures à la maille, ce qu'autorisent des plans plus complexes (voir Webster & Oliver, 1992).

2.2.1.1.1. Echantillonnage des vers de terre

A chaque date on a effectué 100 prélèvements afin d'échantillonner les vers de terre. Les points d'échantillonnage sont distribués sur une maille carrée de 10 par 10 points séparés de 5 m. (Figure 2-4). La technique de prélèvement utilisée consiste à découper un bloc de sol de 25 cm par 25 cm sur 10 cm de profondeur. Le bloc est ensuite trié manuellement dans des bacs à tri, les vers de terre identifiés et comptés puis replacés dans le sol. L'ensemble des 100 mesures est réalisé le plus rapidement possible compte tenu des moyens disponibles ce qui correspond à une durée de 2 journées.

2.2.1.1.2. Echantillonnage de la masse racinaire totale et de la densité apparente du sol

La masse de racines a été échantillonnée à trois dates différentes : mai 1995, mars 1996 et décembre 1996. En mai 1995 le plan d'échantillonnage adopté correspondait à celui décrit plus haut pour les vers de terre. Pour les deux autres dates, on a adopté une grille de 11 par 11 points, toujours distants de 5 mètres (Figure 2-4).

La masse racinaire a été estimée en mai 1995 par tamisage à l'eau d'un volume de sol préalablement séché à 105 °C durant 24 heures puis pesé. Un jeu de trois tamis est utilisé : 2 mm, 1mm et 0.35 mm. Les racines et particules associées sont récoltées avec des pinces fines puis placées dans des coupelles en verre. On sépare ensuite soigneusement les racines des débris de parties aériennes végétales et des particules de charbon avec des pinces fines. Les racines ainsi extraites sont ensuite placées à l'étuve à 105°C durant 24 heures et pesées. La série de mesures réalisée en mai 1995 correspond donc à une masse de racine sèches exprimée par rapport à une masse de sol sec. Lors de campagnes d'échantillonnage suivantes (mars et décembre 1996) nous avons opté pour des prélèvements de sol de volume constant (250 cm³). La méthode de mesure utilisée est la même mais la masse de racine sèche est rapportée au volume de sol échantillonné. Celui-ci est constant et cette technique nous a paru préférable à celle utilisée en mai 1995, date

pour laquelle les mesures étaient réalisées sur des échantillons de sol de poids certes très proches mais pas absolument identiques.

La densité apparente du sol a été mesurée à deux reprises, en mars et en décembre 1996. Dans les deux cas, nous avons employé la grille de 11 par 11 points (Figure 2-4). Un cylindre de plastique PVC est soigneusement enfoncé dans le sol puis dégagé au couteau ; le sol est mis à sécher à l'étuve à 105°C durant 48 heures puis pesé. Toutes les mesures ont été réalisées à l'aide de cylindres de taille et de forme identique représentant un volume de 252 cm³ pour une hauteur de 10 cm. La densité apparente du sol est exprimée en g/ cm³.

2.2.1.1.3. Echantillonnage de la texture et de la teneur en carbone organique du sol

En mai 1995 on a prélevé 52 échantillons de sol correspondant aux 10 premiers cm de profondeur. Le sol est mis à sécher à l'air libre puis homogénéisé et enfin stocké dans des sacs de plastique soudés. La position des points de prélèvement couvre l'ensemble de la parcelle étudiée (Figure 2-4 page 16). La granulométrie a été déterminée suivant 5 fractions (argile < 2 μm ; limon fin 2-20 μm ; limon grossier 20-50 μm ; sable fin 50-200 μm sable grossier 200-2000 μm) sans décarbonatation (Laboratoire d'analyse des sols, INRA, Arras). La teneur en matières organiques totales et la teneur en carbone organique (méthode Anne) ont été mesurées sur les mêmes échantillons (Laboratoire d'analyse des sols, INRA, Arras).

2.2.1.2. Transects

Afin d'obtenir des informations sur la variabilité spatiale à petite échelle de la densité et de la biomasse des vers de terre, deux séries de prélèvements ont été effectuées suivant un transect de maille de 50 cm, respectivement en juillet 1995 (75 points) et juillet 1996 (98 points). Les deux transects ont été réalisés dans une savane protégée du feu depuis 30 ans, l'emplacement du second transect étant séparé du précédent par une distance de 5 mètres. Ce type d'échantillonnage n'est pas opérationnel dans le cadre des suivis sur deux années consécutives car trop destructeur. De plus une telle intensité d'échantillonnage n'est pas envisageable à l'échelle d'une parcelle de 50 par 50 mètres.

Les unités de prélèvements utilisées sont identiques à celles que nous avons utilisées lors de l'échantillonnage sur maille carrée. Les vers de terre sont prélevés puis fixés au formol dilué à 4%. Comptage et pesée sont réalisés ensuite au laboratoire.

2.2.2. Unités expérimentales

L'exclusion des vers de terre de blocs expérimentaux tout en conservant la structure du physique sol soulève de nombreux problèmes. Nous avons utilisée la technique proposée par Blanchart, (1990) p. 160.

A l'intérieur de la parcelle on a disposé 40 blocs expérimentaux constitués de monolithes de sol de 30 par 30 cm de surface et 30 cm de profondeur. Lors du prélèvement, les blocs de sol sont placés dans un filet en inox de 50 μ de maille ce qui interdit l'entrée des animaux. Le filet employé est en acier inoxydable et n'est donc pas attaqué par les termites. On immerge les blocs durant 2 jours dans l'eau froide ce qui a pour conséquence de faire sortir les vers de terre. Les cocons de vers de terre sont ensuite détruits en immergeant les blocs dans de l'eau à 40°C pendant une journée.

Comme le souligne Blanchart (1990), cette technique peut sembler catastrophique pour la structure du sol. Pour cela cet auteur préconise son emploi à des périodes où le sol est saturé en eau et où le nombre de cocons de vers de terre est minimal. Cette période correspond au mois de juin (Figure 2-2 page 10). Nous avons donc éliminé les vers de terre dans 40 unités expérimentales durant le mois de juin 1996 puis replacé les blocs dans les fosses d'où ils avaient été prélevés puis laissé l'ensemble en place durant une année complète. En juin 1997 l'ensemble des unités a été extraite du sol et la moitié des blocs utilisée pour estimer la densité apparente du sol en absence de vers de terre, les

autres blocs étant soumis à la technique de tamisage à sec de façon à estimer la distribution de la masse de sol sec sous forme de classe d'agrégats (§ 2.2.2.1.1 page 17). Les blocs furent installés en juin 1996 et répartis dans la parcelle en fonction de la structure spatiale de l'assemblage d'espèces de vers de terre mis en évidence lors des campagnes d'échantillonnage de mai et novembre 1995 (Figure 2-6).

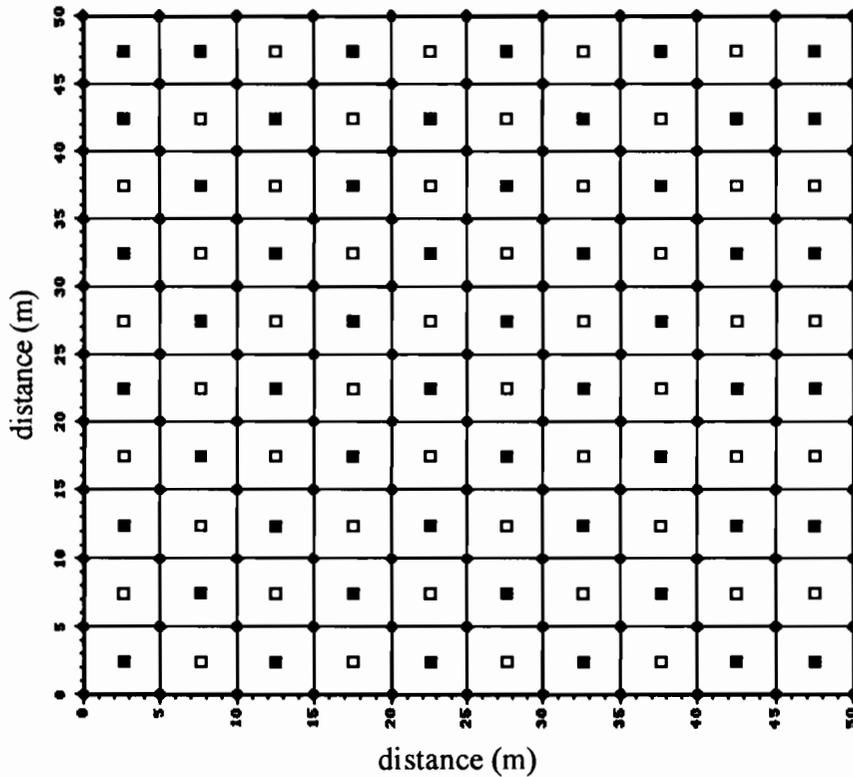


Figure 2-4 Position des points d'échantillonnage des populations de vers de terre et des variables environnementales. □ et ■ position des points de prélèvement des vers de terre et de la masse racinaire en mai 1995; ◆ position des points de mesure de la masse racinaire et de la densité apparente du sol; ● position des points de mesures de la texture, de la teneur en matières organiques et carbone organique.

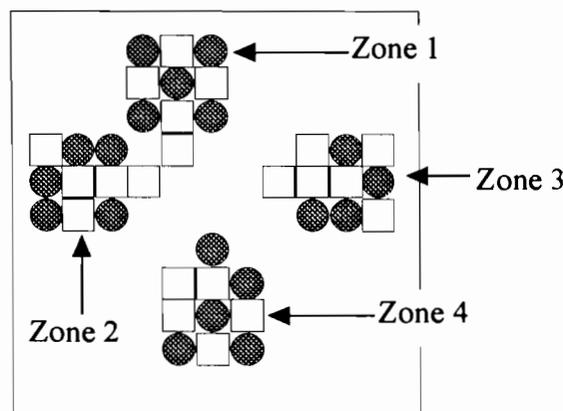


Figure 2-5 Position des blocs expérimentaux d'où les vers de terre sont exclus. Les cercles représentent les blocs destinés aux mesures d'agrégation du sol; les carrés indiquant les blocs destinés aux mesures de densité apparente du sol. Les zones 2 et 3 représentent des zones dominées par les Eudrilidae, les zones 1 et 4 sont dominées par l'espèce *M. anomala*.

2.2.2.1. Rythmes saisonnier de l'agrégation du sol et des populations de vers de terre

A l'extérieur de notre parcelle principale on a déterminé 4 sites distants des bords extérieurs de la parcelle de 5 à 15 m où des prélèvements mensuels de sol et de vers de terre ont été réalisés entre avril 1996 et mars 1997.

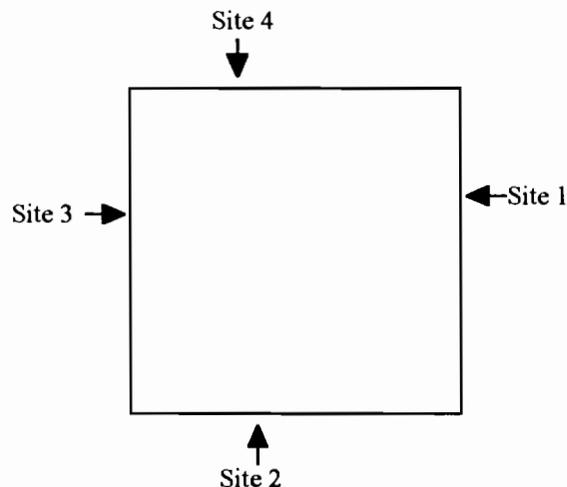


Figure 2-6 Position des sites d'échantillonnage de la faune du sol et de la structure en classes d'agrégats. Les sites de prélèvement sont situés aux abords de la parcelle d'étude principale.

Stratégie d'échantillonnage

Chaque mois, les 4 sites ont été échantillonnés à l'aide de 4 prélèvements de sol de 50 par 50 cm de surface sur 40 cm de profondeur. Les monolithes sont découpés par tranches de 10 cm de profondeur et soigneusement triés. Les animaux présents sont fixés au formol dilué à 4%. On prélève le même jour 5 échantillons de sol de 25 par 25 cm de surface pour 10 cm de profondeur. Le sol est découpé en tranches de 5 cm d'épaisseur puis emporté au laboratoire. Les vers de terre sont pesés et le sol soumis à la technique de tamisage à sec exposée ci-dessous.

2.2.2.1.1. Mesure de la distribution du sol en classe d'agrégat

La mesure de la distribution par taille des agrégats peut être réalisée suivant différentes méthodes. Compte tenu des moyens disponibles à la station d'Ecologie Tropicale de Lamto, nous avons adopté une technique précédemment mise au point et testée par Blanchart (1990) et validée pour les sols de ce site (Blanchart, 1990 p. 66).

Cette méthode permet de séparer des classes d'agrégats fonctionnels, constitutifs du sol et présente une bonne répétitivité dans les mesures.

Les échantillons de sol prélevés sur le terrain sont apportés au laboratoire et séparés en mottes d'environ 800 à 1000 cm³. On laisse sécher ces mottes à l'air libre jusqu'à atteindre une humidité relative de 5 à 6% (équivalente à pF 4-4.2). Les mottes sont alors lâchées d'une hauteur constante de 1.5 mètre sur une surface dure avec pour résultats la séparation des agrégats constitutifs du sol. Au taux d'humidité indiqué plus haut, les macroagrégats sont résistants et ne sont pas détruits lors de cette opération. Les échantillons sont ensuite à nouveau séchés à l'air libre puis tamisés lorsqu'ils atteignent une humidité relative située entre 2 et 3%. Le tamisage est effectué de façon standardisé (20 coups de circulaires tamis) sur une colonne de 10 tamis ce qui permet de

recupérer 11 classes d'agrégats : 0-250 μ m, 250-315 μ m, 315-400 μ m , 400-500 μ m, 500-630 μ m, 630 μ m-1 mm, 2-5mm, 5-6.3 mm, 6.3-10 mm et les agrégats de taille supérieure à 10 mm.

La masse de sol sec sous forme de différentes classe de taille d'agrégats est exprimée en pourcentages pondéraux par rapport au poids total des échantillons de manière à pouvoir comparer les échantillons d'un site à l'autre et d'une date une autre.

L'inconvénient principal de cette méthode est qu'elle ne permet pas la récolte des vers de terre qui meurent durant le séchage des échantillons. Pour cela, les prises d'échantillons de sol pour estimer la structure en classe d'agrégats ont toujours été accompagnées d'une série de prélèvements afin d'estimer la densité et la biomasse des populations de vers de terre.

3. Méthodes d'analyse des structures spatiales et stratégies d'échantillonnage

3.1. Introduction

L'un des objectifs principaux de ce mémoire est de décrire le mode de distribution spatial des populations de vers de terre et de certains paramètres physico-chimiques du sol ou de la masse sèche totale de racine. La distribution spatiale des vers de terre ainsi qu'un nombre important d'organismes des sols prend des formes complexes et une description fine passe pratiquement par des analyses statistiques encore peu employées en écologie des sols. De même, la recherche de relations (corrélations) entre variables présentant des structures spatiales soulève un certain nombre de problèmes méthodologiques. Enfin, la présence de patrons d'organisation spatiaux implique un certain nombre de contraintes sur la stratégie d'échantillonnage employée.

Les différents problèmes méthodologiques liés à l'analyse de la distribution spatiale des vers de terre et plus largement de toute variable quantitative ont donc motivé une part importante du travail présenté dans ce mémoire. Nous avons choisi de présenter nos conclusions à travers trois textes publiés ou acceptés pour publication dans différentes revues. Ces textes sont insérés tel quel, c'est à dire rédigés en Anglais mais sont cependant précédés d'une introduction et suivis d'un résumé étendu en Français.

Nous présentons tout d'abord différentes méthodes relevant des géostatistiques. Ces méthodes sont actuellement employées de plus en plus fréquemment dans diverses branches de la biologie. Ces techniques sont généralement utilisées afin d'établir des cartes de distribution dans l'espace. Cependant leur intérêt n'est pas limité à ce seul aspect et nous nous sommes attachés à en donner une image moins simpliste. Le texte décrit et illustre l'utilisation du semi-variogramme (ou variogramme par simplicité) ainsi que l'interpolation par krigeage sur des variables biologiques. Une comparaison est faite avec l'analyse des tendances qui se révèle incapable de décrire avec précision des structures spatiales locales. L'usage des cross-variogrammes est introduit.

En second lieu, nous nous sommes posés la question de savoir comment comparer différents patrons d'organisation spatiaux. La solution que nous avons retenue passe par l'approche matricielle des tests de Mantel (Mantel, 1967). Ces méthodes sont décrites et illustrées à travers une étude de cas complète des relations entre distribution spatiale des nématodes phytoparasites et de divers paramètres édaphiques. Au cours de cette recherche méthodologique, nous avons insisté tout particulièrement sur les "pièges" à éviter au cours de l'analyse conjointe d'un ensemble de variables présentant des patrons d'organisation communs dans l'espace. L'examen de la littérature dans ce domaine de l'écologie révèle que fort peu d'auteurs ont connaissance des problèmes statistiques liés à la présence de structures spatiales. L'article illustre l'importance des erreurs d'interprétation possibles et présente une approche correcte du point de vue statistique tout en restant simple à mettre en oeuvre.

Enfin, la quatrième partie de ce chapitre aborde le problème des stratégies d'échantillonnage. Lorsque les variables échantillonnées sont susceptibles de présenter des structures spatiales, l'échantillonnage aléatoire simple n'est absolument pas satisfaisant et ce contrairement à une vision encore fortement ancrée dans le domaine des sciences du sol. Le nombre de mesure à réaliser dans l'optique d'une analyse de la distribution spatiale est également abordé. Le problème du choix de la taille du support de mesure (size of

support *sensu* Isaaks & Srivastava, (1989)) et son impact sur les paramètres statistiques mesurés sont discutés.

3.2. L'analyse géostatistique en Ecologie des sols.

3.2.1. Introduction

Les géostatistiques constituent un ensemble de méthodes d'analyse de la variabilité spatiale des variables aléatoires continues. Initialement développées dans le domaine de la géologie et de la prospection minière (Matheron, 1965), les géostatistiques commencèrent à être utilisées en pédologie au début des années 80 (Burgess & Webster, 1980a; Burgess & Webster, 1980b; Yost, Uehara & Fox, 1982a; Yost, Uehara & Fox, 1982b). En écologie des sols, l'utilisation de cet outil est encore plus récente avec un premier texte de 1987 par G.P. Robertson suivi d'un second en 1988 (Robertson, 1987; Robertson et al., 1988). Néanmoins ces travaux portaient sur des variables physico-chimiques des sols et non directement sur l'analyse du patron d'organisation de populations animales ou végétales. Les premières applications de ce type datent de 1992 avec des exemples portant sur des organismes appartenant à la nématofaune (Webster & Boag, 1992) et la macrofaune (Poier & Richter, 1992).

Le texte présenté au paragraphe suivant constitue une revue des méthodes géostatistiques dans l'optique de leur application à l'étude de la distribution spatiale des animaux du sol.

3.2.2. Statistical tool for soil biology X. Geostatistical analysis

(Jean-Pierre Rossi, Patrick Lavelle and Jérôme Ebagnerin Tondoh)
European Journal of Soil Biology, 1995, Vol. 31 n°4 pp. 173-181.

3.2.2.1. Introduction

Soils are highly heterogeneous environments as a result of the large number of factors that determine their structure and regulate their function. Following the hierarchy theory (Allen and Starr, 1982) soils can be seen as primarily structured by large-scale physical processes that create large scale structures within which smaller scale contagious biotic processes introduce a new level of heterogeneity.

Soil living organisms currently exhibit complex spatial patterns at various scales. Plant parasitic nematode populations are spatially dependent at scales of <1m (Rossi *et al.*, 1996) to 80 m (Robertson and Freckman, 1995) or 180 m (Wallace and Hawkins, 1994). Earthworms too have characteristic patterns of spatial distribution at scales ranging from 1 m (Rossi J.P., unpublished) to 50 m (Poier and Richter, 1992). These patterns are either due to internal processes in populations or to the influence of environmental patchiness or a combination of both effects.

Conventional methods used to assess the spatial pattern of soil organisms basically separate three types of distributions *i.e.*, random, regular and aggregated (clumped). These methods are based on quadrat counts and can be divided in two major categories.

The first approach consists in fitting a discrete probability distribution to sample count frequency data and indicates whether the distribution is random or not. In the case of clumped distributions, sample frequency distribution often fits a negative binomial model while random patterns lead to a Poisson distribution. Regular patterns that follow the positive binomial model are extremely rare in soil organisms. The distribution parameters are estimated from frequency table by the maximum likelihood procedure and a chi-square

goodness-of-fit is used to determine whether the observed data significantly differ from the fitted distribution.

A second approach is based on the computation of various indices of dispersion measuring the degree of non-randomness in spatial patterns. A wide range of indices is available from the literature (Taylor, 1961; Cancela Da Fonseca, 1966; Lloyd, 1967; Chessel, 1978; Cancela Da Fonseca and Stamou, 1982). Among them, the variance to mean ratio and the Taylor's power law are frequently met in literature (Cancela Da Fonseca, 1966; Elliot, 1971; Boag and Topham, 1984; Ferris *et al.*, 1990; McSorley and Dickson, 1991). Departure from randomness of these indices can be tested using appropriate statistics.

The negative binomial parameter or its inverse are often used as a dispersion index provided the negative binomial fits the data (Cancela Da Fonseca, 1965; 1966; Elliot, 1971). This approach has been largely used although Taylor *et al.* (1979) showed severe ecological restrictions of that index.

However, the interpretation of the index values often depends on the relative size of aggregates and sampling units: aggregation is adequately measured if samples and aggregates are of comparable sizes. When samples are significantly larger than aggregates, the index measures the aggregation of smaller aggregates. If samples are much smaller than aggregates, aggregation cannot be demonstrated (Chessel, 1978).

Further, examination either of the indices or frequency distributions carries limited information since these methods do not take into account the actual location of sampling points with respect to each other. These approaches are *de facto* limited to the analysis of the organisms distribution within the sampling units. Assessing patterns at larger scales requires taking into account the spatial location of sample points inside the investigated surface. Basically, a variable is said to be regionalized or autocorrelated if a measure at one point carries information relative to neighbouring points. If autocorrelation is present among data, conventional statistics are no longer valid. As an example, the Pearson correlation coefficient cannot be used (Legendre, 1993) and other methods must be applied.

Furthermore, available data sets show that biological variables are rarely spatially independent at a field scale of <100 m (Robertson, 1994). Thus soil ecologists need tools to quantify the spatial dependence over various spatial scales. Geostatistics specifically address these issues. They constitute a group of mathematical treatments that were developed with the object to describe quantitatively the spatially structured (*i.e.* autocorrelated) variables. These methods Matheron (1965, 1971) have been increasingly used in soil science since the early 80's.

With the development and diffusion of microcomputer software (Robertson, 1987; Yost *et al.*, 1989), geostatistics have been largely used in studies of spatial patterns of soil physico-chemical variables. Their introduction in soil ecology is recent (Robertson, 1987, 1994; Webster and Boag, 1992; Wallace and Hawkins, 1994; Delaville *et al.*, 1995, 1996; Robertson and Freckman, 1995; Rossi *et al.*, 1996, 1997).

3.2.2.2. Detection and description of spatial structures by geostatistics

Geostatistical analysis is a two-step procedure. First, the spatial structure of the variable is examined with the semi-variance analysis. Once a spatial structure has been identified and accurately described by a suitable model, the kriging procedure provides optimal interpolation of the variable at unsampled sites.

3.2.2.2.1. Semi-variance analysis and the variogram

The variogram allows the study of the autocorrelation phenomenon as a function of the distance. It is an univariate method limited to quantitative variables. Before estimating the variogram, one must ensure that data follow the "intrinsic hypothesis" that assumes that the differences between all pairs of points located a given distance apart have constant mean and variance throughout the sampled surface. This relaxed form of stationarity assumption makes possible the use of semi-variance analysis for ecological studies.

However, if a large-scale structure is present it will be picked up by the variogram and finer spatial patterns may be masked. Large-scale spatial trends should then be removed using regression (trend surface analysis) prior to variogram computation. Analysing the residuals may allow to investigate the finer structures.

Variations of a variable that changes in a continuous manner from point to point can be described by a mathematical function: the semi-variance (Equation 3-1)).

The semi-variance (γ) is estimated at each distance interval h and the resulting graph of γ against the lag h is called the semi-variogram or variogram for convenience. At lag h , the semi-variance is half the expected squared difference between recorded values a distance h apart (Equation 3-1)

$$\gamma(h) = 1/2M(h) \sum_{i=1}^{M(h)} \{Z(x_i) - Z(x_i + h)\}^2$$

Equation 3-1

Where $M(h)$ is the number of comparisons at lag h and $Z(x_i)$ and $Z(x_i+h)$ the values of that variable at any two places separated by the lag h .

The lag h is a vector defined with both distance and direction. Practically, the effect of direction (anisotropy) is examined by estimating the variogram along several directions (Burgess and Webster, 1980a). The resulting graphs are compared and if no significant differences are found, variations are considered as isotropic. If not, the kriging algorithms have to be modified (Burgess and Webster, 1980a; Webster, 1985).

A few general features of the variogram must be mentioned. Generally curves are bounded, $\gamma(h)$ increases with h until a certain value of h called the range (a) after which the semi-variance is maximum and remains constant. This semi-variance value called the sill theoretically equals the variance of the data set. Couples of data separated by a distance less than the range are statistically dependent (*i.e.* measure at a given point carries information on the expected value at another point a distance lower than the range apart). Independence between points is thus achieved if distance separating these points is higher than the range (Burgess and Webster, 1980a, b; Yost *et al.*, 1982a).

Another feature of the variogram is the "nugget effect". If theoretically, $\gamma(h)=0$ when $h=0$, in practice it is rarely observed. Generally the intercept is a positive value called the nugget variance (C_0). This reveals the presence of a residual variation at the shortest sampling interval.

The nugget variance is the sum of two sources of variation: the measurement errors (also referred to as the *human nugget*), and variations within the sampling interval. The difference between the sill and C_0 is called the structural or spatial variance (C). It is the part of total variance that can be attributed to the spatial autocorrelation (see Figure 3-1 page 23).

Many sample variograms exhibit 100% nugget variance and are flat (Wallace and Hawkins, 1994; Robertson and Freckman, 1995). This means that no spatial structure is detected. However, changing the scale of observation may reveal unseen patterns (Burrough, 1983).

3.2.2.2. Semi-variogram modelling

The semi-variance analysis is an attempt to fit a mathematical function to the semi-variance values estimated at distance interval of increasing values. The model parameters are used in kriging interpolation method.

Not all functions that seem to fit the observed values will serve. The variogram function must be "conditional negative semi-definite" (CNSD) (Armstrong and Jabin, 1981).

Since testing the positive definiteness is tedious, geostatisticians use several common "approved" models and eventually combine them to provide better fit (Webster, 1985). These models are called "authorized" functions. Figure 1 shows the most common models.

There are two classes of models: bounded models that exhibit a plateau (the sill) and unbounded models where variance appears to increase without limit.

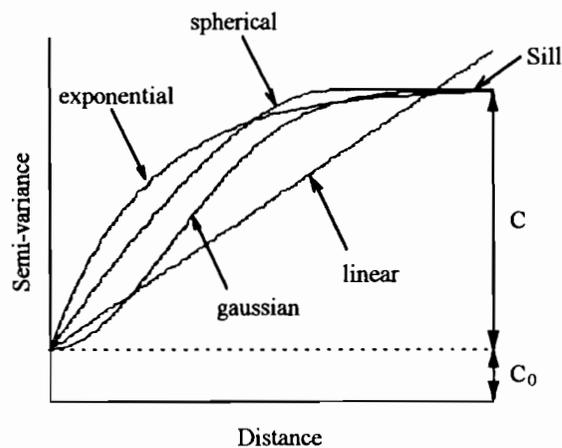


Figure 3-1 Four common theoretical models for variograms. C_0 =nugget variance and C =structural variance.

Quatre modèles classiques de variogrammes. C_0 = variance pépitique et C = variance structurale.

-Unbounded models

The simplest unbounded model is the linear model (Figure 3-1 page 23). Semi-variance increases with distance following the linear relationship:

$$\gamma(h) = C_0 + wh$$

Where h is the distance, C_0 the nugget variance and w the slope. A straight line is fitted to the observed values, the intercept being the nugget variance (C_0).

-Bounded models

The most common bounded model is the spherical model (Figure 3-1 page 23). The function is:

$$\gamma(h) = C_0 + C \left\{ \frac{3h}{2a} - \frac{1}{2} \left(\frac{h}{a} \right)^3 \right\} \quad \text{for } h < a$$

$$\gamma(h) = C_0 + C \quad \text{for } h \geq a$$

Where h is distance, C_0 the nugget variance, C the spatial variance (sill minus nugget variance) and a is the range. When distance equals the range, the semi-variance reaches the sill.

The exponential model accurately described physico-chemical data (e.g. Yost *et al.*, 1982a; Voltz, 1986; Oliver and Webster, 1987) and biological variables (nematode density, Rossi *et al.*, 1996). Formula is:

$$\gamma(h) = C_0 + C\{1 - \exp(-h/r)\}$$

r is a distance parameter that defines the spatial scale of the variation. The sill is approached asymptotically and there is no strict range. Nonetheless, a common rule of thumb is to take the effective range as $a=3r$ which is the inter-sample distance at which the semi-variance reaches approximately $C_0+0.95C$ (Webster, 1985) (Figure 3-1 page 23).

In some occasions, the linear model may be bounded. As distance between sample locations increases, the semi-variance remains constant and equal to the sum of nugget *plus* spatial variance. This model is an authorized function only in one dimension (Webster and Oliver, 1990).

3.2.2.2.3. Fitting procedure

Choosing and fitting a theoretical model to the sample variogram is an important step of geostatistical analysis (McBratney and Webster, 1986). Least squares methods are widely used as fitting procedures. The weight applied to each of the semi-variance estimates is proportional to the number of couples of data involved in that estimate (Cressie, 1985; McBratney and Webster, 1986). Cressie (1985) proposed a fitting procedure that takes into account the different numbers of data pairs involved in each semi-variance estimate and that gives more weight to estimates at smaller distances.

3.2.2.2.4. Cross-variogram

Two variables are defined as cross-correlated if the value of one at a given location depends (in a statistical sense) on the values of the other at nearby locations (Myers, 1982; McBratney and Webster, 1983; Warrick *et al.*, 1986). Such variables are also named co-regionalized with reference to the regionalized theory of Matheron. Cross-variogram analysis is a spatial analysis technique in which two variables are used with the aim to examine the spatial co-structure occurring between them.

Thus, co-regionalization and cross-variogram are adequate tools to study inter-relationships between physico-chemical variables, organisms and physico-chemical variables or indeed, different species density (Rossi R.E. *et al.*, 1992).

Let V and W be two spatially structured variables. Their spatial interdependence can be expressed in the cross semi-variance estimated as:

$$\hat{\gamma}_{vw}(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [V(x_i) - V(x_i + h)][W(x_i) - W(x_i + h)]$$

Where $N(h)$ is the number of all possible data pairs separated by a distance h .

The cross-variogram is the plot of cross semi-variance against the distance h . It shows the same features as those of auto-variogram except that cross semi-variance is susceptible of being negative if there is a negative correlation between variables (McBratney and Webster, 1983).

Fitting theoretical model to sample cross-variogram is done using the current procedure (Cressie, 1985) used with auto-variogram.

3.2.2.3. Example 1: Field distribution of an earthworm population.

To illustrate the use of the variogram we shall take a data set collected in an African grass savanna in July 1994 (Rossi J.P., unpublished). 100 sampling points were regularly distributed on a square grid with 5m side. At each sample location a 25x25x10 cm soil monolith was taken and earthworms were handsorted. In this example, we analyse the spatial pattern of the earthworm *Chuniodrilus zielae* (Eudrilidae) population. Count frequency was highly skewed to left (Figure 3-2 page 26) and data were Ln transformed before any computation. The transformation applied was $\text{Ln}(1+x)$ since the observed earthworm density was zero at some sampling points.

The variogram was computed with the programme VAR5 which is part of the geostatistical package developed by the University of Hawaii (Yost *et al.*, 1989). A spherical model was fitted to the estimated variogram. Model parameters are: nugget variance (C_0)= 0.7, structural variance (C)=1.53 and range a =23.9 m. The relative structural variance ($C/(C+C_0)$) is high (67.7%) and represents the part of the variance that can be attributed to spatial autocorrelation. The relative nugget variance ($C_0/(C+C_0)$) is the remaining variance (32.3%). This unexplained spatial variability is either random or expressed at scales below the minimum inter-sample distance (5 m in the example). The variogram reveals the presence of a spatial autocorrelation at a scale of 5m to *ca.* 24 m (the range).

3.2.2.4. Example 2: Absence of a spatial structure.

When no spatial pattern is perceived the variogram exhibits a 100% nugget effect. The variogram is "flat" as the semi-variance fluctuates around sample variance; there is no structural variance. Figure 3-3 page 26 represents the sample variogram for the density of the tropical earthworm *Millsonia anomala* (Megascolecidae) in a grass savanna of Côte d'Ivoire (the sampling site and scheme are the same as in example 1). At the scale of the investigation, the observation of a 100% nugget variance variogram means that the spatial distribution of *M. anomala* is homogeneous throughout the sampled domain. However, changing the scale of the sampling scheme may reveal unseen patterns *i.e.* short-scale patterns.

3.2.2.5. Example 3: Cross-correlation.

The use of the cross-variogram is illustrated with the *M. anomala* data set collected in a grass savanna (see example 2). In example 2 no consistent spatial pattern was observed for a population of *M. anomala*. However, both adult and juvenile stages produced a spherical variogram showing the presence of spatial patterns.

If both adults and juveniles are spatially dependent variables while the sum appears as spatially independent, the patterns displayed by adults and juveniles may be opposed leading in turn to a global "homogeneous" distribution of the species throughout the study field.

A cross-variogram was calculated between adult and juvenile density (Figure 3-4 page 27). The cross semi-variance values and the slope of the cross-variogram were negative, hence indicating a negative co-regionalization.

The cross-variogram constitutes an interesting alternative to conventional Bravais and Pearson correlation coefficient since the later is not applicable to spatially dependent variables (Legendre and Troussellier, 1988; Legendre, 1993). In soil ecology, this tool has

been used to investigate the relationships between different plant parasitic nematode species in a sugarcane by Rossi *et al.* (1996).

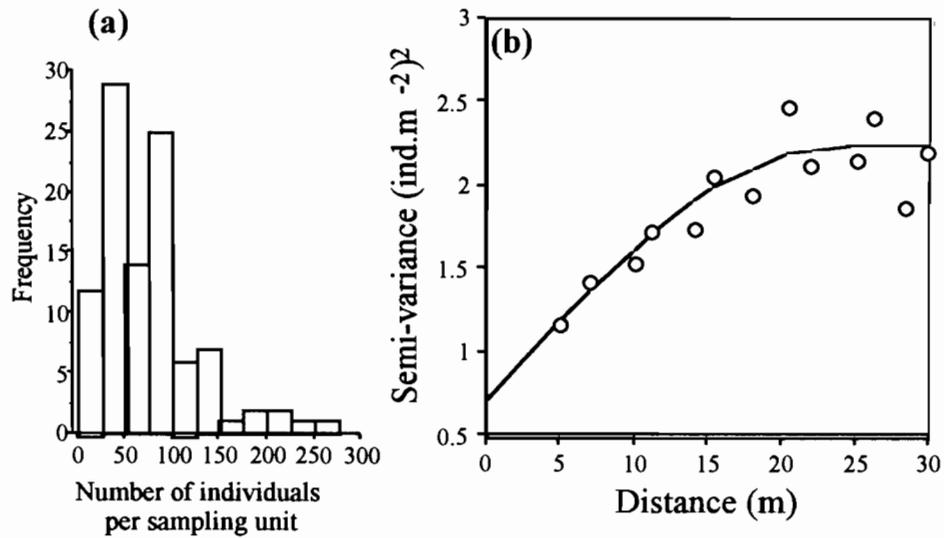


Figure 3-2 (a) Frequency distribution of the density of *Chuniodrillus zielae* (Eudrilidae); (b) Variogram of the density of *Chuniodrillus zielae* (Eudrilidae) after $LN(1+x)$ transformation.

(a) *Distribution de fréquence de la densité de Chuniodrillus zielae (Eudrilidae); (b) Variogramme de la densité de l'espèce Chuniodrillus zielae (Eudrilidae) après la transformation $LN(1+x)$.*

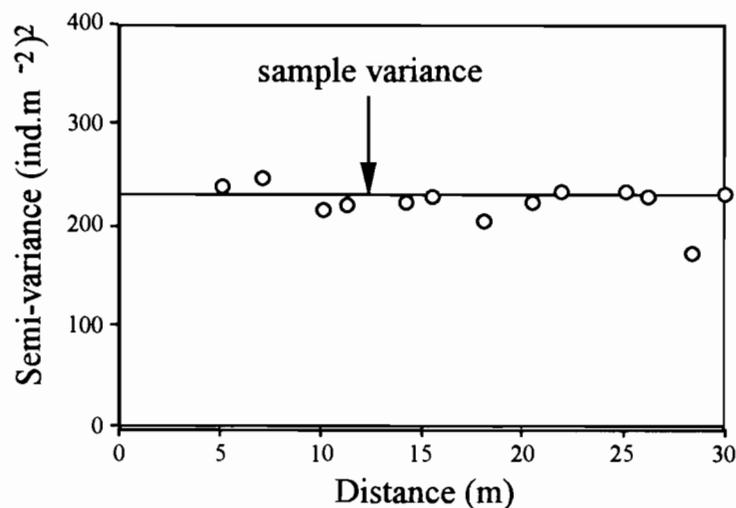


Figure 3-3 Variogram of the earthworm *Millsonia anomala* density showing the absence of structure (100% nugget variance).

Variogramme obtenu pour la densité de l'espèce de ver de terre Millsonia anomala montrant l'absence de structure spatiale (100% de variance pépite).

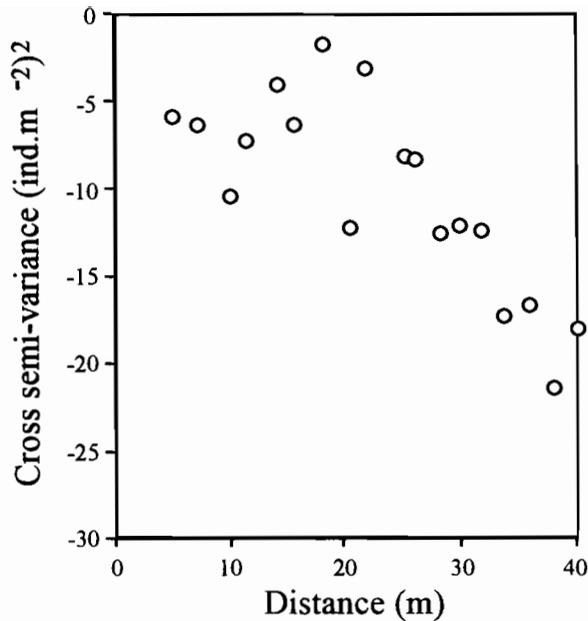


Figure 3-4 Cross-variogram for the adult versus the juvenile stage of the earthworm *Millsonia anomala*.

Variogramme croisé pour la densité des stades adulte et juvénile de l'espèce Millsonia anomala.

3.2.2.6. Interpolation and mapping

Mapping is the starting point of many studies of spatially structured phenomena. Maps generally derive from samples obtained from the investigated surface and intermediate values are estimated by interpolation. Contouring algorithms are used to draw maps from the fine grid of interpolated points.

3.2.2.6.1. Trend surface and Kriging

Trend surface analysis consists in fitting a polynomial equation to the x and y sample locations by regression. The larger the order of the polynomial the better the fit. However, these parameters become more and more difficult to interpret ecologically. The polynomial equation provides estimates of the variable at unsampled sites that are used to draw contour maps. Furthermore, residuals from measured and estimated values can be used to draw maps representing the variation not expressed by the interpolated map.

Kriging is a local interpolation method that produces more detailed map than ordinary interpolation. It uses data points located in the vicinity of the point where estimation is to be done and the autocorrelation structure of the variable as described by the variogram. Kriging provides an estimated value and the estimation standard deviation at non-sampled sites. Punctual kriging provides estimates for a volume exactly equalling the one of samples while block kriging gives estimates of the average value for a given volume, generally several times larger than the sampling units.

Let Z be a regionalized variable and $Z(x)$ its realization at point x . Consider n sampling points available in surrounding neighbourhood. It is possible to estimate the value of Z at site x_0 by the linear sum:

$$Z^*(x_0) = \sum_{i=1}^n \lambda_i Z(x_i)$$

With λ_i the weights applied to each of the i recorded values $Z(x_i)$ within the neighbourhood.

The first requirement of kriging is that estimates are unbiased.

This means that

$$Z^*(x_0) = E[Z(x_0)]$$

Consequently, weights must sum to 1:

$$\sum_{i=1}^n \lambda_i = 1$$

In addition, the variance of the estimation error (the kriging variance) is minimized with respect to λ_i that sum to 1. The weights λ_i are derived from a set of equations determined by variogram model parameters and the location of sampling points relative to the point where estimation is to be done (Webster and Burgess, 1980b; Yost *et al.*, 1982b).

3.2.2.7. Example 4: Mapping earthworm density by trend surface analysis and kriging

Trend surface analysis and block kriging were applied to the earthworm data of example 1. A 3^d order polynomial was fitted to the data ($r=0.68$; $p<0.01$). The resulting polynomial equation was used to estimate earthworm density at unsampled points located on a square grid (2 m side) superimposed on the sampling scheme. At the same location, density was estimated by block kriging with 2x2 m blocks.

Figure 3-5 a page 29 illustrates the contour map obtained with estimates by polynomial estimation. Figure 3-5 b page 29 is the map of the residuals of the regression showing the earthworm density that is not expressed by the trend surface map. Figure 3-6 a page 30 represents the contour map of the earthworm density estimated by block kriging and Figure 3-6 b page 30 the kriging error. As data set was Log-transformed prior to variogram computing and kriging estimation, the estimates were back-transformed before contour mapping. Kriging standard deviations were left expressed in the Log scale.

The contour map obtained with estimates by polynomial estimation (Figure 3-5 a page 29) is crude compared to map from kriging estimates (Figure 3-6 a page 30). Only large-scale patterns are represented with trend surface analysis as short-scale structures (arrows in Figure 3-6 a page 30 and Figure 3-5 b page 29) can only be described by a local estimation technique. Since the trend surface analysis is based on a single equation for the whole sampled surface, it cannot have the same precision that the kriging local estimation method may have.

Standard deviation of the estimation error (Figure 3-6 b page 30) is a function of spatial distribution of data values within the range of the variogram with respect to point where estimation is to be done. This error term is also dependent on the nugget variance and the number of points involved in the interpolation (neighbours) but independent on the observed values themselves. It usually increases at the edges of the kriged area (Figure 3-6 b page 30) because there are fewer data points involved in the estimation. If these values have to be as reliable as those of the centre of the kriged surface, sampling scheme should be extended beyond the boundaries of the area to be mapped.

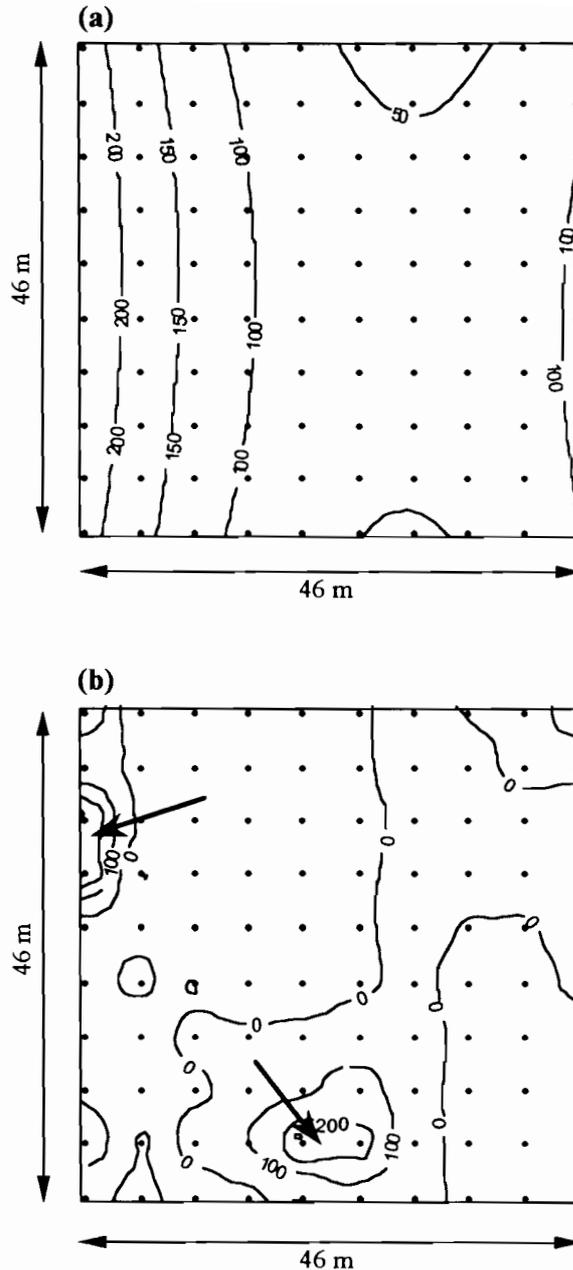


Figure 3-5 (a) Contour map of the density of *Chuniodrillus zielae* (Eudrilidae) obtained by trend surface analysis; units are individuals/m² (b) Contour map of the residuals; units are individuals/m². Arrows indicate local high values of the residuals that show the ineffectiveness of the polynomial equation to describe the earthworm population local structures. • : sampling points.

(a) Cartes d'isodensités pour l'espèce de ver de terre *Chuniodrillus zielae* (Eudrilidae) obtenue par analyse de tendance; unité exprimée en individus/m² (b) Cartes d'isodensités des résidus; unité exprimée en individus/m². Les flèches indiquent des valeurs locales des résidus très fortes indiquant l'inefficacité de l'équation polynomiale dans la description des structures spatiales locales des populations de vers de terre. • : points d'échantillonnage.

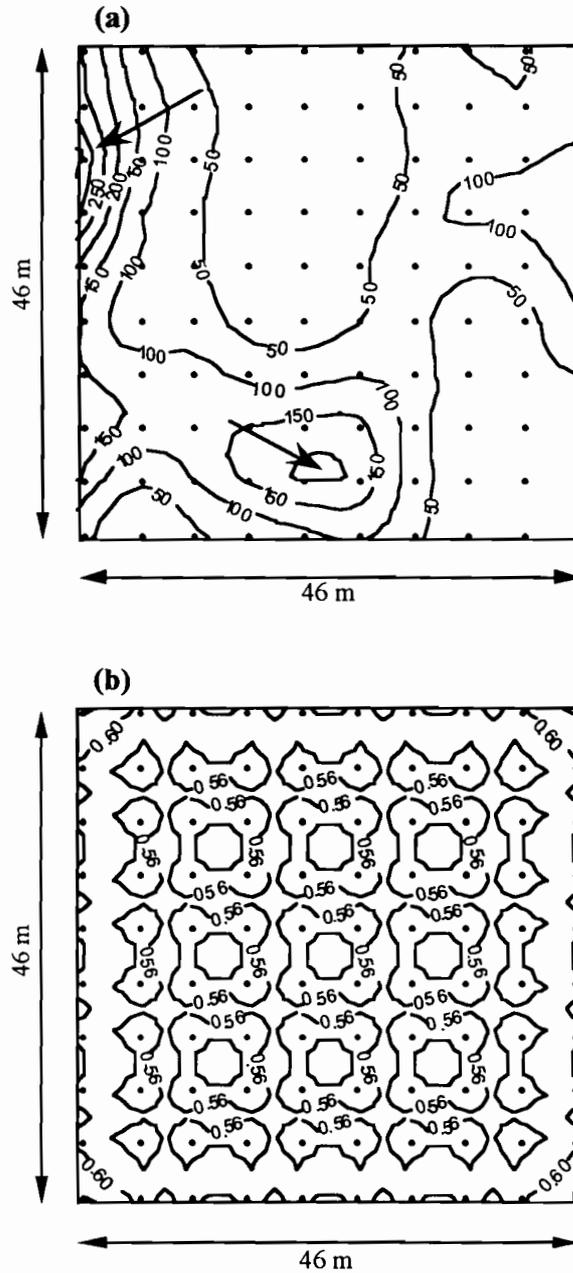


Figure 3-6 (a) Contour map of the density of *Chuniodrillus zielae* (Eudrilidae) obtained by kriging; units are individuals/m² (b) Contour map of the kriging standard deviations; units are individuals/m². Arrows indicate short-scale spatial structures that were not accounted for by the trend surface analysis. • : sampling points.

(a) Cartes d'isodensités pour l'espèce de ver de terre *Chuniodrillus zielae* (Eudrilidae) obtenue par krigeage; unité exprimée en individus/m² (b) Cartes d'isovaleurs des écarts-types d'estimation; unité exprimée en individus/m². Les flèches indiquent des structures spatiales locales qui ne sont pas décrites par l'analyse des tendances. • : points d'échantillonnage

3.2.2.8. Conclusion

Conventional methods of spatial structure analysis of soil organisms generally use diverse indices based on sample mean and variance. Even if some of them give a satisfactory quantitative measurement of the amount of aggregation, they do not allow to investigate the true pattern within the sampled area. This task is achieved by geostatistical analysis. The variogram analysis allows to determine whether the variable is autocorrelated or not. If a spatial structure is present, kriging procedure can be used to estimate values at unsampled points together with their associated estimation error. Estimates can be used to draw both contour maps of the variable and maps of the estimation error. In addition, the cross semi-variance analysis constitutes a way to investigate relationships between spatially structured variables.

3.2.2.9. Acknowledgements

We are greatly indebted to Dr J.P. Cancela Da Fonseca who initiated the "Statistical Tool for Soil biology" series and allowed us to publish under this heading. It is our pleasure to thank Dr S. Martin and 2 anonymous referees for their helpful comments on the manuscript. We also would like to thank the library staff of the ORSTOM research center at Bondy.

3.2.3. Résumé étendu

Les organismes vivant dans le sol présentent fréquemment des patrons d'organisation spatiale à diverses échelles. Pour les vers de terre la variabilité spatiale s'exprime suivant des échelles de distance allant de l'ordre du mètre (Chapitre 5) à environ 25-40 mètres (Chapitre 5; Poier & Richter, 1992; Rossi, Lavelle & Albrecht, 1997) et au-delà très certainement.

L'outil géostatistique permet une analyse complète de la distribution spatiale d'une variable ainsi que sa cartographie optimale. La méthode est basée sur l'analyse de la semi-variance et l'interpolation par krigeage.

La semi-variance (Equation 3-1 page 22) est une mesure de la variance entre couples de points séparés par une distance donnée. La représentation de la semi-variance en fonction de la distance constitue le semi-variogramme ou variogramme. Le variogramme représente donc l'évolution de la variance entre mesures réalisées en des points séparés par une distance croissante; en général on observe une augmentation de la semi-variance avec la distance jusqu'à une certaine distance appelée la portée du variogramme (*range*). Pour des distances supérieures ou égales à la portée, les couples de points sont constitués de valeurs indépendantes au sens statistique.

On ajuste un modèle théorique au variogramme estimé, ce modèle étant ensuite utilisé lors de l'interpolation par krigeage. On utilise comme modèle théorique l'un des modèles communs suivant: modèle sphérique (de loin le plus fréquent), gaussien, exponentiel et linéaire (Figure 3-1 page 23).

Le modèle théorique fournit 3 informations fondamentales quant à la structure spatiale sous-jacente: la portée, le plateau et l'ordonnée à l'origine du modèle du variogramme.

a) la portée du variogramme (notée a)

La portée du variogramme indique l'échelle spatiale à laquelle la structure prise en compte par le variogramme est exprimée.

b) Le plateau ou *sill*. (noté $C+C_0$)

Le plateau atteint par la semi-variance quand la distance égale la portée du variogramme correspond à la variabilité totale prise en compte dans l'analyse. On observe fréquemment des valeurs du plateau proche de la variance totale de l'échantillon. Pourtant ceci n'est pas nécessairement le cas. Barnes, (1991) souligne que cette égalité n'est vérifiée que si l'estimation du plateau est réalisée sur un variogramme calculé à partir d'un échantillon constitué de points distribués de façon homogène dans l'aire étudiée et à condition que la portée du variogramme soit petite comparée aux dimensions de cette aire. Robertson, Crum & Ellis (1993) constatent que la valeur estimée des plateaux des variogrammes calculés pour diverses variables chimiques des sols correspondent remarquablement bien aux variances des échantillons et en concluent que la distribution spatiale de ces variables ne présente qu'un seul niveau continu de variabilité; en d'autres termes, il n'y a pas de structure spatiales imbriquées (nested structures). Nous verrons dans la suite de ce mémoire que ce n'est pas toujours le cas pour la faune des sols (chapitre 5).

c) L'ordonnée à l'origine du modèle: la variance pépète (nugget variance, notée C_0).

La semi-variance théorique c'est à dire prévue par le modèle pour des points séparés par une distance nulle n'a pas de réalité pratique. Cependant, le modèle utilisé pour rendre compte du variogramme expérimental incorpore fréquemment un terme C_0 qui est l'ordonnée à l'origine du variogramme. On appelle cette valeur C_0 la variance pépète ou nugget variance. Ce terme prend en compte l'ensemble de la variabilité résiduelle c'est à dire non imputable à la structure spatiale modélisée. Ce terme regroupe des sources de variabilité de trois origines différentes:

- Toute structure spatiale s'exprimant à des échelles inférieures à la maille minimale d'échantillonnage adoptée pour la collecte des valeurs utilisées dans l'estimation du variogramme.
- Les erreurs de mesure, incertitudes analytiques et manipulations des échantillons. Dans le cas où l'on analyse des densités et/ou biomasses d'organismes endogés on pourra prendre un exemple: l'erreur commise en manquant de prélever un individu constitue une source de variance pépète.
- La variabilité dite "aléatoire" de la variable mesurée; c'est à dire sa variabilité non imputable aux sources précédemment citées.

A partir du modèle théorique ajusté au variogramme expérimental on dispose de paramètres synthétiques de la structure spatiale étudiée. L'écart entre le plateau et la variance pépète constitue la variance spatiale (notée C) qui représente la part de la variabilité prise en compte par le modèle expliquée par la structure spatiale mise en évidence. Ainsi on peut calculer simplement la part de la variabilité mesurée imputable à la structure spatiale; il s'agit du rapport $C/C+C_0$. Ce rapport indique le poids relatif de la structure mise en évidence par rapport aux sources de variabilité résiduelle responsables du terme C_0 .

Il est clair que ce rapport est hautement conditionné par la pertinence du plan d'échantillonnage c'est à dire à la fois le nombre et la disposition spatiale des points de mesure ainsi que la surface totale échantillonnée (notions discutées au § 3.6 page 58).

La portée du variogramme indique l'échelle spatiale à laquelle la structure s'exprime. Du point de vue pratique, elle indique également la distance à partir de laquelle deux points sont indépendants au sens statistique.

Le krigeage est une technique d'interpolation linéaire de plus en plus couramment utilisée en écologie (Robertson, 1987). La méthode du krigeage consiste à estimer la valeur d'une

variable aléatoire en un point donné à partir d'un certain nombre de points voisins (ce nombre peut être déterminé en fonction de la maille minimale d'échantillonnage et de la portée du variogramme: des points voisins séparés du point où l'estimation doit être faite par une distance supérieure à la portée du variogramme ont un poids nul dans l'interpolation).

Le krigeage permet une interpolation linéaire de deux types: a) le krigeage ponctuel autorise l'estimation de la valeur d'une variable pour un volume de sol exactement équivalent au volume de sol sur lequel les prélèvements initiaux sont réalisés; b) le krigeage par bloc est basé sur une estimation de la valeur moyenne de la variable étudiée pour un volume de sol donné. Dans la pratique la profondeur de prélèvement reste identique à celle des unités d'échantillonnage et l'estimation est réalisée pour des surfaces supérieures à la surface des échantillons élémentaires. Dans l'exemple abordé plus haut on dispose de prises élémentaires de 25x25 cm de surface par 10 cm de profondeur, on réalise les estimations par krigeage par blocs de surface 2x2m sur une profondeur de 10 cm. Cette modification de la taille du support d'estimation a des conséquences importantes sur les caractéristiques statistiques de la distribution des valeurs estimées (voir § 3.6.3 page 59 et § 4.4.3 page 79)

Le krigeage est une technique d'interpolation extrêmement intéressante car elle est fondée sur la notion de structure spatiale. Les algorithmes de calcul intègrent l'information portée par le semi-variogramme (en toute rigueur, ce sont les paramètres du modèle du variogramme qui sont utilisés). Contrairement aux méthodes classiques d'interpolation par moyennes pondérées ou par l'inverse des distances voire encore par l'analyse des tendances (Burrough, 1987; Keck, Quimby & Nielsen, 1993) qui ne tiennent pas compte de l'autocorrélation spatiale, le krigeage est une méthode optimale.

Un autre avantage de cette méthode est qu'elle fournit la variance d'estimation pour chaque valeur calculée. Cette faculté permet de juger de la fiabilité de l'estimation et par là autorise l'établissement de cartes de l'incertitude d'estimation (Figure 3-6 b page 30). L'interpolation linéaire avec intervalle de confiance connu est un pas en avant important dans le domaine de la cartographie (Robertson, 1987). L'écart-type d'estimation dépend de plusieurs facteurs: l'importance de la variance pépité (elle-même conditionnée par l'adéquation maille d'échantillonnage-surface totale échantillonnée-portée du variogramme de la variable à l'étude), la position dans l'espace des points de mesure par rapport au point où l'estimation est réalisée et leur distance à ce point. Pratiquement, un point de mesure séparé du point d'estimation par une distance supérieure à la portée du variogramme a un poids nul dans l'estimation (interpolation) par krigeage. On notera que dans la méthode des poids déterminés par l'inverse de la distance, le poids alloué à un point quelconque est une fonction inverse de la distance (ou bien suivant l'inverse d'une puissance d'ordre 2, 3... de la distance) (chapitre 4.4.2.2.3 page 75) qui ne tient donc pas compte de la structure spatiale sous-jacente. Enfin, il faut noter que la valeur minimale de la variance d'estimation par krigeage est la valeur de la variance pépité elle-même: ce terme somme les incertitudes et aucune estimation ne peut être plus précise que l'échantillon lui-même.

Le cross-variogramme est basé sur un principe similaire à celui du variogramme mais repose sur une formule d'estimation de la (cross) semi-variance différent (voir formule plus haut). La cross semi-variance quantifie et décrit l'évolution de la covariation dans l'espace de deux variables. Pourvu que le cross-variogramme montre une structure il devient envisageable d'utiliser cette co-structure pour estimer une variable X sous-échantillonnée à partir d'une seconde variable Y pour laquelle l'effort d'échantillonnage consenti est plus important (Myers, 1982; Aboufirassi & Marino, 1984; Rossi, 1994).

On peut également utiliser les caractéristiques du cross-variogramme pour obtenir des informations sur les relations entre deux variables autocorrélées (Delaville, Rossi & Quénéhervé, 1995, 1996; Rossi, Delaville & Quénéhervé, 1996).

3.3. Structures spatiales et analyse des corrélations entre variables autocorrélées

3.3.1. Introduction

L'analyse des relations entre variables présentant une structure spatiale est un problème fréquemment rencontré en écologie des sols car un grand nombre de variables sont structurées, à une ou plusieurs échelles distinctes (Burrough, 1983). Dans de telles conditions nous allons voir que la plupart des test statistiques courant ne sont plus valides et qu'il est nécessaire de rechercher des méthodes spécifiques telles que les test de Mantel simples et partiels.

Dans cette section nous présentons également des méthodes de recherche et de description des structures spatiales qui constituent un complément précieux aux techniques géostatistiques présentées plus haut.

3.3.2. Statistical tool for soil biology XI. Autocorrelogram and Mantel test

(Jean-Pierre Rossi)

European Journal of Soil Biology, 1996, Vol. 32 n°4 pp. 195-203.

3.3.2.1. Introduction

Spatial heterogeneity is an inherent feature of soil faunal communities with significant functional implications. In order to quantify that heterogeneity, many aggregation indices have been proposed and applied to various soil fauna taxa (Cancela Da Fonseca, 1966; Cancela Da Fonseca & Stamou, 1982; Campbell & Noe, 1985). Most of them are directly derived from the estimation of the population variance and mean from samples and are often sensitive to the average density of the population (Elliot, 1971). Thus, they may give varying index values for samples with different density while the true aggregation is the same. Among the available indices, the index of Taylor's Power Law (Taylor, 1961) is commonly used in soil biology (Boag & Topham, 1984; Ferris et al., 1990; Boag et al., 1994). The method is based on the empirical relationship between the mean and the variance that appear to be related by a simple power law. The obvious interest of that method is that samples from various sites can be included in the analysis. It leads to a general and representative index that is considered as species-specific by Taylor (Taylor et al., 1988).

Whatever the index used, it is obvious that one cannot restrict the study of the spatial distribution of a population to the computation of any of the available dispersion indices. Indeed, dispersion indices are limited to the description of the kind of distribution encountered and to a certain extent to the quantification of the degree of clustering (Nicot et al., 1984). They do not take into account the spatial position of the sampling points, neither do they furnish information on the true pattern of the variable (Liebhold et al., 1993; Rossi et al., 1996). In a previous paper of this series (Rossi et al., 1995) we introduced the use and interest of the geostatistical tool in soil Ecology. We showed how geostatistics made it possible to look for the presence of spatial autocorrelation in the data

and how variogram analysis (*viz.* structural analysis or variography) could quantify it. In addition, we introduced the kriging procedure, an optimal mapping method.

Ecologists often study complex ecological systems and thus face the problem of assessing species-environment relationships. Since most of the ecological variables are spatially structured at various scales, it is necessary to take into account the presence of spatial autocorrelation in the data sets. In that case, maps are particularly relevant to the problem. However, assessing relationships between spatially autocorrelated variables brings statistical problems as autocorrelation impairs the standard statistical tests *e.g.* correlation coefficient, ANOVA (Fortin & Gurevitch, 1993; Legendre, 1993; Legendre et al., 1990). Moreover, imagine a significant common pattern is found shall we consider the variables to be correlated? In the case of spatially structured variables if we find a correlation, does it mean there is a true correlation between them or are they simply following the same gradient (or any other kind of pattern) due to unknown common driving factor(s)?

The aims of this paper are twofold. First methods alternative to the semi-variogram analysis are presented. They allow overall statistical testing for the presence of spatial autocorrelation. Second, matrix methods for assessing and testing for the presence of a common spatial pattern between two autocorrelated variables are showed. The different methods introduced in this paper have been used in various fields of the life sciences but are still sparsely applied in soil biology and ecology. This paper aims to introduce these approaches and provide relevant literature while emphasizing the potential interest in soil ecology with examples taken from various unpublished studies.

3.3.2.2. Spatial structure and autocorrelation tests

In a previous paper (Rossi et al., 1995), we showed the use of the semi-variance and semi-variograms to identify spatial autocorrelation. In the variogram analysis however, semi-variance values and variograms are not tested for statistical significance. The presence of a consistent pattern is indicated by the shape of the variogram as well as the ratio of total heterogeneity that can be ascribed to the spatial structure. Correlogram analysis allows tests for the presence of autocorrelation in data.

The method is based on the use of spatial autocorrelation coefficients, Moran's I (Moran, 1950) or Geary's c (Geary, 1954) coefficients, that are used to analyse quantitative variables. Note that Sokal & Oden (1978) proposed a special form of spatial autocorrelation coefficient for qualitative data. A variable is said to be autocorrelated - or regionalized - when the measure made at one sampling site brings information on the values recorded at a point located a given distance apart. The autocorrelation coefficient measures the degree of autocorrelation *i.e.* likeness between couples of values recorded at sampling points separated by a given distance. The principle is the same as for the semi-variance analysis (Rossi et al., 1995). Moran's I and Geary's c are respectively:

$$I(d) = \frac{[n \sum \sum w_{ij} (y_i - \bar{y})(y_j - \bar{y})]}{[W \sum (y_i - \bar{y})^2]} \quad \text{for } i \neq j$$

$$c(d) = \frac{[(n-1) \sum \sum w_{ij} (y_i - y_j)^2]}{[2W \sum (y_i - \bar{y})^2]} \quad \text{for } i \neq j$$

Data are grouped by distance classes (d) which are a function of the separating distance between sampling points, y_i and y_j are the values of the variables with i and j varying

from 1 to n the number of data points. \bar{y} the mean of the y 's, w_{ij} is a weighting factor taking the value of 1 if the points belong to the same distance class and zero otherwise. W is the sum of the w 's *i.e.* the number of data pairs involved in the estimation of the coefficient for the distance class d . Positive values of Moran's I and value smaller than 1 for Geary's c coefficients correspond to positive autocorrelation. Notice that autocorrelation analysis requires at least 30 sampling localities to produce significant results (Legendre & Fortin, 1989).

The plot of the autocorrelation coefficient against the distance classes is called the correlogram. Each of the coefficient values can be tested for statistical significance. Formulas can be found in Sokal & Oden (1978), Cliff & Ord (1981) and Legendre & Legendre (1984). The test is based on the null hypothesis H_0 "There is no spatial autocorrelation" tested against the alternative hypothesis H_1 "There is a spatial autocorrelation". Under H_0 , the value of Moran's I coefficient is $E(I) = -\frac{1}{(n-1)} \approx 0$ with $E(I)$ the expectation of I and n the number of data points. Geary's c coefficient equals $E(c) = 1$. Under H_1 , the value of Moran's I coefficient is significantly different from 0 and Geary's c coefficient is significantly different from 1.

However, the correlogram must be checked for global significance. A correction is thus to be used as we perform simultaneously k statistical tests (one for each coefficient). The test is made according to the Bonferroni method of correction. It consists in checking if at least one of the coefficients is significant at the statistical level $\alpha' = \alpha / k$ with $\alpha = 5\%$ and k the number of distance classes (Oden, 1984).

The shape of the correlograms gives information on the type of spatial structure encountered. Some characteristic shapes are associated with specific patterns, for instance the alternation of significant positive and negative autocorrelation is typical of a patchy distribution. Sokal & Oden (1978) and Legendre & Fortin (1989) gave a series of typical correlograms and the corresponding patterns. However, the shape of the correlogram is not always specific of a given distribution type, *e.g.* data presenting a sharp step and a gradient, lead to quite the same correlogram shape. Therefore maps are necessary to fully describe the spatial patterns. Among the various mapping methods, the kriging procedure is particularly useful since it is optimal and unbiased (Burgess & Webster, 1980a, b; Isaaks & Srivastava, 1989; Webster & Oliver, 1990).

3.3.2.3. Example 1: Spatial autocorrelation of the earthworm *Chuniodrilus zielae* (Eudrilidae)

In order to illustrate the use of correlograms we shall apply the method to the earthworm *Chuniodrilus zielae* (Eudrilidae) data we presented in Rossi et al. (1995). The data set was collected in an African grass savanna in July 1994. 100 sampling points were located at regular intervals of 5 m on a 10x10 points grid. At each sample location a 25x25x10 cm soil monolith was taken and earthworms were handsorted. Data were \log_e transformed before analysis to reduce the asymmetry of the frequency distribution. Here the normalisation of data is obtained through the Box-Cox transformation (Sokal & Rohlf, 1995) which is: $y = (x^\delta - 1) / \delta$. The δ parameter was estimated as $\delta = 0.32606$ using the program VerNorm 3.0 from the "R package" developed by Legendre & Vaudor (1991). After transformation, the frequency distribution met normality as confirmed by a Kolmogorov-Smirnov test of normality (done, again, using the program VerNorm 3.0 from the "R package"). Figure 3-7 page 37 shows the frequency distribution of the raw and transformed data.

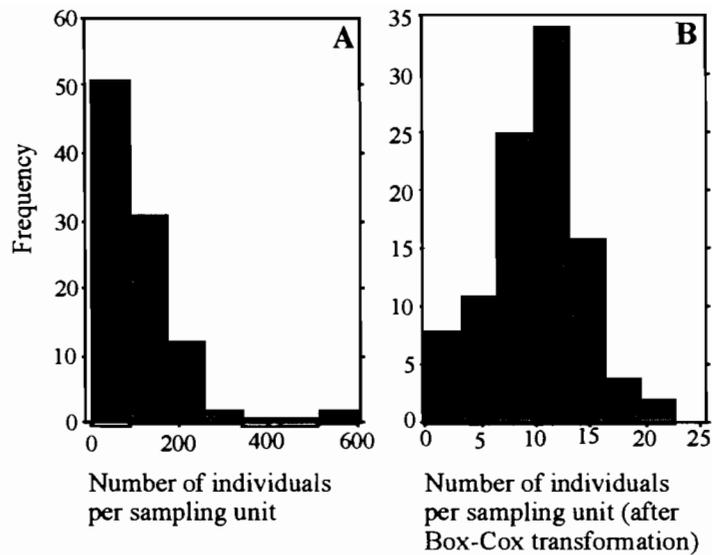


Figure 3-7 Frequency distribution of the earthworm *Chuniodrillus zielae*: (A) Raw data and (B) Data transformed according to the Box-Cox transformation.

Distribution de fréquence de la densité du ver de terre Chuniodrillus zielae: (A) Données brutes (B) Données transformées suivant la méthode de Box-Cox.

Data were allocated to 12 distance classes with 5.30 m width. Figure 3-8 page 37 shows the distribution of the point pairs among the distance classes. The number of data couples involved in the computation is small for the last 3 distance classes (Tableau 3-1 page 38), and autocorrelation coefficients cannot be interpreted because they are computed upon too few pairs of point. That is why dividing distances into classes with equal frequencies is sometimes preferred upon forming equal distance classes.

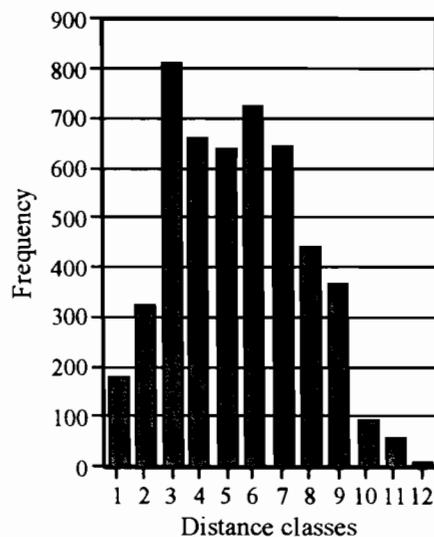


Figure 3-8 Number of pairs of points in each distance class.

Nombre de paires de points pour chaque classe de distance.

Autocorrelation coefficients of Moran and Geary were estimated for each distance class and the probability for obtaining such values under the null hypothesis were computed using the program Autocorrelation from the "R package" written by Legendre & Vaudor (1991).

Tableau 3-1 Moran and Geary autocorrelation coefficient values for the earthworm *Chuniodrilus zietae* density. The width of the distance classes is 5.3 m, p(H0) indicates the probability to obtain the coefficient value under the null hypothesis.

Coefficients d'autocorrélation de Moran et de Geary pour la densité de l'espèce de ver de terre Chuniodrilus zietae. L'amplitude des classes de distance est 5.3 m, p(H0) indique la probabilité d'obtenir une valeur du coefficient au moins aussi élevée sous l'hypothèse nulle.

distance classes	lower limit(m)	upper limit(m)	I(Moran)	p(H0)	c(Geary)	p(H0)
1	0	5.3	0.4870	0†	0.4665	0†
2	5.3	10.6	0.2579	0†	0.6493	0†
3	10.6	15.9	-0.0010	0.613	0.8790	0.016
4	15.9	21.2	-0.1412	0†	1.0499	0.161
5	21.2	26.5	-0.1352	0†	1.0665	0.069
6	26.5	31.8	-0.0397	0.193	0.9749	0.263
7	31.8	37.1	0.0898	0.003†	0.9330	0.079
8	37.1	42.4	-0.0316	0.313	1.1727	0.014
9	42.4	47.7	0.0253	0.229	1.2257	0.028
10	47.7	53	-0.1910	0.035	1.5046	0.003†
11	53	58.3	-0.5917	0†	2.1275	0†
12	58.3	63.6	-1.1141	0†	2.7608	0.001†

† significant probabilities at the Bonferroni-corrected probability level of $0.005/12=0.00416$.

Tableau 3-1 page 38 gives the coefficient values and associated probability. The resulting correlograms are showed in Figure 3-9 page 39 where open circles represent non-significant individual values of the coefficients at the statistical level $\alpha = 0.05$. Before examining the correlogram it is necessary to ensure that it is globally significant at the corrected probability level $\alpha' = 0.05/12 = 0.00416$. This condition is actually verified for several autocorrelation values in our example (Tableau 3-1 page 38). Correlograms indicate the presence of a positive autocorrelation at short distance classes, which reveals the presence of a contagious distribution. In the Moran correlogram, the autocorrelation coefficient is positive at distance class 1 and decreases up to distance class 4. From distance class 5 to 7 it increases again. Significant positive autocorrelation values for short distance classes indicates a contagious distribution. The similarity between samples decreases up to distance class 4 and then increases up to distance class 7. The distance class 7 ranges between 37.1 and 42.4 m which corresponds approximately to the interpatch distance in the map of the variable (Figure 3-6 a page 30). Points separated by a distance falling within the bounds of distance class 7 are similar because the corresponding samples are taken in the patches.

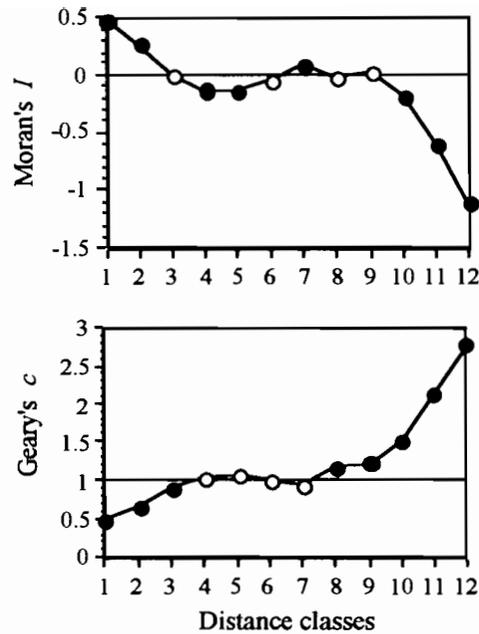


Figure 3-9 Moran's I and Geary's c spatial correlograms for the earthworm *Chuniodrillus zielae* density. White dots are non-significant values.

Corrélogrammes de Moran et de Geary pour la densité du ver de terre Chuniodrillus zielae. Les points noirs représentent des valeurs de l'indice significatives au seuil 5% ; les points blancs correspondent à des valeurs non significatives.

The analysis of Geary's c correlogram leads to the same conclusions. For small distance classes the coefficient is lower than 1 indicating a positive autocorrelation. From distance class 7 it becomes significantly greater than 1 which corresponds to a negative autocorrelation.

3.3.2.4. Relationships between autocorrelated data

The assessment of the relationship between variables is generally made by computing their correlation coefficient. This approach may be impaired if the variables are non-linearly related, and variables must be transformed or non-linear regression used. However, these approaches are based on the assumption that observations are independent. In that case, each of the observations brings one degree of freedom. In turn, the sum of the degrees of freedom is used to compute the statistic of the correlation coefficient and thus check for its significance.

If the variables under study are positively spatially autocorrelated and if the sampling scale matches with the scale at which the spatial structure is expressed, the assumption of independence of observations is clearly violated. Since the information brought by a value is partly brought by another value as a sequel of autocorrelation, the degrees of freedom are overestimated and testing correlation coefficient becomes impossible. The overestimation of degrees of freedom leads to conclude that a correlation is significant when it is not, but conversely, if a correlation coefficient is declared non-significant the result is valid. This problem has been solved by Clifford et al. (1989) who proposed to estimate the autocorrelation of the variables and using these estimates obtain a reduced number of degrees of freedom which can then be used to test the significance of the correlation coefficient.

In geostatistics, the relationship between two autocorrelated variables is assessed by the cross-variogram (Isaaks & Srivastava, 1989; Rossi et al., 1995). A structure function (the cross-variogram) describes the variation of the cross semi-variance in function of the sample spacing. In soil biology, this method has been applied for example to study the relationships between the density of various plant-parasitic nematode species (Delaville et al., 1996; Rossi et al., 1996). We will now examine another method for assessing the relationship between two variables and checking its significance: the Mantel statistic (Mantel, 1967).

The Mantel test allows to look for correlation between two proximity or distance matrices (say, **A** and **B**) by computing the cross-product of the corresponding values in **A** and **B**. The matrices describe the relationships among the n sampling sites. **A** and **B** can be formed by using one of the many distance or dissimilarity indices available in the literature (Legendre & Legendre, 1984; Gower & Legendre, 1986). The method can be applied to different cases, the multivariate and the univariate approaches. In the multivariate case matrices are formed using many variables describing the sampling stations. One can then look for relationships between a distance matrix representing the environmental variables and a second matrix describing the community composition either in terms of density, biomass or presence/absence. In the univariate case, each matrix is formed from one variable with the Euclidean distance coefficient: the distance between two sampling stations is computed as the unsigned difference among values of the variable. One of the two matrices can be directly built from the geographic distances among sampling stations. In that case, comparing this matrix and another one derived from a given variable constitutes a way to look for a spatial trend in the data.

The Mantel statistic tests the null hypothesis H_0 "Distances among points in the matrix **A** are not linearly related to the corresponding distances in the matrix **B**" against the alternative hypothesis H_1 "Distances among points in matrix **B** are linearly correlated to the corresponding distances in the matrix **B**"

The Mantel statistic is:

$$Z = \sum_i \sum_j x_{ij} y_{ij}$$

with $i \neq j$ and i and j the row and column indices.

The Mantel statistic can be normalised to range between -1 and +1.

$$r = [1/(n-1)] \left[\sum_i \sum_j (x_{ij} - \bar{x}) (y_{ij} - \bar{y}) \right] / s_x s_y$$

with $i \neq j$ and i and j the row and column indices and n the number of distances in one of the matrix without accounting for the diagonal.

The statistical significance of the Mantel coefficient can be tested in two ways i) by computing the expected value and variance under the null hypothesis and performing a z-test (Legendre & Fortin, 1989) provided the size of the matrix tested is large *i.e.* $n > 40$, and ii) application of a permutation test. The latter consists in simulating the realisations of the null hypothesis by repeated permutations of the lines and columns in one of the matrix **A** and **B** and recomputing the Mantel statistic. The result is a sampling distribution of the Mantel statistic under the null hypothesis. If there is no relationship between the matrices, the observed r value is near the centre the sampling distribution, while if a

relationship is present, one would expect the observed value to be more extreme than most of the values obtained by permutation (Legendre & Fortin, 1989).

The Mantel test is primarily used to search for linear trend in the data e.g. linear gradient corresponding to some kind of underlying diffusive processes. However, linear trends are not the most frequent spatial pattern encountered in soil ecology. Organisms frequently display complex spatial distributions in patches of different sizes (Wallace & Hawkins, 1994; Robertson & Freckman, 1995; Rossi et al., 1996, 1997). Thus if the trend in the data is linear, the geographic distance is to be used. If some other relationship prevails, one may use some other function of the geographic distance D such as $1/D$ or $1/D^2$. It is recommended to use large sample size ($n > 20$) to detect significant spatial pattern (Fortin & Gurevitch, 1993).

3.3.2.5. Example 2: Application of the Mantel test to the *Chuniodrilus zielae* data

The Mantel test was applied to look for the relationship between two dissimilarity matrices corresponding to the variables *Chuniodrilus zielae* density and the geographic distance between the sampling points. The data set is the same as in example 1. The matrix **A** was formed by taking the unsigned difference among values of *C. zielae* density for all possible pairs of station while the matrix **B** was formed by taking the geographic distances among the sampling localities. The distance matrix computations were carried out using the program Simil 3.01 from the "R package" (Legendre & Vaudor, 1991).

The Mantel statistic and permutation test were carried out with the program Mantel 3.0 from the "R package" (Legendre & Vaudor, 1991). The standardised Mantel r was $r = 0.12230$ with a probability to reach such a value under the null hypothesis of $p = 0.001$ (obtained with 1000 permutations). Since the Mantel statistic is significant we reject the null hypothesis that there is no relationships between the matrices **A** and **B**, in other words, the earthworm density displays a spatial pattern. It is important to notice that the Mantel statistic r is a correlation between two distance matrices and is not equivalent to the correlation between the variables used to form these matrices.

The example above shows that the Mantel test is able to detect the spatial pattern of *C. zielae* although it is not a simple gradient as there are two patches (Figure 3-6 a page 30).

3.3.2.6. Example 3: Assessing the relationships between a plant-parasitic nematode and soil clay content

The following example is taken from a study carried out in the south-east of Martinique (Lesser Antilles: 14° 3' N and 62° 34' W) on a vertisol developed on volcanic ashes (Rossi and Quénéhervé, unpublished). In a 10-yr. old pasture regularly planted with the tropical grass *Digitaria decumbens* both plant-parasitic nematodes and some soil physico-chemical parameters were investigated by means of 60 sampling points randomly distributed within a 60x25 m plot. Soil samples with adhering roots for nematode analysis were removed from the 0-10 cm soil layer. The nematodes were extracted from the soil by the elutriation-sieving technique (Seinhorst, 1962) and from the shredded roots in a mist chamber (Seinhorst, 1950). Soil samples were removed from 0-10 cm soil layer and soil texture (clay, silt and sand contents) were determined by laser granulometry (Mastersizer E, Malvern).

The Mantel test was used to assess the relationships between density of the plant-parasitic nematode *Helicotylenchus retusus* (Siddiqui & Brown, 1964) and soil clay content (%). The clay content data met normality whereas the Box-Cox procedure was used to normalise the nematode data. Both nematode density and clay content displayed

significant spatial pattern as shown by Moran's *I* correlogram (significant at the Bonferroni corrected statistical level). A distance matrix was formed for each variable (matrix CLAY for clay content and matrix NEM for *H. retusus* density) as explained above. A third matrix was formed by taking the geographic distance among sampling points (matrix SPACE). The Mantel test was used to test for the correlation between the three possible pairs of matrices (Table II). Since three tests are done simultaneously, it is necessary to use the Bonferroni-corrected probability level of $0.05/3=0.01667$ for an overall significance level of 0.05 (Table II). Table II shows that all the simple standardised Mantel tests are significant. Thus, the spatial patterns revealed by the correlograms analysis are confirmed by the Mantel tests. The Mantel test between CLAY and NEM indicates a significant correlation between the matrices. From this result, shall we conclude that this common pattern is due to a relationship between the variables or is it just a spurious correlation due to the fact that both variables are independently driven by a common cause? This topic is addressed in the next section.

3.3.2.7. Partialling out spatial effect

Once the existence of a relationship between two variables has been demonstrated, one can wonder if it is a true correlation or if it is only a spurious correlation due to common spatial (or

Tableau 3-2 Simple standardised Mantel statistics and associated probabilities. Tests of significance are one-tailed (data from Rossi & Quénéhervé, 1998).

Statistique simple standardisée de Mantel et probabilités associées. Les tests statistiques sont asymétriques (Rossi & Quénéhervé, 1998).

	Mantel's r	Probability
HRET.CLAY	0.13078	0.00599†
HRET.SPACE	0.16720	0.00200†
CLAY.SPACE	0.67063	0.00100†

†Simple Mantel test significant at the Bonferroni-corrected probability level of $(0.05/3=0.01667)$ for an overall significance level of 0.05 over three simultaneous tests.

temporal) pattern. In other words, two variables may appear to be related while they are only independently driven by a third common cause. In ecological studies, space (sampling position) is likely to cause such spurious correlation and in that case determining whether the correlation is true or spurious requires partialling out the spatial component of ecological variation.

The partial Mantel test constitutes a way to assess the relationship between two dissimilarity matrices while controlling for the effect of a third one (Smouse et al., 1986). The third matrix is formed with the geographic distances between sampling points if the "space" effect is to be partialled out. A computation method has been developed by Smouse et al. (1986) to test the partial Mantel statistic between two matrices A and B while controlling for the matrix C. The Mantel test is applied to the matrices A' and B' that respectively contain the residuals of the linear regression of the values of A and B on the values of C. The statistical test of significance is the same as explained above: either Mantel's normal approximation or the permutational test by permuting either A' or B'. The Mantel test between A' and B' is the partial Mantel test between A and B whilst controlling for the effect of C.

If a correlation is spurious because of the effect of unknown factors causing a common spatial pattern, the partial Mantel test is expected not to be significant while controlling for the effect of space. Conversely, in the presence of a true correlation, partialling out the effect of space still leads to a significant test (Legendre & Troussellier, 1988).

3.3.2.8. Example 4: Common pattern among a plant-parasitic nematodes and soil clay content

The data are those presented in example 3. The partial Mantel test was used to assess correlation between the matrices NEM and CLAY while controlling for the effect of the matrix SPACE. Computations were done with the software Mantel 3.0 from the "R package" (Legendre & Vaudor, 1991). The statistical significance of the Mantel statistic was checked using the permutation test with 1000 permutations. The test is denoted (CLAY.NEM).SPACE. The r value was $r=0.02550$ with an associated probability $p=0.19780$. If the correlation were true, we would expect the test to be significant, a condition that is not met. So we can conclude that *H. retusus* and clay content display similar spatial pattern without being truly correlated. Another factor, not explicitly mentioned, independently drives the variables.

This example shows that caution is needed when analysing autocorrelated data, first because specific tools are required and second because a common spatial pattern may lead to the observation of spurious correlation (Legendre & Troussellier, 1988).

The simple Mantel and partial Mantel tests permit segregation of different causal models (Legendre & Troussellier, 1988; Legendre & Fortin, 1989). In a causal model, the ecologist includes some hypotheses about the factors determining the process at hand. The second step consist in checking whether the field or laboratory data actually support predictions of the model. The investigations must not be restricted to the initial model but have to be extended to all the alternative possible models. Each model leads to a group of causal predictions that must be checked. Finally, a model is accepted if and only if all the predictions are supported by the data. In some cases, the ecologist can exclude some causal models that do not make sense, for instance those where space would be a dependent variable. A detailed study of the use of Mantel and partial Mantel tests in causal modelling can be found in Legendre & Troussellier (1988).

3.3.2.9. Example 5: Modelling the relationship between a plant-parasitic nematode and soil clay content.

If we come back to the nematode data (examples 3 and 4) and exclude all the models where space is a dependent variable as well as those where clay is dependent on *H. retusus*, only four possible models remain.

The first model states that the spatial structure in the nematode population is partly caused by the clay content gradient and partly by other factors not explicitly mentioned in the model and summarised under the term "space": $CLAY \rightarrow NEM \leftarrow SPACE$. If this model were supported by the data we would expect the simple Mantel test SPACE.CLAY not to be significantly different from 0 which condition is not met in Tableau 3-1 page 38.

The second model states that the spatial structure of the nematode population is caused by the clay pattern and also by the unknown factors (Space) whilst Space also causes the clay structure (Figure 3-10 page 44). According to that model we would expect the partial Mantel statistic (CLAY.NEM).SPACE to be significantly different from 0 which condition is not met (see example 4).

The third model claims that the nematode structure is caused by clay spatial pattern which is in turn caused by unidentified factors (Space): $SPACE \rightarrow CLAY \rightarrow NEM$. If that model

were true, we would expect the partial Mantel statistic (SPACE.NEM).CLAY not to be significantly different from 0, a condition that is not met as $r=0.1081$ with associated probability $p=0.005$.

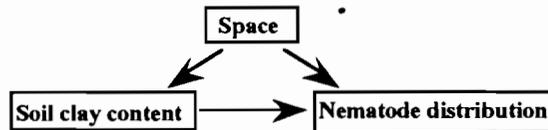


Figure 3-10 Diagram of the interrelationships between soil clay content, *Helicotylenchus retusus* density and space.

Diagramme des relations entre la teneur du sol en argile, la densité du nématode phytoparasite Helicotylenchus retusus et l'espace.

Finally the fourth model states that both clay and nematode spatial pattern are independently caused by unknown factors (Space): $CLAY \leftarrow SPACE \rightarrow NEM$. If the model were supported by the data we would expect the partial Mantel test (CLAY.NEM).SPACE not to be significantly different from 0 which condition was verified above (example 4). Before accepting the model, we must verify all the predictions that can be derived from it:

$$\begin{array}{l}
 \text{SPACE.CLAY} \neq 0 \\
 \text{SPACE.NEM} \neq 0 \\
 (\text{SPACE.CLAY}).\text{NEM} \neq 0 \\
 (\text{SPACE.NEM}).\text{CLAY} \neq 0
 \end{array}
 \left|
 \begin{array}{l}
 (\text{CLAY.NEM}).\text{SPACE} = 0 \\
 (\text{SPACE.NEM}).\text{CLAY} \leq \text{SPACE.NEM} \\
 (\text{SPACE.CLAY}).\text{NEM} \leq \text{SPACE.CLAY} \\
 (\text{SPACE.CLAY}) \times (\text{SPACE.NEM}) \approx \text{CLAY.NEM}
 \end{array}
 \right.$$

Since the partial Mantel test (SPACE.CLAY).NEM gives $r=0.66373$ with the significant value $p=0.001$ all the conditions required by the model 4 are verified and it is not rejected. Notice that when using the partial Mantel statistics, the statistical significance level to be used is $0.005/3=0.01667$ as three partial Mantel tests are done simultaneously (Bonferroni correction).

3.3.2.10. Concluding remarks

In soil ecology, most data from field work likely display spatial structure. It is increasingly recognised that soil living organisms and environmental variables exhibit various spatial patterns at different scales (Jackson & Caldwell, 1993; Robertson & Gross, 1994). Assessing the relationships between species distribution and environmental parameters is thus a ticklish problem. Correlogram analysis is a way to test for the presence of spatial autocorrelation (Cliff & Ord, 1981; Sokal & Oden, 1978). Testing for spatial autocorrelation may have two objectives. One may wish to ensure that there is no spatial dependence before applying standard statistics or, if autocorrelation is present, remove it before performing further data treatment. The other chief goal is to study the spatial structure in which case no removal is performed and specific statistical tools are used.

The simple and partial Mantel tests constitute very interesting alternative methods to classical correlation analysis. They allow to test for the presence of a spatial trend in the data or to compare two distance matrices formed by variables possibly related. The partial Mantel test is particularly useful in the framework of causal modelling as partialling out the spatial component of ecological variation allows to segregate between true and false correlation.

In this paper only the univariate approach was addressed but as distance matrices can be formed from an array of variables it is possible to use the Mantel test to assess the

correlation between matrices corresponding to a complete set of environmental variables and a second formed with the abundance of the species making a community. In the data arrays, different kind of variables (quantitative, semi-qualitative, qualitative) can be mixed up and an adapted coefficient of association be used (see Gower & Legendre (1986) and Legendre & Legendre, (1984) for a review of the coefficients of association and Legendre & Fortin (1989) for an example).

Although the Mantel test is devoted to the study of linear gradients, the examples presented in this paper show that the test is efficient in assessing patchy distribution at least if the patches are smooth and relatively large compared to the overall studied surface. The Mantel test may also be used to check for the goodness-of-fit of data to a model. In this case, the object is to compare a matrix formed by data to that formed from predictions of a given model.

3.3.2.11. Acknowledgements

I wish to thank Dr J.P. Cancela Da Fonseca who initiated the "Statistical Tool for Soil Biology" series and allowed me to publish under this heading. I am greatly indebted to Prof. P. Legendre for providing me with his computer program the "R package" and giving me statistical guidance. I also wish to thank J.E. Tondoh and R. Zouzou Bi Danko for field assistance (it's been no bed of roses!). Special thanks to Prof. P. Lavelle, L. Rousseaux and P. Quénéhervé for stimulating discussions and two anonymous referees for perceptive and detailed comments on an earlier draft.

3.3.3. Résumé étendu

L'analyse des variations de la semi-variance avec l'évolution de la distance moyenne inter-échantillon constitue l'analyse du variogramme. Cette approche peut être complétée par une technique permettant de tester la significativité statistique de l'ensemble des valeurs estimées c'est à dire la structure globale décrite à travers le variogramme. Ceci peut être réalisé par l'estimation puis par le test des autocorrélogrammes ou corrélogrammes. Un corrélogramme est le graphe constitué par la représentation des classes de distances (en abscisse) en fonction des valeurs correspondantes de divers indices d'autocorrélation spatiale: l'indices de Moran (I) ou l'indice de Geary (c). Le corrélogramme décrit la structure spatiale globale à l'aide d'une succession de valeur de l'indice considéré par classe de distance inter-échantillon. Chacune de ces valeurs peut être testée indiquant ainsi pour quelle gamme de distance l'autocorrélation est significative. Le corrélogramme dans sa totalité peut être également testé en utilisant la méthode proposée par Oden, (1984).

Les caractéristiques des corrélogrammes fournissent des informations comparables à celles que donne l'analyse des variogrammes, en particulier l'échelle de variation spatiale ou zone d'influence de la variable.

Le corrélogramme de Geary se comporte comme un variogramme c'est à dire qu'en général, les valeurs de l'indice croissent avec la distance inter-échantillon et ce jusqu'à une distance correspondant à la zone d'influence. Cette valeur n'est autre que la portée du variogramme correspondant à la distance à partir de laquelle les points sont théoriquement indépendants du point de vue statistique.

Traditionnellement le variogramme n'est pris en considération que pour les distances inter-échantillon correspondant à la moitié inférieure de la distance inter-échantillon maximale, soit la moitié de la distance entre les deux échantillons les plus éloignés. Ce n'est pas le cas des corrélogrammes qui sont interprétés sur la totalité de leur étendue. La raison de cette pratique tient au fait qu'au variogramme n'est associé aucun test statistique: ni sur l'ensemble de ses valeurs ni sur les différentes valeurs de la semi-variance elle-même. De

ce fait il est très délicat de déterminer quelles sont celles qui doivent entrer dans l'interprétation de la structure à l'étude. De plus, l'estimateur de la semi-variance est sensible au nombre de couples de points utilisés (cf. section 3-1) et plus les distances sont grandes et plus le nombre de couple diminue (si le plan d'échantillonnage est régulier) entraînant par là une plus grande incertitude sur la représentativité des valeurs de l'indice. Dans le cas du corrélogramme l'utilisateur a la possibilité de tester la significativité de chaque valeur de l'indice ainsi que la significativité générale de la structure mise en évidence par le corrélogramme. Les valeurs erratiques parce qu'estimées par un trop faible nombre de couple de mesures ne sont pas déclarées significatives et par conséquent n'entrent pas en considération dans l'interprétation des résultats. Dans cette optique le corrélogramme présente un avantage clair sur le variogramme.

Il serait très hasardeux de prêter aux fonctions de structure telles que corrélogrammes et variogrammes des propriétés qu'elles n'ont pas. En particulier on serait tenté de chercher dans la forme de ces fonctions un résumé complet de la structure spatiale de la variable échantillonnée. Ceci est impossible comme le souligne Legendre & Fortin, (1989) qui montrent à l'aide de simulations qu'à un même corrélogramme peuvent correspondre des patrons d'organisation aussi variés qu'un gradient simple ou une structure en deux zones alternées de valeur moyenne très différentes. Il apparaît donc que les fonctions de structure apportent des informations générales sur le mode de distribution d'une variable mais ne peuvent décrire précisément les caractéristiques spatiales du patron de distribution telles que la taille des "taches", leur position relative etc... Tout au plus, le corrélogramme donnera une estimation de la distance moyenne inter-taches mais il n'indiquera ni le nombre ni la position exacte de ses structures. Seule la cartographie apporte une vision complète de la distribution spatiale d'une variable. La cartographie basée sur des estimations par krigeage est la solution optimale en terme de précision des estimations. Néanmoins, la cartographie par la technique de l'inverse de la distance (voir § 4.4.2.2.3 page 75) a l'avantage d'être beaucoup plus rapide. Par conséquent, selon les objectifs poursuivis et le degré de précisions souhaité, on optera pour l'une ou l'autre de ses techniques.

L'étude des processus spatiaux et plus généralement l'analyse de variables structurées dans l'espace soulève un problème de taille du simple fait que la grande majorité des outils statistiques classiques ne sont plus applicables en toute rigueur du moins, lorsque les variables sont autocorrélées. D'une façon simple dans la théorie classique, deux mesures apportent chacune un degré de liberté au système, et ce dès lors qu'elles sont indépendantes. Dans le cas d'une variable autocorrélée positivement (ou régionalisée suivant la terminologie géostatistique) deux mesures sont indépendantes uniquement si elles sont réalisées en deux points séparés par une distance supérieure ou égale à la portée du variogramme (par exemple environ 24 m dans l'exemple présenté au § 3.2.2.3 page 25). Dans la pratique, ce phénomène rend inapplicable les tests de corrélations (simples, multiples, partiels, curvilinéaires etc.). De même les tests d'analyse de variance (en fait des comparaisons de moyennes multiples) sont inutilisables (Legendre, 1993).

En fait, l'autocorrélation positive (pour les petites classes de distance) implique que l'information apportée par un point est partiellement redondante avec celle apportée par un second point du fait de leur similarité due à la structure spatiale de la variable. Chaque point n'apporte donc plus 1 mais moins de 1 degré de liberté au système et la pratique classique tend par conséquent à surestimer le degré de liberté. La conséquence directe et évidente est qu'on aura tendance à refuser l'hypothèse nulle (et donc accepter l'hypothèse alternative) plus souvent qu'on ne le devrait. En revanche dans de telles conditions ne pas rejeter l'hypothèse nulle constitue un résultat robuste qui ne serait être remis en cause après correction (et révision "à la baisse") du degré de liberté.

Nous proposons l'utilisation du test non paramétrique de Mantel selon la procédure présentée par Legendre & Troussellier, (1988); Legendre & Fortin, (1989) et Legendre, (1993) afin d'estimer les relations entre variables structurées dans l'espace. Le test est basé sur l'estimation et le test statistique de la corrélation entre des matrices de distances (ce qui ne doit pas être confondu avec des corrélations inter-variables). Les matrices de distances rendent compte des structures spatiales de chaque variables et une corrélation inter-matrice indique des patrons de distribution spatiaux similaires.

Un troisième point vient compléter les considérations précédentes. Il tient à l'existence de relations complexes entre les variables biologiques, d'autant plus difficiles à décrire que le facteur « structure spatiale » complique singulièrement les choses.

Une variable X1 étant corrélée avec les variable X2 et Y, peut avoir un effet indirect sur Y via X2 si X2 et Y sont corrélées. Ce type de relations complexes peut être étudié par la méthode des coefficients de direction (Legendre & Legendre, 1984a; Legendre & Legendre, 1984b; Sokal & Rohlf, 1995). La méthode, décrite en détail dans Sokal & Rohlf (1995), permet de tester différents modèles de relations entre variables. Cependant, dans le cas de jeux de données autocorrélées, le problème des degrés de liberté se pose de nouveau. La solution à l'étude des relations "causales" entre variables présentant des structures spatiales a été proposée par Legendre & Troussellier (1988). Basée sur des tests de Mantel simples et multiples, la technique apporte deux types d'information: 1) le test de Mantel simple est utilisé afin de rechercher des corrélations linéaires entre deux matrices de distances; 2) le test de Mantel partiel permet de tester la corrélation partielle entre deux matrices A et B conditionnellement à une troisième matrice, C. Le calcul passe par une première étape qui est le calcul des résidus des valeurs de A contre celles de C (noté A') puis B' matrice des résidus de B contre C. Les valeurs de chaque matrices sont préalablement centrées. Le test de Mantel partiel est alors le test de Mantel simple entre les matrices A' et B'.

Les matrices traitées de cette façon doivent être des matrices de distances, et si l'on dispose de matrices de similarité, il est préférable de les convertir en distance.

L'exemple présenté au § 3.3.2.9 page 43 montre que la relation observée entre teneur en argile et densité de l'espèce de nématode phytoparasite *Helicotylenchus retusus* n'est due en réalité qu'à l'existence d'une structure spatiale commune qui gouverne indépendamment les patrons d'organisation des deux variables.

Les perspectives d'utilisation de cette méthode d'analyse des données spatialisées nous semble particulièrement riche dans le domaine de l'écologie des sols. Une étude complète des relations entre densité des nématodes phytoparasites et divers paramètres pédologiques est présentée dans la section suivante.

3.4. Relation entre distribution spatiale des organismes et patron de distribution des paramètres environnementaux

3.5. Introduction

Dans cette section nous présentons une étude complète des relations entre diverses espèces de nématodes phytoparasites et plusieurs paramètres pédologiques mesurés dans un vertisol du sud de la Martinique. La démarche étudiée nous semble s'appliquer à tous les cas rencontrés dans le domaine de l'écologie des sols et tout particulièrement à l'analyse des facteurs de structuration des communautés. L'exemple analysé ci-dessous démontre que l'analyse classique reposant sur les coefficients de corrélation conduit à une interprétation erronée des données.

3.5.1. Relating species density to environmental variables in presence of spatial autocorrelation. A study case on soil nematodes distribution

Jean-Pierre Rossi and Patrick Quénéhervé, *Ecography*, 1998, Vol. 21 n°2 pp. 117-123.

3.5.1.1. Introduction

Nematodes are important members of soil food webs that can have significant impact on soil processes and primary productivity. Free-living forms stimulate soil organic matter turn over and nutrient cycling by grazing on soil microfauna and microflora (Yeates 1979, Freckman 1988) and affect soil aggregation processes (Elliot et al. 1984, Elliot and Coleman 1988). On the other hand, plant feeding species directly reduce plant growth and vigour. Assessing nematode effect on nutrient cycling and energy flows requires primarily to determine the size and distribution of populations. This task is complicated by the complex and multiscale spatial patterns of the populations. In pest management, the spatial pattern of parasitic nematode species is a key parameter if tailored inputs are to be applied.

Our knowledge of the factors (either biotic, abiotic or both) influencing soil fauna distribution across the ecosystem, as well as the scale at which these factors act is limited. Many studies have shown that soil properties like e.g. soil texture and carbon contents are frequently spatially structured at various scales (Webster 1985, Webster and Oliver 1990). Spatial patterns of soil invertebrate communities have been much less studied so far. Soil nematodes frequently display spatial autocorrelation at the field scale (i.e. <100m) (Robertson 1994, Wallace and Hawkins 1994, Robertson and Freckman 1995, Rossi et al. 1996). The spatial structure of populations at this scale is likely to be influenced by edaphic factors like e.g. soil texture, pH (Robertson and Freckman 1995, Koenning et al. 1996). At a very short scale, root patterning and row structure in cultivated soils may locally modify the soil pore volume distribution, and hence the water status, and so can determine micro-scale structures in nematode distribution (Delaville et al. 1996). At the finest scale, the size of solid particles and aggregates, as well as the type distribution and abundance of porosity determine the ultimate micro-spatial distribution of nematodes inside and outside soil aggregates (Quénéhervé and Chotte 1996).

A variable is said to be autocorrelated if a measure made at one point brings information on another measure of that variable recorded at a point located a given distance apart. In that case the values are not independent in a statistical sense. Two situations can be encountered according the sign of autocorrelation. Positive autocorrelation at short distances indicates contagious phenomenon whilst positive values at large distances reveal that structures are repeated through space. Negative autocorrelation indicates that neighbouring values are unlike. If present at small distances, negative autocorrelation may reveal phenomenon of avoidance of organisms while at large distance, it might reveal the presence of a gradient in the spatial distribution (provided autocorrelation is positive at short scale see Legendre and Fortin 1989). If spatial autocorrelation is present, assessing the relationships between variables is complicated by the ineffectiveness of most classical statistical tools like e.g. ANOVA or correlation analysis (Legendre and Fortin 1989, Legendre 1993). The presence of common patterns between two variables (e.g. nematode density and some soil parameters) may lead to spurious correlation, i.e. variables are apparently related whilst they only independently display a common spatial pattern. This situation may be encountered when two variables are independently driven by a common cause. In that case, it is necessary to examine the relationships between variables while controlling for the effect of the common spatial structure (Legendre and Troussellier 1988, Legendre and Fortin 1989).

This study aimed at assessing the possible relationships between several soil parameters and both plant-feeding and free-living nematodes in two adjacent situations: a plot submitted to intensive market gardening and a permanent pasture on a vertisol. On a single sample date, we analysed the spatial distribution of total carbon and nitrogen content, texture, depth down to the bedrock and the abundance of free-living and plant-feeding nematodes. Plant-feeding nematodes were further identified at the species taxonomic level. Specific statistical analyses were used to look for spatial autocorrelation in the data and segregate between true and spurious correlations. Spatial autocorrelation was assessed by the Moran's I coefficient (Moran 1950) and relationships between variables were tested with the product-moment correlation analysis and the matrix approach proposed by Mantel (1967).

3.5.1.2. Materials and methods

The study was carried out at the S.E.C.I. (Station d'Essais en Culture Irriguées) field station on a vertisol (black earth) developed on volcanic ash, located near Sainte-Anne in the south-east of Martinique (Lesser Antilles: 14° 3' N and 62° 34' W). In this tropical region, annual rainfall is 1,300 mm with a dry season extending from March to June. Two plots were investigated. The first plot is a 10-yr-old permanent pasture (*Digitaria decumbens* Stent, cv. Pangola) with a dense and continuous root system. The second plot is a market gardening field cropped to tomatoes. In each plot, 60 points randomly distributed across the 60x25 m area were sampled for nematode counts and soil analysis.

Soil samples with adhering roots were removed from the 0-10 cm soil layer for nematode analysis. Nematodes were extracted from soil by the elutriation-sieving technique (Seinhorst 1962), and from the shredded roots in a mist chamber (Seinhorst 1950). Nematode population density was determined in a counting dish under a stereomicroscope and expressed either as the number of nematodes per 100 cm³ of soil or per 1 gram of dry weight of root (Southey 1986). Specific identification of plant-feeding nematodes was performed either on fresh material or on individuals killed by progressive heating, fixed in TAF and permanently mounted on aluminium slides according to the slow method of Goodey (1957).

Soil samples were removed from the 0-10 cm soil layer. Organic carbon and nitrogen contents were measured by dry way using a Nitrogen Carbon Sulfur Analyser NA 1500 (Carlo Erba Instruments). Soil texture (clay, silt and sand contents) was determined by laser granulometry (Mastersizer E, Malvern).

The analysis of Moran's I autocorrelation coefficient (Moran 1950, Legendre and Fortin 1989, Legendre 1993) was performed using the R-package (Legendre and Vaudor 1991) including coefficient testing for statistical significance following formulas given in Cliff and Ord (1981); Sokal and Oden (1978) and Legendre and Legendre (1984). The coefficient measures the autocorrelation between values recorded at sampling points a given distance apart. 15 inter-sample distance classes were formed with 3.9 m width. The positive values of the Moran's I coefficient indicate positive autocorrelation i.e. recorded values at points included in a given distance class are similar (Sokal and Oden 1978). The plot of the autocorrelation values against the distance classes is called the correlogram. The overall significance of the correlogram was tested with the Bonferroni method of correction for multiple comparison (Oden 1984). At a given overall significance level α (here 5%), a correlogram was taken as significant provided at least one of the autocorrelation values was significant at the statistical level $\alpha' = \alpha / \nu$, with ν the number of distance classes (here, 15).

Computation of the correlogram requires normally distributed data or at least data displaying a symmetrical frequency distribution. Before any computation, raw data were submitted to the Kolmogorov-Smirnov test of normality. Data sets that did not meet normality were submitted to the Box-Cox transformation (Sokal and Rohlf 1995) to reach normality or at least to decrease markedly their asymmetry.

The Mantel test (Mantel 1967) is based on distance matrices and its statistic is the sum of the cross-products of the corresponding values in two matrices, say A and B. It is denoted A.B. This statistic allows to look for spatial trend in the data (Legendre and Troussellier 1988, Legendre and Fortin 1989). The spatial relationship among the sampling stations is represented by a matrix of geographic distances among all pairs of sampled localities. This test can be used to compare a distance matrix corresponding to the geographical distances among sampling points and a distance matrix describing the sample values for any variable.

Two variables may appear to be related whereas they are simply correlated to a common cause. In soil ecology, the spatial position of sampling points is likely to cause such spurious correlations. Determining whether there is a true or a spurious correlation can be achieved by computing a partial correlation between two matrices A and B while controlling for the effect of spatial position, say, a matrix C (Smouse et al. 1986, Legendre 1993). The partial Mantel statistic allows to test for the correlation between matrices A and B while controlling for the matrix C (denoted (A.B).C).

The Mantel test can be normalised. In this case the statistic takes values ranging between -1 and +1. The significance of both simple and partial Mantel coefficients is checked by computing their associated probabilities by permutation (Legendre and Fortin 1989, Fortin and Gurevitch 1993). The correlation between two matrices (i.e. Mantel coefficient) is not equivalent to the correlation between the variables as it measures the extent to which the variation in the first matrix corresponds to that of the second. All the computations were carried out with the statistical package "Progiciel R" (Legendre and Vaudor 1991).

3.5.1.3.Results

3.5.1.3.1.Nematode community composition

At the study sites, the plant-feeding nematode community comprised five different species, one migratory endoparasite *Pratylenchus zeae* Graham 1951, two sedentary endoparasites, *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White 1919) Chitwood 1949 and *Rotylenchulus reniformis* Linford and Oliveira 1940 and two ectoparasitic species *Helicotylenchus retusus* Siddiqui et Brown 1964 *Hemicriconemoides cocophyllus* (Loos 1949) Chitwood and Birchfield 1957.

Besides these plant-feeding nematodes (PFN), the other species were grouped as free-living species (FLN), comprising predaceous, fungivorous, bacterivorous and omnivorous nematodes. The density of these species varied depending on the site (i.e. permanent pasture and market gardening) (Tableau 3-3 page 51). Among the plant-feeding species, two were exclusive: *R. reniformis* and *H. cocophyllus* being respectively absent from the permanent pasture and the cultivated plot.

3.5.1.3.2.Descriptive statistics

Within-plot variability of nematode density was very high in both the permanent pasture and the cultivated plot as shown by high coefficients of variation (calculated as [standard deviation/mean]), respectively, ranging from 102 to 736 % and 158 to 348% (Tableau 3-1

page 38) for each of the plant-feeding species. Considerably lower values were obtained with the group of free-living species, i.e. 63 and 67% respectively. In both plots, the frequency distribution of all the nematode species or groups was skewed to right with high positive values of the skewness. None of these distributions met normality (Kolmogorov-Smirnov test, $\alpha=5\%$).

Tableau 3-3 Nematode species density (individuals per 100 cm³ dry soil) and soil parameters across a permanent pasture and a cultivated plot (market gardening) in south Martinique. PFN=plant-feeding nematodes. FLN=free-living species. SD=standard deviation. CV=coefficient of variation.

Densité des diverses espèces de nématodes (individus par 100 cm³ de sol sec) et des paramètres édaphiques dans une jachère pâturée du sud de la Martinique. PFN=Nématodes phytoparasites. FLN=nématodes libres. SD=écart-type. CV=coefficient de variation.

	Permanent pasture			Cultivated plot		
	Mean	SD	CV	Mean	SD	CV
<i>H. retusus</i>	111.83	396.66	354.7	107.9	170.9	158.4
<i>P. zaeae</i>	100	101.77	101.8	0.27	0.94	348.1
<i>M. incognita</i>	0.07	0.52	742.9	12.07	25.69	212.8
<i>H. cocophyllus</i>	0.14	1.03	735.7	0	0	-
<i>R. reniformis</i>	0	0	-	74.73	148.16	198.3
PFN	212.05	423.67	199.8	194.97	259.98	133.3
FLN	2707.8	1709.8	63.1	380.73	254.37	66.8
Clay (%)	49.69	8.31	16.7	45.26	5.53	12.2
Silt (%)	22.74	2.19	9.6	19.94	2.88	14.4
Sand (%)	27.57	8.33	30.2	34.81	6.71	19.3
Carbon (‰)	32.09	6.25	19.5	11.05	1.87	16.9
Nitrogen (‰)	2.98	0.53	17.8	1.17	0.21	17.9
Depth (cm)	96.72	21.19	21.9	33.47	13.2	39.4

The Box-Cox method (Sokal and Rohlf 1995) was used to estimate the best normalising transformations for all the nematode species and groups. Nematode species encountered at very low densities, i.e. *H. cocophyllus* and *M. incognita* in the pasture and *M. incognita* and *P. zaeae* in the cultivated plot (Tableau 3-3 page 51), were not taken into account in further analyses.

Soil physico-chemical variables showed high coefficients of variation ranging from 10 to 30% and from 12 to 39% for the pasture and the cultivated plot respectively (Tableau 3-3 page 51). For most soil parameters the Box-Cox transformation was not necessary because the data were normally distributed.

3.5.1.3.3. Spatial structures

The correlograms were computed for all the variables except for density of rare nematode taxa as indicated above. The overall significance of each of them was tested using the correction for multiple testing proposed by Oden (1984). As we used 15 distance classes, the statistical level of overall significance was $\alpha' = 0.05/15 = 3.33 \cdot 10^{-3}$.

Tableau 3-4 page 53 shows variables that had a consistent spatial patterning across the studied plots. Correlograms computed for soil parameters showed that all the variables were significantly autocorrelated except silt content either in the pasture or in the culture plot. Figure 3-11 page 52 shows the correlogram obtained for clay content and density of the nematode species *H. retusus* in the pasture. The pattern of the correlogram of clay content suggested the presence of a gradient while the correlogram computed for *H. retusus* density is somewhat different. The first autocorrelation values are positive and significant. From distance classes 5 to 8 the Moran's *I* coefficient is negative and significant. The difference between these correlograms is the positive value for distance class 11 and the increase in the autocorrelation for distance classes 9 to 11.

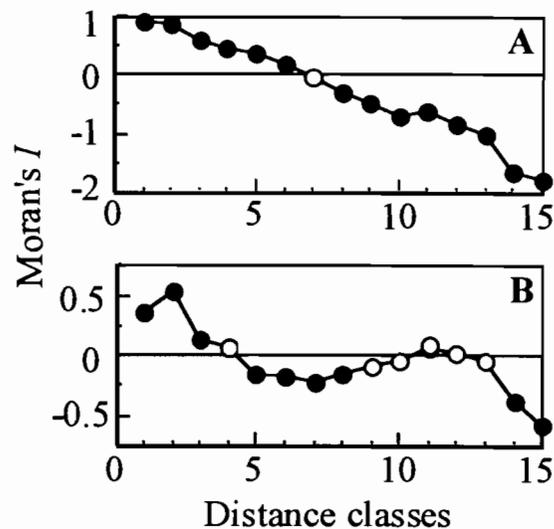


Figure 3-11 Spatial correlogram of A) soil clay content and B) *Helicotylenchus retusus* density. Abscissa: distance classes; the width is 3.88 m. Ordinate: Moran's *I* coefficient. Black dots represent significant values at the statistical level $\alpha = 5\%$ before applying the Bonferroni correction to test the overall significance of the correlogram. White dots are non-significant values. *Corrélogrammes pour A) la teneur en argile du sol et B) la densité de l'espèce Helicotylenchus retusus. Abscisse : classe de distance de 3.88 m de largeur. Ordonnée : coefficient de Moran. Les symboles noirs indiquent des coefficients significatifs au risque de première espèce $\alpha = 5\%$ avant d'appliquer la correction de Bonferroni pour tester la significativité globale du corrélogramme. Les symboles blancs indiquent les valeurs non significatives.*

3.5.1.3.4. Relations between variables

Relationships between normalised variables were first investigated by the product-moment correlation analysis. The soil variables included in the correlation analyses in each site were clay, carbon content and soil depth. Sand, silt and nitrogen were not used due to their high correlation respectively with clay and carbon content; their analysis would have carried out redundant information. The significance of the correlation coefficient was corrected to take the multiple-testing into account (Bonferroni correction, see e.g. Legendre and Troussellier (1988)). The results consisted in a correlation matrix for each site.

In the pasture plot, we found a significant correlation for the following couples of variables: clay-content and carbon-content ($r=0.625$, $p=0.0001$); clay-content and *H. retusus* density ($r=-0.436$, $p=0.0005$). The statistical level of overall significance after multiple-testing correction (7 simultaneous tests by site) was $\alpha' = 0.05/7 = 0.0007$.

In the cultivated plot, clay and carbon-contents were positively related ($r=0.603$, $p=0.0001$) as well as carbon-content and soil depth ($r=0.467$, $p=0.0002$). The statistical level after correction was the same as for the pasture. No relationship between clay content and *H. retusus* density was found in that site.

Tableau 3-4 Overall significance of the correlogram of nematode density and soil parameters. Correlograms are taken as significant if at least one of the Moran's *I* coefficient is significant at the Bonferroni-corrected probability level $\alpha' = 3.33 \cdot 10^{-3}$. S=presence of a significant spatial autocorrelation. NC=not computed. NS=absence of significant autocorrelation. — Species absent from the plot, correlogram not computable. PFN=plant-feeding nematodes. FLN=free-living species.

Significativité globale des corrélogrammes de la densité des nématodes et des paramètres édaphiques. Les corrélogrammes sont considérés comme significatifs au moins l'une des valeurs de l'indice est significatif au seuil de probabilité corrigé suivant la méthode de Bonferroni $\alpha' = 3.33 \cdot 10^{-3}$. S=présence d'une structure spatiale significative. NC=non calculé. NS=pas d'autocorrélation significative. — PFN=Nématodes phytoparasites. FLN=nématodes libres

	Pasture Culture	
<i>H. retusus</i>	S	S
<i>P. zaeae</i>	NC	NC
<i>M. incognita</i>	NC	NC
<i>H. cocophyllus</i>	NC	—
<i>R. reniformis</i>	—	S
PFN	S	NS
FLN	NS	NS
Clay (%)	S	S
Silt (%)	NS	NS
Sand (%)	S	S
Carbon (‰)	S	S
Nitrogen (‰)	S	S
Depth (cm)	S	S

In a second step, the negative correlation between clay-content and density of *H. retusus* in the uncultivated was investigated by taking into account the spatial pattern of the variables. The Mantel statistic was applied to three distance matrices formed as follow:

- 1- A distance matrix SPACE formed by taking the geographic distances among sampling stations.
- 2- A distance matrix HRET formed by taking the unsigned differences among values of *H. retusus* densities for all possible pairs of stations.
- 3- A distance matrix CLAY formed by taking the unsigned differences among values of the clay-content for all possible pairs of stations.

The simple Mantel statistics (Tableau 3-5, above the diagonal) indicated the presence of a consistent spatial pattern for the variables *H. retusus* and clay-content since simple Mantel statistics for HRET.SPACE and CLAY.SPACE were significant. These results are consistent with the information suggested by the shape of the correlograms (Figure 3-11 page 52). The co-structure occurring between the variables *H. retusus* density and clay-content was also significant as indicated by the Mantel test computed for HRET and CLAY (Tableau 3-5, above the diagonal).

The last step was to determine whether the soil clay-content is a structuring factor of the *H. retusus* distribution or if the common pattern is independently determined by some unknown factor. The partial Mantel test was used to check for a relationship between *H. retusus* and clay-content while correcting for space ((HRET.CLAY).SPACE) (Tableau 3-5, below the diagonal). The partial Mantel statistic for (HRET.CLAY).SPACE was not significant, which indicates the absence of a relationship between the matrices when the test is run by holding space constant. The relation between *H. retusus* density and clay-content is thus simply due to a common spatial pattern leading to a spurious correlation.

3.5.1.4. Discussion

Cultivated and uncultivated sites differed markedly in the magnitude of soil carbon and nitrogen concentration and depth. These differences are consistent with the expected consequences of cultural practices in this region. Carbon and nitrogen are lower in cultivated site due to tillage and cultivation while soil depth is decreased by an important erosion and soil loss enhanced by the presence of slope. Composition of nematode community differed between sites, the differences in abundance of plant-feeding populations being likely due to host-plant specificity. As a consequence of cultural practices, free-living nematode densities were seven times higher in uncultivated site. The within-site variability of nematode density was very high at both sites with frequency distributions skewed to right. This is not surprising as frequency distributions displaying high asymmetry are frequent among soil biota that have clumped spatial distributions (Campbell and Noe 1985, Ferris et al. 1990).

Tableau 3-5 Simple Mantel statistics (above the diagonal), partial Mantel statistics (below diagonal) and associated probabilities (tests of significance are one-tailed). The matrix held constant is indicated with the dot notation. *Statistique de Mantel simple (au dessus de la diagonale), partielle (au dessous de la diagonale) et leur probabilité associée (test unilatéral). La matrice conditionnelle des test partiels est indiquée par un point.*

	HRET	CLAY	SPACE
HRET	_____	0.13078 p=0.00599†	0.16720 p=0.0020†
CLAY	•SPACE=0.02550 p=0.19780, N.S.	_____	0.67063 p=0.00100†
SPACE	•CLAY=0.10810 p=0.00500‡	•HRET=0.66373 p=0.00100‡	_____

† Simple Mantel test significant at the Bonferroni-corrected probability level of (0.05/3=0.01667) for an overall significance level of 0.05 over three simultaneous tests. ‡ Partial Mantel test significant at the Bonferroni-corrected probability level of (0.05/3=0.01667) for an overall significance level of 0.05 over three simultaneous tests. N.S. Not Significant.

Soil variables like clay or carbon-contents were highly autocorrelated in both the cultivated plot and in the permanent pasture with significant positive values of autocorrelation at small distances. Certain plant-feeding nematodes were also spatially structured as indicated by correlogram analysis of Tableau 3-4 page 53 and simple Mantel test of Tableau 3-5 page 54 (above the diagonal). As positive autocorrelation values at small distance classes were significant, the degrees of freedom used in classical correlation testing are overestimated. The consequence is that a significant correlation may be in fact insignificant if true degrees of freedom were used. In contrast, insignificant correlation coefficient constitute valid results (Legendre 1993).

Correlation coefficient analyses showed no significant relation between nematodes and soil parameters in the investigated plots but for *H. retusus* density and clay content in the pasture. This significant negative linear correlation was confirmed by the simple Mantel test (Tableau 3-5 page 54). One might infer from the correlation coefficient that clay-content is one of the ecological factors that affect the population of *H. retusus*. The absence of such a relation in the cultivated plot may be due to the difference in soil functioning, host plant species and many other parameters. However, the partial Mantel statistic showed that when controlling for space, there was no relationship between clay-content and *H. retusus* density.

Legendre and Troussellier (1988) introduced the causal modeling in relation to simple and partial Mantel statistics. The same approach can be used here. Several causal relations can be made with the three variables under study (i.e. matrices HRET, CLAY and SPACE). We excluded the models where SPACE was a dependent variable and those where CLAY was dependent on HRET which do not make sense. Figure 3-12 page 57 shows the remaining four models.

The first model (Figure 3-12-1) states that the nematode spatial distribution is independently caused by the spatial structure of the clay-content and by other factors not explicitly mentioned in the model. If the model were supported by the data, we would expect the simple Mantel statistic SPACE.CLAY not to be significantly different from zero which condition is not met in Tableau 3-5 page 54.

The second model (Figure 3-12-2) claims that the spatial structure in the nematode population is partly caused by the spatial gradient in the clay content and partly by other factors not explicitly identified in the model. If this model were supported by the data we would expect all the partial and simple Mantel statistics to be significant. These statements are not met in Tableau 3-5 page 54.

Model 3 (Figure 3-12-3) states that nematode distribution is determined by the spatial pattern of clay content. In this case we would expect the partial Mantel statistic (SPACE.HRET).CLAY not to be significantly different from zero which condition, again, is not met in Tableau 3-5 page 54.

Finally, the fourth model (Figure 3-12-4) states that both clay and nematode spatial patterns are independently controlled by unknown factors. If the model were supported by the data, we would expect the following predictions to be verified:

- 1) The simple Mantel test between the matrices SPACE and CLAY is significant: SPACE.CLAY \neq 0
- 2) The simple Mantel test between the matrices SPACE and HRET is significant: SPACE.HRET \neq 0
- 3) The partial Mantel test between the matrices SPACE and CLAY when HRET is held constant is significant: (SPACE.CLAY).HRET \neq 0
- 4) The partial Mantel test between the matrices SPACE and HRET when CLAY is held constant is significant: (SPACE.HRET).CLAY \neq 0

5) The partial Mantel test between the matrices CLAY and HRET when SPACE is held constant is not significant: $(\text{CLAY.HRET}).\text{SPACE}=0$

6) The partial Mantel statistic between the matrices SPACE and HRET when CLAY is held constant is lower or equal to the simple Mantel statistic between the matrices SPACE and HRET: $(\text{SPACE.HRET}).\text{CLAY} \leq \text{SPACE.HRET}$

7) The partial Mantel statistic between the matrices SPACE and CLAY when HRET is held constant is lower or equal to the simple Mantel statistic between the matrices SPACE and $(\text{SPACE.CLAY}).\text{HRET} \leq \text{SPACE.CLAY}$

8) The product of the simple Mantel statistics between SPACE and CLAY on one hand and SPACE and HRET on the other is approximately equal the simple Mantel statistic between the matrices CLAY and HRET: $(\text{SPACE.CLAY}) \times (\text{SPACE.HRET}) \approx \text{CLAY.HRET}$

The seven first predictions are verified in Tableau 3-5 page 54 while the last one can easily be verified as: $0.67063 \times 0.16720 = 0.11212 \approx 0.13078$.

Our results clearly indicate the absence of a true effect of soil texture, organic matter content and soil depth on the distribution of soil nematodes at the scale of our investigation. According to Ferris et al. (1990), the spatial pattern of plant-parasitic nematode species has both macro- and micro-distributional components. The factors that mediate these structures may be different, for instance, soil texture is one of the factors that influence the nematodes macro-distribution. Soil texture influence has been reported in various soils and different nematode species (Starr et al. 1993, Wallace et al. 1993, Koenning et al. 1996). No attempt, however, has ever been made to take into account the spatial patterns in relationship assessments and testing. Other sources of spatial variation are the micro-distributional components of the pattern which is assumed to be primarily mediated by the food resource distribution (Ferris et al. 1990). Our sampling point number and spatial position did not allow good investigation of the nematode microscale pattern for which a very short inter-sample distance is required (Rossi et al. 1996). However, in the pasture plot, the distribution of the host-plant species was homogeneous enough throughout the sampled surface to assume the amount of food resource to be homogeneous. Nevertheless, such short-range potential source of variation in species pattern could not be appreciated in this study since the minimum inter-sample distance was 1 m. Considering the cultivated plot, the row-effect was a good candidate to affect the plant-feeding spatial patterning at a small scale because of the driving effect of row on root pattern and modification of soil porosity in and between rows (Delaville et al. 1996). Even if present in our study, that row-effect must have been masked by the strong large-scale pattern of the variables. It is likely that nematode spatial pattern is influenced by many factors either biotic or abiotic that express themselves at a continuum of scales. Beyond the host plant major influence, soil environment directly affects nematode populations by physical and physiological impact on individuals and an indirect effect through host plant growth and health.

Because soil environmental variables and soil fauna are generally spatially dependent at the field scale, specific statistical analyses are required to segregate between true and false relations. Properly taking into account the spatial pattern of soil properties may significantly improve our understanding of the parameters affecting soil faunal communities composition and spatial distribution and their effects on ecosystem-level processes.

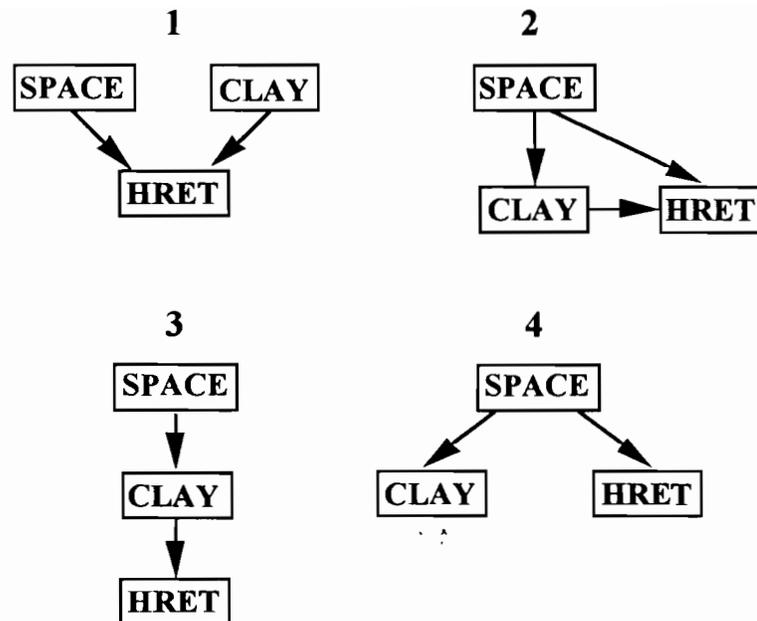


Figure 3-12 Four models for causal relationships between the variables HRET, CLAY and SPACE (see text for details). Models 1-3 are not supported by the data.

Quatre modèles décrivant les relations entre les variables HRET, CLAY et SPACE (détails dans le texte). Les modèles 1 à 3 ne correspondent pas aux données.

The potential appearance of spurious correlations and resulting errors in interpretations is, in our opinion a very important issue for ecologists. Since spatial heterogeneity is a general aspect of ecological systems, caution is needed when relationships between factors are to be tested. Using specific statistical tools like Mantel tests prevents from wrong conclusions and allows to test different models of relationships between parameters.

3.5.1.5. Acknowledgements

We wish to thank Prof. P. Legendre (Université de Montreal, Québec, Canada) who provided us with the Progciciel-R package, P. Clochard and P. Topart for their technical assistance during the field and laboratory work, M. Mahieu (S.E.C.I.) for allowing access to the sites and providing help and advice at the experimental station. We are grateful to C. Kerdelhué, P. Lavelle, C. Lattaud, L. Rousseaux and two anonymous reviewers for helpful suggestions on the manuscript.

3.5.1.6. Résumé étendu

L'étude complète des relations entre nématodes phytoparasites et la texture du sol montre que l'analyse simple basée sur des corrélations classiques peut conduire à d'importantes erreurs d'interprétation. Ici, en première analyse, on peut conclure à l'existence d'une forte relation argile-*H. retusus* qui n'a rien d'original en soi puisque signalée dans la littérature (voir par exemple Starr et al., 1993; Wallace et al., 1993; Wallace & Hawkins, 1994). Or l'application de techniques d'analyse adaptées (corrélogrammes et tests de Mantel) révèlent qu'aucune relation paramètres édaphiques-nématodes n'est significative. La densité de *H. retusus* et la teneur en argile ont un patron de distribution spatial très similaire, sans que pour autant l'argile soit un facteur structurant de la population de

nématode. A la lumière de ces conclusions il nous semble que la littérature recèle un certain nombre de textes présentant une approche statistique inadéquate. Dans certains cas, les auteurs décrivent les patrons de distribution dans l'espace étudié puis procèdent à la recherche de corrélations entre facteurs environnementaux et densité des espèces à l'aide des coefficients de corrélation classique. Cette démarche dont nous venons de souligner les limites étroites a été utilisée, entre autre, par Wallace et al., (1993) qui ont ainsi mis en évidence "l'effet" de la texture des sols sur le distribution de nématodes phytoparasites. De même Poier & Richter, (1992) mettent en relation divers paramètres des sols avec la densité et la biomasse de différentes espèces de vers de terre. Dans ces différents cas, une analyse plus rigoureuse aurait peut être révélé l'absence de relations réellement significatives.

3.6. Echantillonnage des variables autocorrélées

Le problème du choix d'une stratégie d'échantillonnage est un problème complexe. Il n'existe pas de solution générale, transposable d'un cas à un autre. Chaque situation correspond à un cortège de contraintes matérielles (temps disponible, coût, main d'oeuvre...) qu'il faut intégrer aux objectifs scientifiques poursuivis. Dans la section suivante nous abordons l'échantillonnage des variables biologiques et physico-chimiques des sols dans l'hypothèse de la présence d'autocorrélation.

3.6.1. Taille de l'échantillon

On définit la taille d'un échantillon comme le nombre total de points échantillonnés. On peut voir cette valeur comme un nombre de répétitions d'une même mesure réalisées en différents points de la surface étudiée. Le nombre de points, donc le nombre de mesures à réaliser, peut être optimisé en fonction de seuil de précision désiré (Cline, 1944). La méthode repose sur le théorème central limite et la relation simple existant entre n , le nombre de mesures réalisées et l'écart-type de la moyenne de ces n mesures. On détermine ainsi la valeur de n pour laquelle l'écart-type de la moyenne atteint une valeur déterminée par l'utilisateur. Si cette méthode est simple d'utilisation, elle donne généralement des valeurs de n très élevées et n'est que rarement mise en œuvre. Les valeurs de n déterminées de cette façon sont toujours très élevées car la variance de l'échantillon est généralement très forte. C'est la manifestation la plus simple de l'hétérogénéité des sols.

Si l'on a pour objectif de décrire la structure spatiale d'une ou plusieurs variables en utilisant la géostatistique un minimum de 50 à 100 mesures est nécessaire (Webster & Oliver, 1992). 50 valeurs semblent suffisantes pour appliquer les techniques de corrélogrammes et les tests de Mantel (Legendre & Fortin, 1989; Fortin & Gurevitch, 1993). Dans le cas des analyses spatiales, un autre facteur est tout aussi important que le nombre de points: leur position dans l'espace étudié.

3.6.2. Disposition spatiale des points de mesure

L'échantillonnage aléatoire simple est souvent paré de toutes les vertus et utilisé dans un grand nombre de situations où un examen objectif de la situation montre qu'un plan régulier est bien plus efficace (McBratney, Webster & Burgess, 1981 ; Laurent & Rossi, 1997). Ainsi, si la ou les variables en cours d'étude sont susceptibles de présenter une structure spatiale, le plan aléatoire n'est pas satisfaisant simplement parce qu'il conduit à une distribution irrégulière des points de mesure et par conséquent implique une sous-représentation de certaines zones de l'espace étudié et son corollaire, une sur-représentation d'autres zones. Les conséquences sont les suivantes: a) on introduit un biais dans l'estimation de la moyenne de la variable dans l'espace échantillonné et b) on

obtient des cartes de distribution spatiale de précision inégale selon les zones ; on risque en outre de « manquer » certaines structures.

Le plan d'échantillonnage le plus fréquemment utilisé dans les analyses de distributions spatiales est l'échantillonnage régulier à maille carrée (Burgess, Webster & McBratney, 1981; McBratney, Webster & Burgess, 1981; McBratney & Webster, 1983) bien que sur le plan mathématique l'optimal soit l'échantillonnage à maille triangulaire. Ce dernier est en revanche plus difficile à mettre en oeuvre avec rigueur sur le terrain (Webster & Oliver, 1990).

Dans la pratique deux notions se complètent. D'une part l'espacement minimum entre deux points de mesure et par ailleurs la surface totale de l'aire prospectée. Ces deux paramètres définissent le nombre total de mesure.

3.6.3. Effet de la taille du support de mesure

La taille du support de mesure est un aspect très important de la stratégie d'échantillonnage. Dans de nombreux cas cependant, on y apporte peu d'attention. L'échantillonnage des vers de terre en milieu tropical s'effectue suivant la procédure standardisée préconisée par le réseau de recherche TSBF (Lavelle, 1988). La surface de chaque unité d'échantillonnage est alors de 30x30 cm pour 30 cm de profondeur. Une autre technique beaucoup plus lourde passe par le tri de blocs de sol de 1m² pour 60 cm de profondeur. Enfin, l'échantillonnage des populations de vers de terre destiné à l'analyse des structure spatiales à été réalisée sur la base de petites unités de mesure de 25x25 cm de surface et 10 cm de profondeur.

Les données collectées dans ces différentes conditions ne sont que partiellement comparables car la taille du support de mesure a des effets importants sur les paramètres statistiques des séries de données.

Afin d'illustrer ce propos nous allons examiner un exemple tiré d'un article à paraître (Rossi, Quénéhervé, Nuutinen et Rasplus, en préparation). Dans une forêt Finlandaise on a dénombré les middens (il n'existe pas d'équivalent français exacte de ce terme qui désigne des structure formées d'amas de turricules de vers de terre mélangés à des feuilles mortes : ces structures sont produites par des vers de terre anéciques) en 225 points répartis régulièrement (maille de 25 m). A chaque site de mesure le dénombrement a été effectué suivant 5 supports de mesure de taille croissante : 0.125 ; 0,25 ; 0,5 ; 0,75 et 1 m².

Le changement de taille du support d'observation est sans effet sur l'estimation de la moyenne de la variable étudié. Ceci du moins si le nombre et la disposition spatiale des points est identique. En revanche, l'estimateur de la variance est modifié et par conséquent la semi-variance. Afin d'apprécier les conséquences de la modification de la taille des échantillons sur les résultats de l'analyse géostatistique nous avons calculé les variogrammes à partir des 5 séries de 225 mesures. La Figure 3-13 représente les modèles ajustés aux variogrammes ainsi calculés sur les données collectées suivant les différents supports de mesure. On constate que la forme des modèles est similaire (tous les modèles sont sphériques). Les différences s'expriment au niveau de la hauteur des paliers et de l'ordonnée à l'origine. Plus la surface échantillonnée est faible et plus le palier et l'ordonnée à l'origine (variance pépite) sont grands.

La Figure 3-14 présente les valeurs numériques des paramètres des variogrammes : on constate tout d'abord que la variance des échantillons et les valeurs du palier (C+C0) sont très proches ce qui indique une bonne adéquation entre nombre et position des points d'échantillonnage et l'aire totale prospectée. Avec une surface de mesure décroissante la variance des données augmente ainsi que le plateau et la variance pépite des variogrammes. En revanche, notre vision de l'échelle de variabilité spatiale c'est à dire la

portée du variogramme (Figure 3-15) demeure stable du moins à partir d'une surface d'échantillon de 0.25 m².

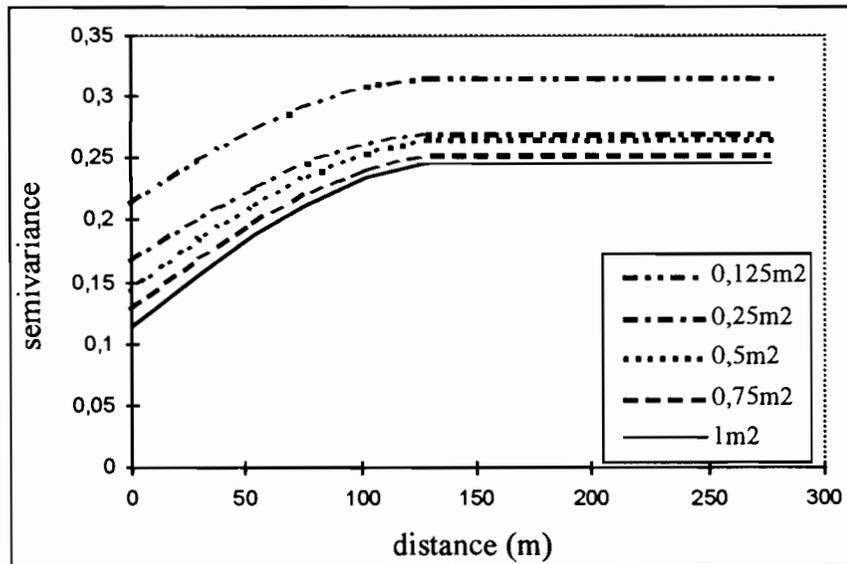


Figure 3-13 Variogrammes obtenus pour la variable densité de « middens » à partir de n=225 observations réalisées suivant 5 procédures d'échantillonnage de surface unitaire croissante. La variabilité perçue est d'autant plus grande que le support de mesure est de faible surface.

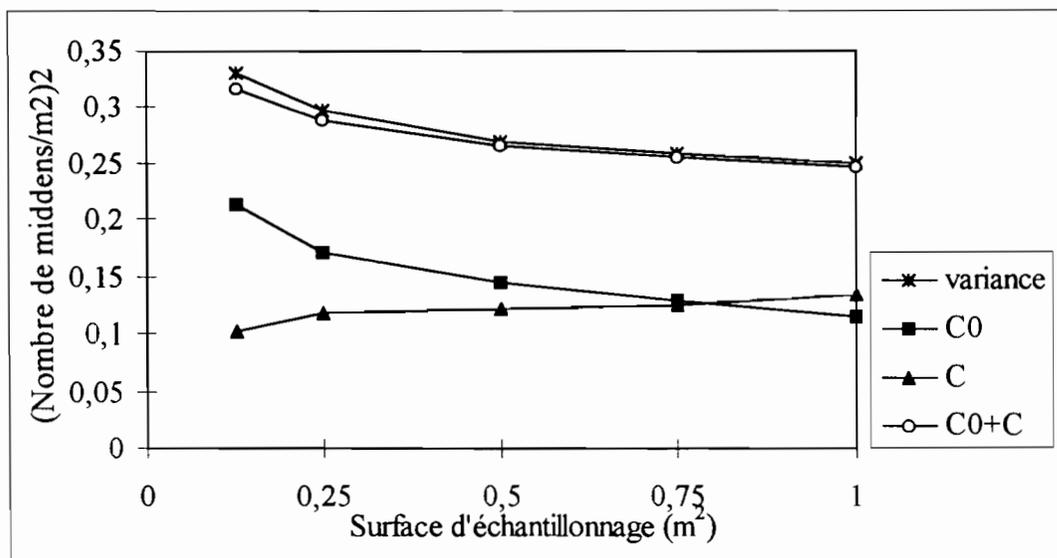


Figure 3-14 Evolution en fonction de la taille du support de mesure de la variance globale de l'échantillon, et des paramètres ajustés aux variogrammes : variance structurale (C), variance résiduelle ou pépite (C0) et le plateau des variogramme (C+C0).

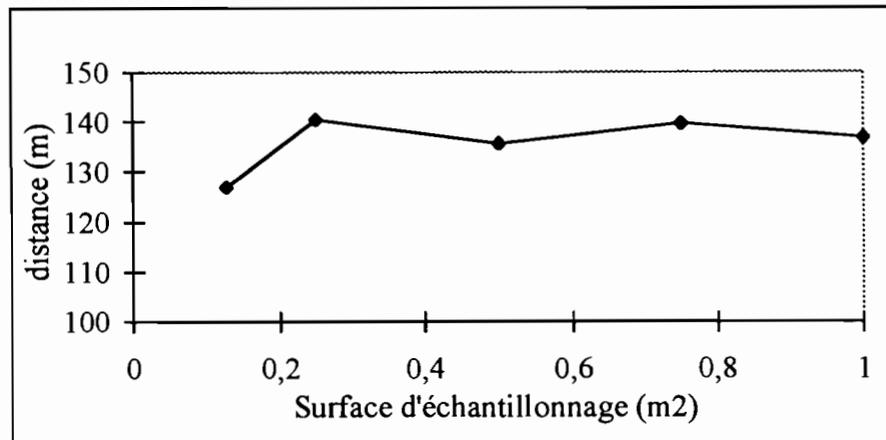


Figure 3-15 Evolution de la portée des variogrammes en fonction de la taille du support de mesure.

En conclusion, on constate que l'unité de mesure influe directement sur notre appréciation de la variabilité et bien évidemment de la variabilité spatiale des attributs de l'écosystème étudiés. Cependant, les informations relatives à l'échelle suivant laquelle la variabilité est exprimée apparaissent peu sensibles à la taille du support de mesure (portée du variogramme).

Il est donc nécessaire de comparer des jeux de données acquis suivant des protocoles expérimentaux semblables (support de mesure identique) si l'on souhaite aborder les problèmes de variabilité spatiale.

3.7. Conclusions

Les différentes questions méthodologiques que nous venons d'aborder nous permettent de définir une stratégie globale d'étude de la variabilité spatiale des populations de vers de terre et plus généralement de toute variable quantitative.

Notre but étant de cartographier la densité des vers de terre de Lamto, nous avons opté pour un plan d'échantillonnage régulier à maille carrée. De cette façon, l'ensemble de la surface étudiée bénéficie d'une intensité d'échantillonnage équivalente. Cette stratégie s'accorde avec l'utilisation des géostatistiques et assure l'obtention de cartes basées sur des estimations par krigeage d'une précision très proche.

L'échelle de notre approche est locale : une parcelle de 50 m sur 50 m et une maille d'échantillonnage de 5m nous assurent une intensité d'échantillonnage assez forte et une gamme de distances explorées grande. Le pré-échantillonnage réalisé en 1994 et sur lequel l'essentiel des études méthodologiques est basé montre l'existence d'autocorrélation spatiale pour des distances comprises entre 5 et 20-25 m. ; nous pouvons donc raisonnablement envisager de caractériser convenablement de tels patrons de distributions avec notre plan d'échantillonnage. Un nombre total de 100 points de mesures a été fixé comme étant d'une part suffisant pour garantir un emploi correct des géostatistiques et reste raisonnablement bas pour permettre d'effectuer toutes les mesures en 2 à 3 jours.

Nous avons utilisé des unités de mesure élémentaires d'une surface de 25 par 25 cm pour une profondeur de 10 cm, ce qui est faible par rapport au volume de sol prélevé par Lavelle, (1978). Ce choix se justifie par le fait que de échantillons de faibles volume perturbent assez peu le milieu, ce qui est important ici car notre objectif est de réaliser un suivi sur 2 années. La taille du support de mesure a été conservée identique tout au long

de l'étude ce qui assure une perception de la variabilité générale constante d'une campagne d'échantillonnage à une autre et rend les semi-variogrammes comparables entre eux.

Nous avons privilégié l'analyse de la variabilité spatiale par les variogrammes plutôt que par les corrélogrammes car cette méthode est associée à la cartographie par krigeage. De plus, un variogramme indique la part de variabilité expliquée par la structure spatiale, et la proportion de variabilité résiduelle, incluant en particulier l'hétérogénéité s'exprimant à des échelles inférieures au pas d'échantillonnage.

Enfin, les méthodes basées sur les tests de Mantel et de Mantel partiel nous semblent particulièrement indiquées pour tester les relations entre différentes variables autocorrélées. La présence de structures spatiales, nous l'avons vu dans ce chapitre, fausse les tests paramétriques classiques et dans ce cas les tests de Mantel nous semblent constituer une bonne alternative.

4. Agrégation des espèces de vers de terre des savanes de Lamto

4.1. Introduction

Le mode de distribution spatial des organismes des sols est très généralement contagieux. L'hétérogénéité physico-chimique du milieu peut être à l'origine de distribution spatiale contagieuse de même que le patron d'organisation d'une ou de plusieurs ressources peut « contrôler » la distribution spatiale d'une population. Dans le cas des vers de terre, une agrégation sociale, impliquant une certaine communication entre individus est exclue. On peut en revanche envisager une agrégation liée au « comportement reproductifs », les adultes déposant leurs cocons dans un volume de sol relativement restreint ce qui accroît l'agrégation.

La distribution spatiale des vers de terre est de type contagieux avec une alternance de zones de forte puis de faible densité comme le note Lavelle (1978). Ces observations réalisées dans un milieu apparemment homogène laissent penser que des facteurs autre que l'environnement peuvent être à l'origine de la distribution observée. Dans un travail de modélisation sur l'espèce *Millsonia anomala* dans les savanes de Lamto, (Martin S., 1991) avance l'hypothèse de l'existence d'une structure en mosaïque composée de sous populations de structures démographiques différentes. Dans ce cadre, on voit qu'un nombre important de facteurs peuvent interférer et influencer le mode de distribution spatial des individus formant une population (ou un ensemble de sous-populations).

Dans ce chapitre nous abordons l'étude du mode de distribution spatiale des vers de terre de Lamto sous l'angle des indices d'agrégation. Ces indices mesurent la tendance des individus à se trouver regrouper dans un certain volume de sol : le volume des unités d'échantillonnage. Les indices d'agrégation ne prennent pas en compte la position relative des échantillons les uns par rapport aux autres. Notre approche est ainsi très limitée et ne permet de distinguer que trois types de distribution spatiale: aléatoire, régulier et agrégé. L'objectif poursuivi dans ce chapitre est de rechercher d'éventuelles relations entre fluctuations saisonnières des effectifs des espèces de vers de terre dans différents faciès de savane et mode de distribution spatiale. Le mode de distribution spatiale peut-il être mis en relation avec l'évolution des effectifs des vers de terre contrôlés par les événements climatiques qui règlent le cycles des espèces de vers de terre Lamto ?

Un nombre encore limité de données est actuellement disponible sur les modes "d'organisation" spatiale chez les vers de terre. Les données disponibles indiquent que le type agrégé est de règle dans ce groupe taxinomique ainsi que c'est fréquemment le cas pour les organismes du sol (Cancela Da Fonseca, 1966; Cancela Da Fonseca & Stamou, 1982; Boag & Topham, 1984 ; Noe & Campbell, 1985; Ferris, Mullens & Foord, 1990; McSorley & Dickson, 1991; Robertson, 1994; Rossi, Delaville & Quénéhervé, 1996). Boag et al., (1994) présentent des résultats similaires pour quelques espèces de vers de terre. Enfin, en ce qui concerne les espèces tropicales, Grandval (1993) rapporte de forts coefficients d'agrégation pour l'espèce *Pontoscolex corethrurus* en forêt guyanaise. Dans un vertisol du sud de la Martinique, l'espèce pan-tropicale *Polypheretima elongata* présente également un mode d'organisation agrégatif et cela pour différents stades de son cycle biologique (Rossi, données non publiées). Enfin, l'analyse de l'agrégation spatiale d'un grand nombre d'espèces dans des zones soumises à différents mode d'occupation des sols en Colombie révèle fréquemment des patrons d'organisation agrégés (Jimenez comm. pers.).

Ce chapitre se compose de trois parties; dans un premier temps nous présentons une revue critique des différentes méthodes d'analyse de l'agrégation spatiale offertes au biologiste. La seconde partie a pour objectif de décrire les variations saisonnières du mode de distribution spatiale des vers de terre des savanes de Lamto dans deux faciès distincts: une savane arbustive et une savane herbeuse brûlée tous les ans. Deux hypothèses seront testées i) l'agrégation des espèces varie au cours du temps en relation avec les saisons et dépend donc du cycle biologique des différentes espèces et ii) les vers de terre sont très généralement distribués de façon fortement agrégée. La troisième partie vise à établir d'un indice d'agrégation général, indépendant de la densité moyenne des espèces aussi bien que de ses fluctuations saisonnières. L'indice d'agrégation dérivé de la loi de Taylor (Taylor, 1961, 1971; Taylor et al., 1988) est considéré comme spécifique (au sens propre du terme, c'est à dire qu'à une espèce correspond une et une seule valeur de l'indice) pourvu que le nombre d'échantillons utilisés soit très grand et couvre différentes saisons et plusieurs types d'habitat (Taylor et al., 1988). Un tel indice fournit une information très générale sur le comportement moyen des espèces. La question qui préoccupe au-delà de l'estimation d'un tel paramètre est de déterminer son sens biologique. Peut-on classer les espèces en fonction des valeurs de l'indice de Taylor? Existe-t-il une relation entre ces valeurs et les caractères bio-démographiques propres à chaque espèce?

4.2. Analyse de l'agrégation spatiale

De nombreuses méthodes mathématiques ont été proposées pour décrire le mode de distribution spatiale (voir une revue par Elliot, (1971)). Ces méthodes peuvent être réparties en deux grandes catégories: l'analyse de la distribution de fréquence des effectifs (§ 4.2.1) et le calcul des coefficients d'agrégation (§ 4.2.2). Dans tous les cas, des tests statistiques simples permettent de déterminer un seuil de significativité associé à un mode de distribution observé sous une hypothèse nulle donnée. Quoique beaucoup utilisées dans de nombreuses disciplines des sciences de la vie, ces méthodes apportent une information très générale qui gagne à être complétée par d'autres techniques d'analyse (Nicot, Rouse & Yandell, 1984). Un exemple d'application de l'approche classique par les coefficients d'agrégation allié aux techniques géostatistiques est donné dans (Rossi, Delaville & Quénéhervé, 1996) présenté en annexe A.

4.2.1. Les distributions de fréquence

L'utilisation des distributions de fréquence repose sur le principe que l'on peut décrire le comportement d'une variable dans un échantillon suivant la forme de la courbe (ou plus exactement l'histogramme) de distribution de fréquence de cette variable. Dans le cas des distributions spatiales, on s'intéresse au nombre d'animaux d'une espèce donnée récoltés par unité de prélèvement (counts per sampling units en anglais).

La distribution de fréquence de l'échantillon est ensuite comparée à l'une des différentes distributions de probabilité théoriques suivantes: la distribution de Poisson caractéristique d'une distribution spatiale aléatoire; la distribution binomiale négative, caractéristique des distributions spatiales agrégées et enfin loi binomiale positive, représentant des distributions spatiales régulières.

4.2.1.1. La loi de Poisson

La distribution de Poisson est un modèle théorique s'appliquant à des distributions observées caractérisées par une variance (σ^2) égale à la moyenne (\bar{x}) de l'échantillon ($\sigma^2 = \bar{x}$). La probabilité pour un échantillon de contenir x individus est alors:

$$P(x) = e^{-\lambda} \frac{\lambda^x}{x!}$$

avec λ le paramètre de la loi de Poisson. Le paramètre λ est estimé comme la moyenne arithmétique de l'échantillon (\bar{x}). On obtient ainsi par exemple la probabilité de trouver 0 individus

$$P(0) = e^{-\bar{x}} \frac{\bar{x}^0}{0!} = e^{-\bar{x}}$$

4.2.1.2. La loi binomiale négative

La distribution binomiale négative est un modèle théorique s'appliquant à des distributions observées caractérisées par une variance (σ^2) supérieure à la moyenne (\bar{x}) de l'échantillon ($\sigma^2 > \bar{x}$). La probabilité pour un échantillon de contenir x individus est alors:

$$P(x) = \left(1 + \frac{\mu}{k}\right)^{-k} \frac{(k+x-1)}{x!(k-1)!} \left(\frac{\mu}{\mu+k}\right)^x$$

Les paramètres μ et k sont estimés à partir de \bar{x} et \hat{k} avec

$$\hat{k} = \frac{\bar{x}}{s^2 - \bar{x}}$$

La loi binomiale négative s'est révélée être un modèle très représentatif des données issues de variables à distributions spatiales agrégées, du moins pour les espèces invertébrées (Anscombe, 1950; Bliss & Fisher, 1953; Elliot, 1971). La méthode d'estimation de k présentée ici est la plus simple et la moins précise; la technique la plus précise étant la maximum de vraisemblance. Cependant elle s'avère efficace pour de valeurs de k inférieures à 4 excepté si la moyenne est également inférieure à cette valeur (Anscombe, 1950).

4.2.1.3. La loi binomiale positive

La loi binomiale positive peut être utilisée pour décrire des distributions de fréquence lorsque la moyenne de l'échantillon est supérieure à la variance ($\bar{x} < s^2$). Cette loi décrit la distribution de fréquence des effectifs d'une population dont les individus sont distribués régulièrement dans l'espace (Elliot, 1971).

4.2.2. Les indices de dispersion

Un grand nombre d'indices mathématique ont été proposés pour comparer les différents patrons de distribution des populations. L'indice idéal doit prendre des valeurs continues depuis la situation où il y a nombre égal d'individus dans chaque échantillon (distribution parfaitement régulière) en passant par la distribution aléatoire (variance et moyenne égales) jusqu'à la contagion maximale où tous les individus se trouvent dans le même échantillon. De plus, l'indice idéal ne doit pas être influencé par la taille de l'unité d'échantillonnage non plus que par le nombre total d'échantillons prélevés, la densité moyenne ou encore le nombre total d'individus collectés tous échantillons confondus (Elliot, 1971). Un tel indice reste malheureusement à inventer. Nous présenterons quatre indices parmi les plus fréquemment rencontrés dans la littérature.

4.2.2.1. Le rapport variance sur moyenne

Nous l'avons vu, dans le cas d'une loi de Poisson, la variance est égale à la moyenne. Le rapport variance / moyenne est alors égal à 1. C'est la significativité de l'écart entre la valeur observée et 1 que l'on teste. On note I le rapport variance / moyenne.

Si $I = 1$: L'échantillon suit une loi de Poisson, la distribution de l'espèce est aléatoire.

Si $I > 1$: La distribution est de type agrégative

Si $I < 1$: La distribution est de type régulière

On teste l'écart entre $I = \frac{\sigma^2}{\bar{x}} = \frac{\sum(x - \bar{x})^2}{(n-1)\bar{x}}$ et 1

On montre que la variable $I(n-1)$ suit un χ^2 à $n-1$ ddl (n =taille de l'échantillon) que l'on calcule comme:

$$\chi^2 \text{ observé} = (n-1)I = s^2(n-1)/\bar{x}$$

On utilise un test bilatéral car l'hypothèse alternative est double. En effet, l'hypothèse nulle est " $I=1$ (=distribution aléatoire)" et on la teste contre les hypothèses alternatives suivantes:

- a) " $I < 1$ (=distribution régulière)"
- b) " $I > 1$ (=distribution agrégée)"

Le test s'effectue avec un risque de première espèce $\alpha=0,05$, cependant les valeurs seuils du χ^2 sont prises pour $p=0,975$ et $p'=0,025$ (le test est bilatéral).

On calcule la valeur du χ^2 observé que l'on compare aux deux valeurs théoriques pour $p=0,975$ et $p'=0,025$. La règle de décision est la suivante:

-Si $\chi^2_{p=0,975} < \chi^2 \text{ observé} < \chi^2_{p'=0,025}$, l'hypothèse nulle n'est pas rejetée.

-Si $\chi^2_{p=0,975} > \chi^2 \text{ observé}$, l'hypothèse nulle est rejetée et l'hypothèse alternative a) est acceptée.

-Si $\chi^2_{p=0,025} < \chi^2 \text{ observé}$, l'hypothèse nulle est rejetée et l'hypothèse alternative b) est acceptée.

Le Tableau 4-1 page 66 indique les bornes de variation de divers indices d'agrégation. On constate que le rapport variance sur moyenne varie de 0 pour les distributions régulières (homogènes) jusqu'à la valeur $\sum x$ qui représente la somme des individus présents dans l'ensemble des échantillons prélevés et constitue la valeur maximale de l'agrégation. Par conséquent, cet indice ne permet pas déterminer une valeur absolue de l'agrégation car il dépend de la densité de la population. En particulier il ne permet pas de comparer l'agrégation de populations de densité fortement différentes. En revanche il constitue un excellent indice d'écart à une distribution aléatoire.

Tableau 4-1 Valeurs de quelques indices de dispersion pour une distribution régulière, aléatoire et contagieuse. n =nombre total d'échantillons prélevés ; \bar{x} =moyenne arithmétique des effectifs ; σ^2 =variance des effectifs ; $\sum x = n\bar{x}$ = nombre total d'organisme prélevés. Modifié d'après Elliot (1971).

Indices	Régularité maximale	Distribution aléatoire	Agrégation maximale
$\frac{s^2}{\bar{x}}$ variance/moyenne	0	1	$\sum x$
I_s Morisita	$1 - \frac{n-1}{\sum x - 1}$	1	n
$\frac{1}{k}$ Binomiale négative	$-\frac{1}{\bar{x}}$	0	$n - \frac{1}{\bar{x}}$
b Loi de Taylor	0	1	—

4.2.2.2.L'indice de Morisita

L'indice de Morisita (1959) se calcule de la façon suivante:

$$I_s = n \frac{\sum (x^2) - \sum x}{(\sum x)^2 - \sum x}$$

L'indice de Morisita vaut 1 pour une distribution aléatoire; est inférieur à 1 pour une distribution régulière et supérieur à 1 pour les distributions contagieuses; on teste l'écart à une distribution aléatoire au seuil $p < 0,05$ lorsque $I_s(\sum x - 1) + n - \sum x$ est hors des bornes d'un Chi-2 à $n-1$ degrés de liberté.

Cet indice est approprié à une comparaison de l'agrégation pour des populations de distribution contagieuse ayant des densités différentes car il est indépendant de la densité moyenne \bar{x} ainsi que du nombre total d'individus capturés sur l'ensemble des échantillons $\sum x$ (Tableau 4-1 page 66). Il est en revanche très sensible au nombre total d'unités d'échantillonnage n (Tableau 4-1) ce qui implique que l'utilisateur désireux d'effectuer des comparaisons d'agrégation entre populations fasse un effort d'échantillonnage sensiblement équivalent pour chacune d'entre elles.

4.2.2.3.L'indice de la loi binomiale négative

Un autre indice couramment rencontré dans la littérature est l'indice basé sur l'inverse du paramètre k de la loi binomiale négative. Cet indice se construit simplement comme l'inverse du paramètre k de la distribution binomiale négative. $1/k$ mesure la tendance à l'agrégation d'une population. En toute rigueur cet indice ne doit être appliqué que lorsque la distribution de fréquence de l'échantillon suit la binomiale négative. Elliot (1971) indique que cet indice est très sensible à la taille des unités d'échantillonnage.

4.2.2.4.L'indice b de la loi de Taylor

L'indice d'agrégation de la loi de Taylor est une mesure de l'agrégation "moyenne" d'une espèce. Il est basé sur la relation linéaire fréquemment observée entre le log de la moyenne et le log de la variance d'une ensemble d'échantillons indépendants. Cet indice a des propriétés particulières et requiert un effort d'échantillonnage considérablement plus important que les, indices cités précédemment. Sa propriété la plus remarquable est que selon (Taylor, 1961; Elliot, 1971; Taylor, 1971, 1984; Taylor et al., 1988) il fournit une valeur spécifique pour chaque espèce pourvu qu'un effort d'échantillonnage particulièrement conséquent ait été fourni. Nous reviendrons en détail sur cet indice dans la section 4.4.2.3 page 75.

4.2.3. Conclusions

Cette courte revue des différents outils statistiques permettant la mesure de la tendance d'une espèce à être agrégée dans l'espace montre les insuffisances de la plupart des indices disponibles dans la littérature. Nous avons opté pour l'utilisation de l'indice de Morisita qui apparaît relativement fiable comme mesure de l'agrégation lorsque des populations de densité variable sont étudiées. Dans un deuxième temps nous proposons une approche plus générale, basée sur l'indice de la loi de Taylor afin de rechercher des relations entre les caractéristiques écologiques des espèces de vers de terre de Lamto et leur mode de distribution spatiale.

4.3. Fluctuations saisonnières de l'agrégation des vers de terre dans les savanes de Lamto

Dans les savanes de Lamto, Lavelle (1978) a décrit d'importantes fluctuations de densité et de biomasse moyenne mensuelle pour les espèces de vers de terre au cours des saisons. Lorsque les conditions climatiques le permettent, la densité des différentes espèces des savanes de Lamto

augmente de façon très marquée ce qui n'a pas nécessairement d'effet sur le mode de distribution spatial des individus.

Considérons une population fictive distribuée régulièrement dans l'espace, si lors d'un pic d'augmentation du nombre moyen d'individus par unité de surface le mode de distribution reste inchangé, les indices d'agrégation resteront très proches. A contraire, si l'accroissement de densité est lui-même hétérogène dans l'espace, la tendance à l'agrégation va s'accroître. De plus, on peut s'attendre à observer une nouvelle variation de l'agrégation dans les mois qui suivent à mesure que la densité décroît dans les zones de peuplement les plus denses. Nous avons des raisons de supposer que durant les phases de recrutement l'agrégation de beaucoup d'espèces augmente car il est très fréquent de trouver dans un même prélèvement de 50x50x10 cm un nombre important de cocons de vers d'une même espèce (jusqu'à 7 cocons de l'espèce *Millsonia anomala* dans un prélèvement tandis que les échantillons voisins n'en comportaient aucun ou un seul). Le déplacement horizontal des adultes semblent extrêmement limité ce qui conduit à une hyper-agrégation des cocons déposés dans un volume limité de sol dans la "zone d'activité" de l'adulte. Nous avons en effet observé dans un vertisol du sud de la Martinique pour l'espèce *Polypheretima elongata* que l'agrégation était plus forte pour les cocons que pour les juvéniles, eux-mêmes, plus agrégés que les adultes (Rossi, JP, données non publiées). L'origine d'une telle organisation est nous semble-t-il, liée à des processus de mortalité des juvéniles plus marqués dans les zones de forte densité, ainsi peut être que des mouvements horizontaux densité-dépendants.

Le suivi des fluctuations saisonnières de la densité et de l'agrégation des espèces de vers de terre de Lamto a été réalisé dans deux faciès de savane, une savane herbeuse, une savane arbustive (toutes deux brûlées chaque année). Les données présentées ici ont été collectées en 1971-1972 par P. Lavelle (1978).

4.3.1. Echantillonnage

Chaque mois, entre juin 1971 et décembre 1972 entre 9 et 18 prélèvements ont été réalisés dans chacune des savanes citées plus haut. La localisation spatiale de chaque point de prélèvement était déterminée suivant un plan d'échantillonnage aléatoire simple. Un prélèvement unitaire consistait en un monolithe de sol de 1 m² sur une profondeur de 60 cm. Le bloc était "découpé" en tranches de 10 cm d'épaisseur et les vers de terre présents triés manuellement (Lavelle, 1978). Les données présentées ici sont constituées du cumul des valeurs observées entre 0 et 60 cm, elles représentent l'essentiel des effectifs des différentes populations présentes (Lavelle, 1978).

Pour chaque faciès de savane et pour chaque mois on a procédé à l'estimation des indices d'agrégation de Morisita. Les valeurs ont été testées afin de déterminer le mode de distribution spatiale de chaque espèce qui peut être régulier, aléatoire ou agrégé (contagieux). Sur le même graphique on a représenté simultanément les variations temporelles de la densité les valeurs de l'indice de Morisita (Figure 4-1 page 69 et Figure 4-2 page 70). Les valeurs de l'indice et leur significativité statistique sont indiquées dans le Tableau 4-2 page 71.

4.3.2. Résultats

4.3.2.1. Famille des Eudrilidae

Le groupe des Eudrilidae comprend deux espèces *Stuhlmannia porifera* et *Chuniodrilus zielae*. *C. zielae* domine en savane arbustive tandis que c'est la seconde espèce *S. porifera* qui est la plus abondante en savane herbeuse (Lavelle, 1978 p. 82). Pour ces espèces de petite taille on observe un mode de distribution spatiale de type contagieux tout au long de l'année et ceci quelque soit le faciès de savane considéré.

Savane herbeuse

Savane arbustive

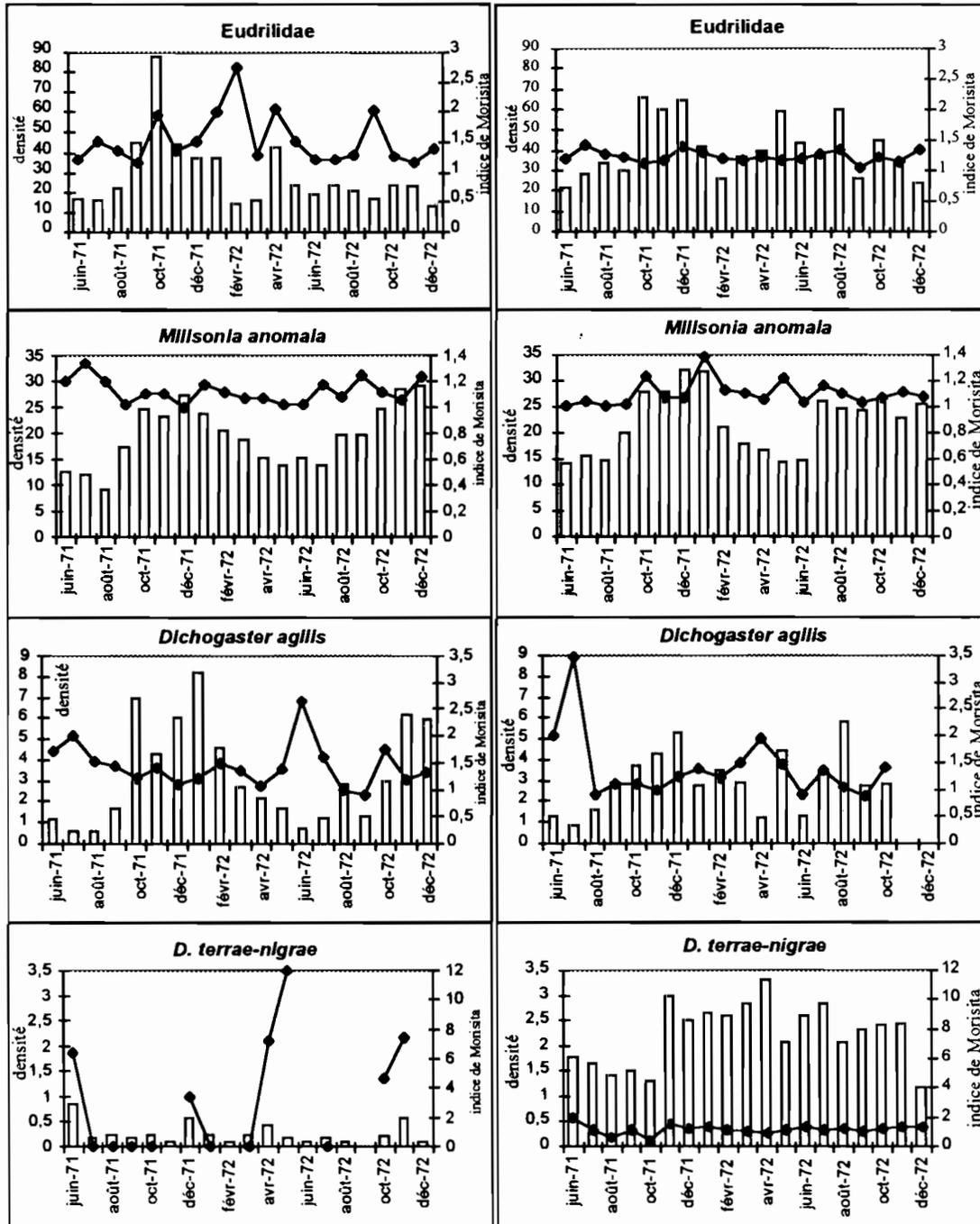


Figure 4-1 Variations saisonnières de la densité (exprimée en individus par m²) et des valeurs de l'indice d'agrégation de Morisita pour diverses espèces de vers de terre de Lamto.

Savane herbeuse

Savane arbustive

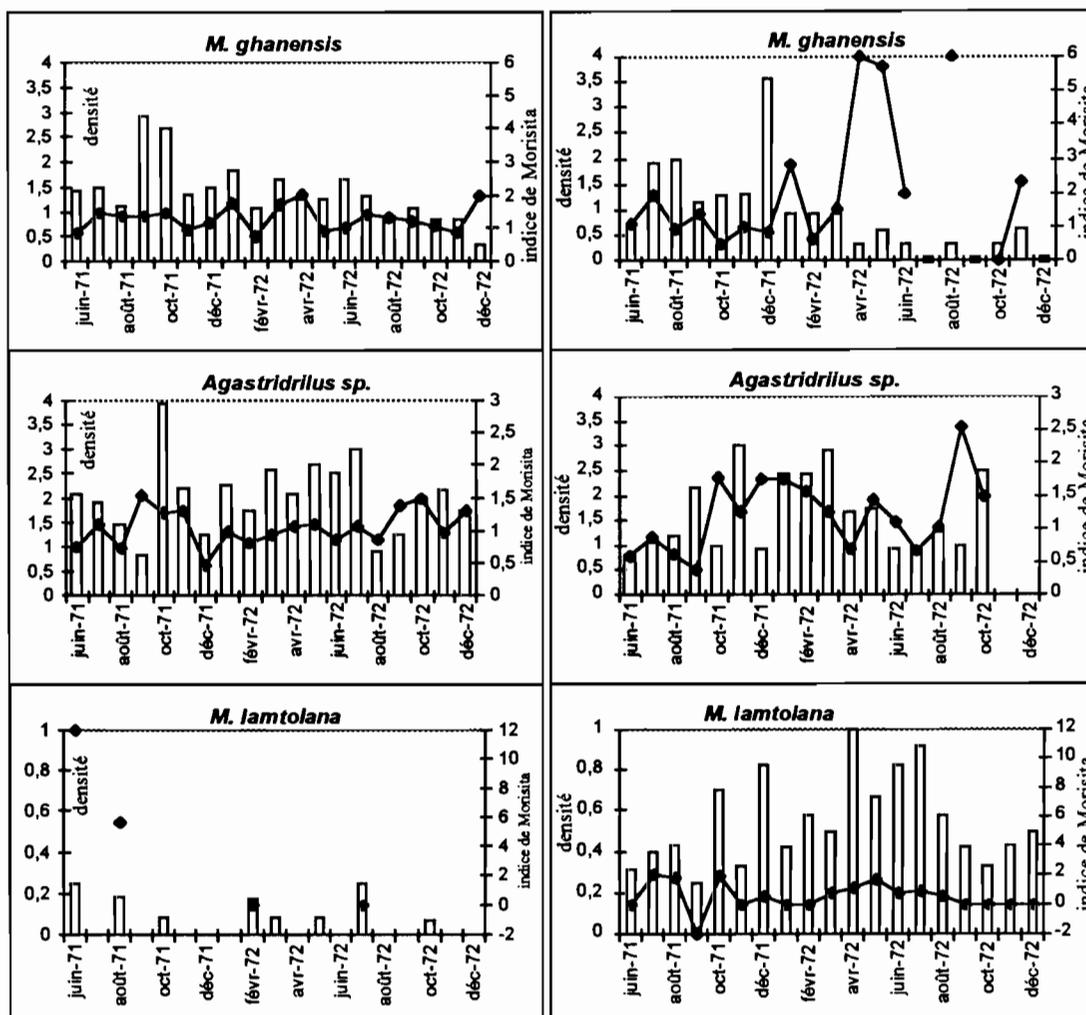


Figure 4-2 Variations saisonnières de la densité (exprimée en individus par m²) et des valeurs de l'indice d'agrégation de Morisita pour diverses espèces de vers de terre de Lamto.

De plus, si on note parfois une augmentation de l'indice de Morisita avec un accroissement de densité de la population, ceci n'est pas une règle générale (voir par exemple les mois de septembre et octobre 1971 en savane arbustive).

Il y a d'importantes fluctuations saisonnières dans l'agrégation des Eudrilidae. Elles suivent parfois des phases d'accroissement marqué des effectifs ou au contraire une baisse marquée de la densité. Aucune relation claire avec les modifications de densité et/ou les périodes de reproduction n'est observée.

4.3.2.2. *Millsonia anomala*

Cette espèce présente deux phases de reproduction très marquées, en juillet-août et en décembre-janvier, Lavelle (1978) souligne cependant la capacité de l'espèce à produire des cocons tout au long de l'année. On ne retrouve aucune relation entre les variations saisonnières de la densité et l'agrégation des individus.

Tableau 4-2: Valeurs de l'indice d'agrégation de Morisita pour les espèces de vers de terre des savanes herbeuses et arbustives de Lamto.

Savane	herbeuse <i>Eudrilidae</i>	arbustive <i>Eudrilidae</i>	herbeuse <i>M. anomala</i>	arbustive <i>M. anomala</i>	herbeuse <i>D. agilis</i>	arbustive <i>D. agilis</i>	herbeuse <i>D. terrae-nigrae</i>	arbustive <i>D. terrae-nigrae</i>		
juin_71	1,217 *	1,192 *	1,199 *	1,014 †	1,714 †	2,007 *	6,400 *	2,004 *		
juil_71	1,519 *	1,436 *	1,340 *	1,047 †	2,000 †	3,462 *	0,000 †	1,100 †		
août_7	1,362 *	1,279 *	1,204 *	1,017 †	1,511 †	0,909 †	0,000 †	0,663 †		
sept_71	1,182 *	1,220 *	1,024 †	1,018 †	1,438 †	1,109 †	0,000 †	1,098 †		
oct_71	1,945 *	1,128 *	1,111 *	1,231 *	1,219 *	1,096 †	0,000 †	0,385 #		
nov_71	1,369 *	1,180 *	1,102 *	1,070 *	1,404 *	0,979 †	N.D.	N.D	1,524 *	
déc_71	1,523 *	1,396 *	0,998 †	1,076 *	1,099 †	1,250 *	3,429 *	1,241 †		
jan_72	2,015 *	1,305 *	1,174 *	1,391 *	1,219 *	1,386 *	0,000 †	1,355 *		
fév_72	2,748 *	1,201 *	1,116 *	1,125 *	1,495 *	1,213 †	N.D.	N.D	1,187 †	
ars_7	1,289 *	1,186 *	1,067 *	1,106 *	1,355 *	1,492 *	0,000 †	1,048 †		
av_72	2,063 *	1,227 *	1,071 *	1,058 *	1,071 †	1,943 *	7,200 *	0,892 †		
mai_72	1,527 *	1,164 *	1,022 †	1,222 *	1,389 †	1,454 *	12,000 *	1,120 †		
juin_72	1,209 *	1,195 *	1,029 †	1,036 *	2,667 *	0,900 †	N.D.	N.D	1,368 *	
juil_72	1,218 *	1,285 *	1,181 *	1,161 †	1,600 †	1,346 *	0,000 †	1,176 †		
août_7	1,306 *	1,343 *	1,083 *	1,103 *	0,984 †	1,048 †	N.D.	N.D	1,280 †	
sept_72	2,035 *	1,039 *	1,243 *	1,037 *	0,900 †	0,864 †	N.D.	N.D	1,079 †	
oct_72	1,265 *	1,231 *	1,114 *	1,072 †	1,740 *	1,412 *	4,667 †	1,212 †		
nov_72	1,164 *	1,141 *	1,057 *	1,114 *	1,191 *	N.D.	N.D	7,500 *	1,323 †	
déc_72	1,403 *	1,356 *	1,233 *	1,085 *	1,313 *	N.D.	N.D	N.D.	N.D	1,319 †

* distribution agrégée † distribution aléatoire. # distribution régulière N.D. non déterminé, les densités étant nulles.

Tableau 4-3 Valeurs de l'indice d'agrégation de Morisita pour les espèces de vers de terre des savanes herbeuses et arbustives de Lamto.

Savane	herbeuse		arbustive		herbeuse		arbustive		herbeuse		arbustive	
	<i>M. ghanensis</i>	†	<i>M. ghanensis</i>	†	<i>Agastrodrilus sp.</i>	†	<i>Agastrodrilus sp.</i>	†	<i>M. lamtoiana</i>	*	<i>M. lamtoiana</i>	†
juin_71	0,882	†	1,083	†	0,760	†	0,578	†	12,000	*	0,000	†
juil_71	1,464	†	1,921	*	1,107	†	0,875	†	N.D.	N.D.	2,000	†
août_71	1,392	†	0,963	†	0,737	†	0,618	†	5,667	†	1,867	†
sept_71	1,397	*	1,385	†	1,528	†	0,388	#	N.D.	N.D.	-2,000	#
oct_71	1,476	*	0,513	†	1,265	*	1,778	†	N.D.	N.D.	1,905	†
nov_71	0,943	†	1,000	†	1,315	†	1,257	†	N.D.	N.D.	0,000	†
déc_71	1,176	†	0,864	†	0,457	#	1,745	†	N.D.	N.D.	0,533	†
jan_72	1,766	*	2,836	*	0,991	†	1,744	*	N.D.	N.D.	0,000	†
fév_72	0,769	†	0,655	†	0,800	†	1,567	*	0,000	†	0,000	†
mars_72	1,705	*	1,527	†	0,929	†	1,250	†	N.D.	N.D.	0,800	†
av_72	2,057	*	6,000	*	1,080	†	0,695	†	N.D.	N.D.	1,091	†
mai_72	0,914	†	5,714	*	1,089	†	1,429	†	N.D.	N.D.	1,714	†
juin_72	1,011	†	2,000	†	0,855	†	1,091	†	N.D.	N.D.	0,800	†
juil_72	1,400	†	N.D.	N.D.	1,067	†	0,655	†	0,000	†	0,873	†
août_72	1,309	†	6,000	*	0,873	†	1,029	†	N.D.	N.D.	0,571	†
sept_72	1,231	†	N.D.	N.D.	1,371	†	2,545	*	N.D.	N.D.	0,000	†
oct_72	1,061	†	0,000	†	1,476	*	1,490	*	N.D.	N.D.	0,000	†
nov_72	0,848	†	2,333	†	0,966	†	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	0,000	†
déc_72	2,000	†	N.D.	N.D.	1,314	†	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	0,000	†

* distribution agrégée † distribution aléatoire. # distribution régulière N.D. non déterminé, les densités étant nulles.

4.3.2.3. Autres espèces

On observe une absence de relation entre agrégation et fluctuations saisonnières de la densité pour l'ensemble des espèces composant le peuplement de vers de terre de Lamto. Les espèces de grande taille sont globalement peu agrégées (Tableau 4-2 et Tableau 4-3) et fréquemment distribués de façon aléatoire. On rencontre même un cas de distribution régulière pour *Agastrodriilus* sp en savane herbeuse en décembre 1971.

4.3.3. Conclusions

Les estimations de l'indice de Morisita montrent l'indépendance de la distribution spatiale des vers de terre par rapport à la densité des populations. On n'a pas observé de cycle précis des valeurs prises par l'indice et ceci semble valable pour l'ensemble des espèces des savanes de Lamto. Ainsi il apparaît que le mode de distribution spatiale des vers de terre est indépendant de l'état des populations et des saisons. Ceci à l'échelle du mètre carré. Les indices d'agrégation ne fournissent en effet aucune information sur le mode de distribution dans l'espace aux échelles supérieures à la surface des unités élémentaires d'échantillonnage.

Contrairement à ce que nous supposions initialement, les vers de terre n'ont pas systématiquement une distribution contagieuse. En effet on observe fréquemment des distributions aléatoires et même régulières dans un cas.

Par ailleurs, on observe des valeurs du coefficient de Morisita plus faibles pour les espèces de grande taille. Cette tendance n'est pas liée au fait que les densités des espèces de grande taille sont plus faibles puisque l'indice est indépendant de la densité. Ceci laisse supposer un mode d'occupation de l'espace variable suivant les biologies respectives des espèces. Cet aspect du problème fera l'objet du paragraphe suivant.

4.4. L'indice d'agrégation de Taylor comme paramètre synthétique de l'agrégation spatiale

4.4.1. Introduction

Les différents indices d'agrégation présentés plus haut ont été utilisés pour décrire un nombre très important de taxa, dans des gammes de densités variables. Pour une espèce, à une saison donnée et pour un habitat particulier, l'un ou l'autre de ces indices décrit la tendance des organismes à former des agrégats ou "taches" dans l'espace. Si les indices ne permettent pas une description précise de ces structures spatiales, ils ont l'avantage d'en extraire un "résumé" sous forme de valeur numérique simple. Nous allons aborder maintenant le problème de l'agrégation des espèces au sens "comportemental" c'est à dire sensu (Taylor, 1971). L'indice d'agrégation de Taylor (Taylor, 1961) est utilisé pour estimer un indice d'agrégation moyen pour différentes espèces de vers de terre de Lamto. On recherchera ensuite d'éventuelles relations entre agrégation et divers paramètres bio-démographiques et morphologiques.

4.4.2. Earthworm aggregation in the savannas of Lamto (Côte d'Ivoire)¹

Jean-Pierre Rossi & Patrick Lavelle, *Applied Soil Ecology*, 1998, 7, 195-199.

4.4.2.1. Introduction

Living beings are generally distributed neither at random nor regularly. Many studies have demonstrated the clumped nature of organisms' spatial distribution irrespective of the kind of organism or the ecosystem considered. The spatial heterogeneity of populations and communities is an important issue in soil ecology. Basically three kinds of pattern may be distinguished: regular, random and clumped. Many organisms living in the soil display aggregated (clumped) distributions: earthworms (Poier and Richter, 1992; Rossi et al., 1997) and nematodes (Webster and Boag, 1992; Wallace and Hawkins, 1994; Robertson and Freckman, 1995; Rossi et al., 1996). Beyond the clumped nature of the distribution, assessment of pattern complexity requires mapping of the populations. The aim of this work was first to investigate the spatial distribution of the seven species forming the earthworm community in the savannas of Lamto (Côte d'Ivoire). In addition, several maps of the various species were established to describe the pattern at the field scale. Finally, the possible relationships between the aggregation index and the main biological parameters that determine ecological categories of earthworm species were assessed.

4.4.2.2. Materials and methods

4.4.2.2.1. Study site

This study was carried out at Lamto, Côte d'Ivoire (5°02'W, 6°13'N). The climate is characterized by a high mean annual temperature (28°C) and irregular rainfall (average 1300 mm yr⁻¹) with a dry season from November to March and in August. Most soils lie on a granitic bedrock and are classified as Ferralsol (F.A.O. classification). The vegetation is a mosaic of grass and shrub savannas and forest patches. The savannas are maintained by annual burning. Three savanna types were investigated: a grass savanna, a shrub savanna and a savanna which had been protected from fire for 12 years.

In this paper we use data recorded in 1971 and 1972 by Lavelle (1978) to assess earthworm aggregation. Data collected by Rossi in 1994 and 1995 (Rossi, unpublished) were used to build earthworm maps and to illustrate their pattern at the field scale.

4.4.2.2.2. Sampling design

Lavelle (1978) data were collected by sampling the three savanna types mentioned above each month from June 1971 to December 1972 by means of 12 monoliths (100x100x60 cm) randomly distributed in the different sites. The earthworms were handsorted (Lavelle, 1978).

Earthworm spatial pattern was investigated by analysing 100 sampling points regularly distributed on a square grid with 5 m sides. Earthworms were sampled in July 1994, May and November 1995. A 25x25x10 cm monolith was taken at each sampling point and the earthworms were handsorted.

¹) Note associée à un poster présenté au XIIème congrès international de zoologie des sols tenu à Dublin en juillet 1996

4.4.2.2.3. Statistical analysis

Aggregation of earthworm populations was quantified using Taylor's Power Law (Taylor, 1961; Taylor et al., 1978; Taylor, 1984). The method is based on an empirical relationship between the mean (m) and the variance S^2 which appear to be related by a simple power law:

$$s^2 = am^b$$

The parameters a and b are population parameters. b is considered to be an intrinsic measure of population aggregation varying continuously from zero for regular distribution ($s^2=a$ with $a<1$) through 1 for random distribution ($s^2=m$ with $a=1$) to ∞ for highly clumped distribution (Taylor, 1961).

The parameter a is a scaling factor depending chiefly upon sample unit size (Taylor, 1961; Elliot, 1971). The exponent b is considered to be a true population statistic and is used as an aggregation index. The factors affecting the mean density are absorbed in a if they are proportional or in b if they are specific. Moreover, b is assumed to be independent of the mean and is thus a value measuring aggregation without being modified by mean density of the population under study (Taylor, 1971; 1984; Taylor et al., 1988).

The parameters a and b are determined by linear regression of sample means and variances after the data are log-transformed:

$$\log s^2 = \log a + b \log m$$

Taylor's power law was applied to the data from Lavelle (1978). For each earthworm species the data pairs used for regression analysis were the means and variance of 12 monoliths, independent of savanna type and sampling date.

Mesh maps of the earthworm density were generated from a data grid formed by values interpolated using the Weighted Moving Averages method (see e.g. Burrough, 1987, pp. 237-239). The weighted moving average is computed as:

$$\hat{Z}(x_0) = \sum_{i=1}^n w_i Z(x_i) / \sum_{i=1}^n w_i$$

where $\hat{Z}(x_0)$ is the estimate of the variable Z at point x_0 , $Z(x_i)$ the sample value of the variable at point x_i , n the number of sample points used in the estimation procedure and w_i the weighting coefficients applied to the $Z(x_i)$ values. The weights w_i are given by a function of the distance between x_0 and x_i . We used the inverse squared distance weighting:

$$\hat{Z}(x_j) = \sum_{i=1}^n [Z(x_i)/d_{ij}^2] / \sum_{i=1}^n (1/d_{ij}^2)$$

where the x_j are the points at which the variable is estimated, d_{ij} is the distance between x_i and x_j .

The relationships between the earthworms spatial dispersion and their morphological and life history traits were assessed by performing a standardized Principal Component Analysis (PCA) (Webster and Oliver, 1990) on the following parameters (annual fecundity, average fresh weight, average juvenile and adult length, growth period, life expectancy, vertical distribution and length to width ratio) (data from Lavelle 1973; 1979) and the index of aggregation. Tableau 4-4 page 76 lists the variables included in the standardized PCA and their abbreviations. In a standardized PCA, the data are normalized and thus the variances are equal to 1 whilst means are equal to zero for all variables. The eigenvalues are directly linked to the proportion of the total inertia

that is accounted for by the factorial axes. Then, an eigenvalue greater than 1 corresponds to a factorial axis accounting for an amount of variability greater than any of the original variables do. A factorial axis is considered as significant provided its associated eigenvalue is superior to 1.

Tableau 4-4 Variables included in the standardized PCA and their abbreviations.

Variables utilisées dans l'ACP sur variables centrées-réduites et leur abréviation.

Variable	Abbreviation
Aggregation index	Agg
Annual Fecundity	AFe
Average Fresh Weight	AFW
Average Juvenile Length	AJL
Average Adult Length	AAL
Growth Period	GPe
Life Expectancy	LEx
Vertical Distribution in soil(average annual depth)	VDi
Length:Width ratio	L:W

4.4.2.3. Results

4.4.2.3.1. Taylor's Power Law and aggregation

Seven earthworm species were investigated using the Taylor's Power Law. These comprised two epigeic species, (*Dichogaster agilis* (Omodeo and Vaillaud) and *Millsonia lamtoiana* (Omodeo and Vaillaud)), 2 polyhumic species (*Agastrodrius opisthogynus* (Omodeo and Vaillaud) and *Chuniodrilus zielae* (Omodeo)), one mesohumic species (*Millsonia anomala* (Omodeo)) and two oligohumic species (*Dichogaster terrae nigrae* (Omodeo and Vaillaud), *Millsonia ghanensis* (Sims)). In each case, the slope of the log-log regression of the mean against the variance was highly significantly different from 0 ($P < 0.0001$). Tableau 4-5 page 76 gives the values of the index of aggregation.

Tableau 4-5 Taylor's Power Law parameters for a range of African earthworm species (standard error in parentheses).

L'indice de la loi de Taylor pour une série de vers de terre africains (erreur standard entre parenthèses)

Species	<i>b</i> value
<i>Agastrodrius opisthogynus</i> (Omodeo and Vaillaud)	1.140 (0.130)
<i>Dichogaster agilis</i> (Omodeo and Vaillaud)	1.324 (0.084)
<i>Dichogaster terrae nigrae</i> (Omodeo and Vaillaud)	1.121 (0.069)
<i>Chuniodrilus zielae</i> (Omodeo)	1.724 (0.169)
<i>Millsonia anomala</i> (Omodeo)	1.626 (0.221)
<i>Millsonia ghanensis</i> (Sims)	1.025 (0.076)
<i>Millsonia lamtoiana</i> (Omodeo and Vaillaud)	1.026 (0.007)

4.4.2.3.2. Earthworm maps

Only results obtained in the grass savanna are presented here. The map (Figure 4-3 A page 77) of earthworm density shows the presence of large patches of *ca.* 20 m in diameter for *C. zielae*. The map for *M. anomala* (Figure 4-3 B page 77) illustrates the alternating peaks and troughs often observed in earthworm spatial patterns (Rossi et al., 1997).

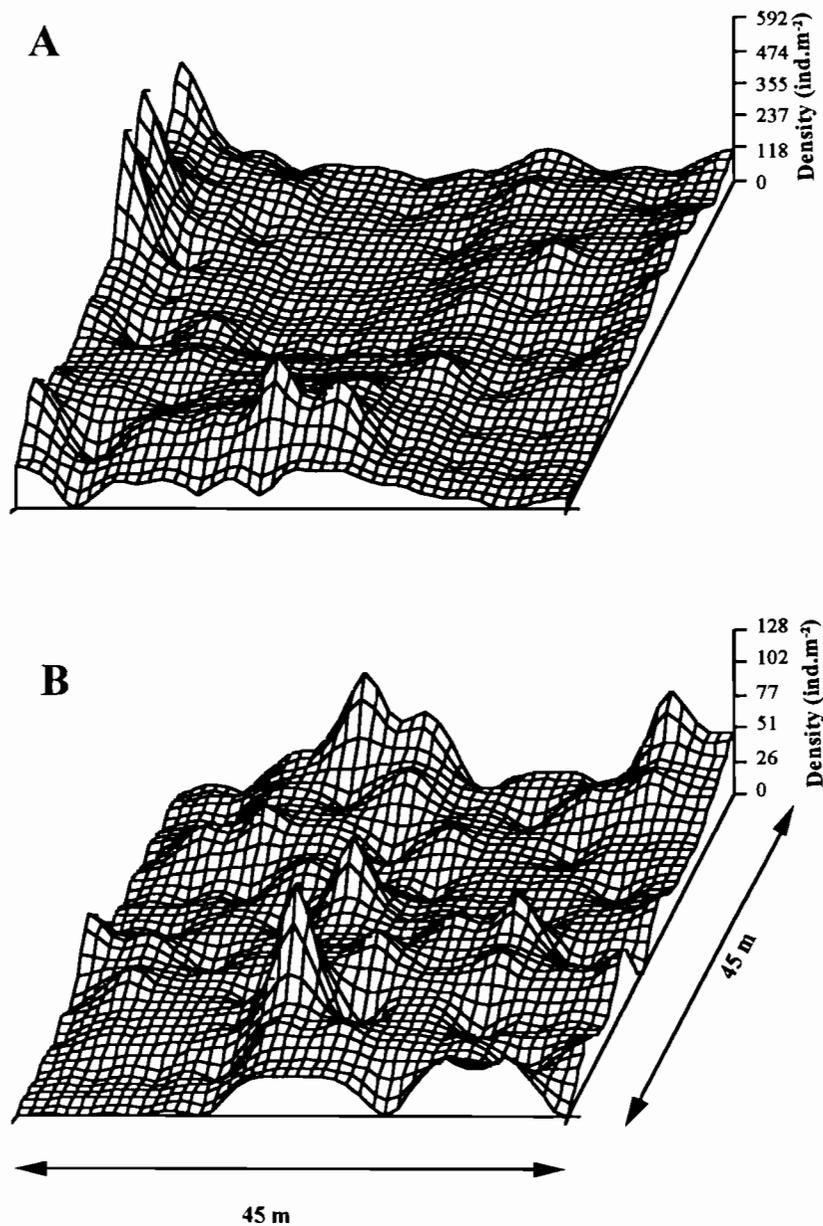


Figure 4-3 (A) Map of the earthworm *Chuniodrillus zielae* density and (B) Map of *Millsonia anomala* (juvenile) density in the grass savanna of Lamto.

(A) Carte de la densité de l'espèce *Chuniodrillus zielae* et (B) carte de la densité du stade juvénile de l'espèce *Millsonia anomala* dans les savanes herbeuses de Lamto

A) Principal Component Analysis

The analysis was performed with the software MacMul (Thioulouse, 1989; 1990). Only the first two axes accounted for a significant part of the total inertia (eigenvalues 1 and 2 respectively corresponding to 62.8% and 23.3% of the total inertia) (Figure 4-4 (A) page 78).

PC1 shows the opposition between the variables fecundity and aggregation against life expectancy, growth period and species length (Figure 4-4 (A) page 78).

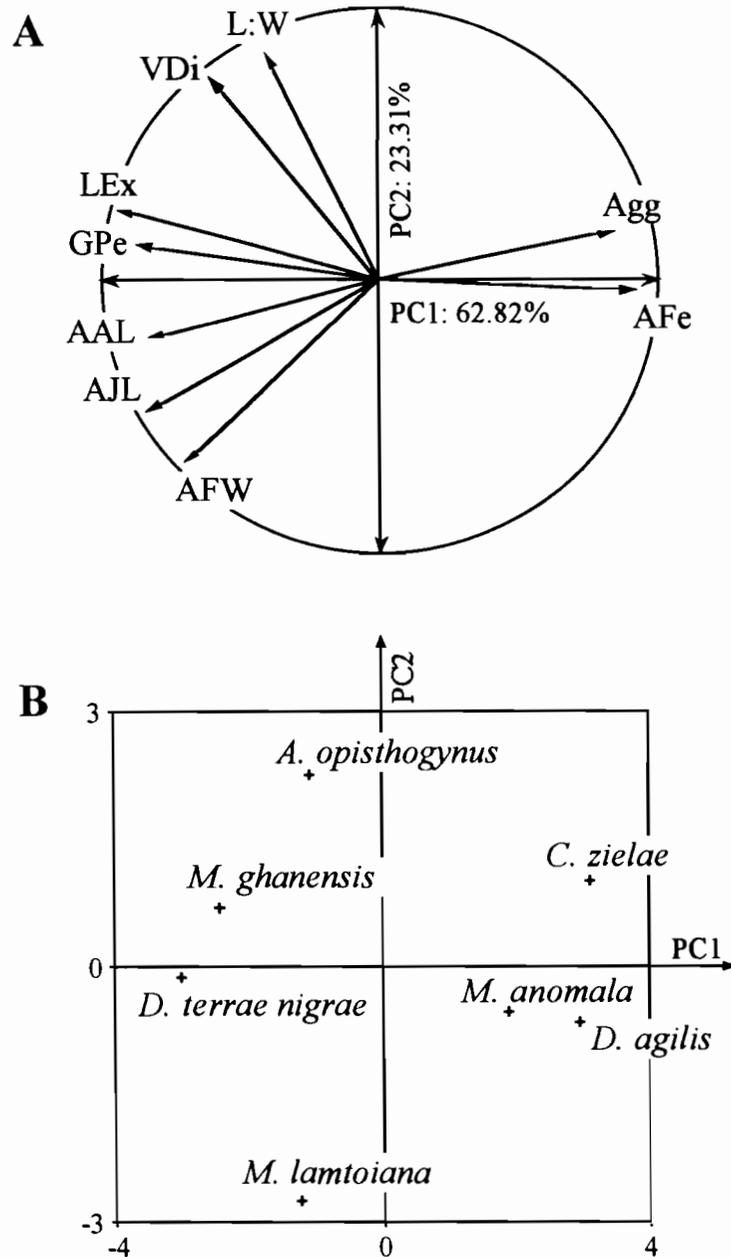


Figure 4-4. (A) Factorial map of the PCA of various demographic morphological earthworm parameters and the Taylor's Power Law index of aggregation (see Table I for abbreviations) and (B) Projection of the earthworm species onto the principal components PC1 and PC2.

(A) Carte factorielle des variables démographiques et morphologiques et du paramètre d'agrégation de Taylor (voir Tableau 4-4 page 76 pour la signification des abréviations) et (B) Projection des espèces de vers de terre sur les axes principaux 1 et 2.

Along PC2, the variables Length:Width ratio and vertical distribution are opposite to the average weight. PC2 shows the effect of the form and size of the earthworm species (large correlation between L:W ratio and AFW with that axis).

The ordination of the 7 species on PC1 and PC2 shows a grouping of species with high aggregation index and fecundity on the right hand side in contrast to species with low aggregation, large size and long growth periods on the left side of PC1 (Figure 4-4 (B) page 78).

PC2 segregates species in function of their shape (*i.e.* high L:W ratio: *A. opisthogynus* against low L/W ratio *M. Lamtoiana*) from larger species. The species spatial patterning has no effect on PC2 as the coordinates of the variable "aggregation" along this axis is very low.

4.4.2.4. Discussion

The measurement of spatial distribution by the Taylor Power law index provides values highly correlated with demographic and morphological variables and particularly with fecundity.

These results show that the smaller a species is and the higher its fecundity, the more it is aggregated. By contrast, large sized species that have a lower fecundity rate display spatial distribution close to random (*i.e.* b values close to 1).

These b values were estimated by computing the index from samples recorded in various savannas and at different dates, and hence may be taken as species specific (Taylor et al., 1988). The maps of earthworm density reveal the diversity of aggregated patterns and furnish complementary information. Our results indicate that the spatial dispersion of a given species is related to its life history and morphological traits and hence may be included in the definition of ecological categories.

4.4.2.5. Acknowledgements

We thank Raphaël Zouzou Bi Danko for field assistance in Lamto and two anonymous referees for detailed comments on an earlier draft.

4.4.3. Résumé étendu

Les indices d'agrégation classiques (§ 4.2.1 page 64 et § 4.2.2 page 65) rendent compte d'une agrégation "immédiate", et aucune valeur de ce type ne peut être considérée comme représentative du comportement agrégatif moyen d'une espèce donnée à travers l'ensemble des milieux qu'elle fréquente. L'indice de Taylor (Taylor, 1961, 1971, 1984) est considéré comme un indice d'agrégation basé sur les rapports moyenne - variance d'un type très particulier (Elliot, 1971). L'indice de Taylor ou indice de la loi de puissance (Power law) est basé sur l'observation d'une loi empirique voulant qu'il existe une relation linéaire entre le log décimal de la moyenne (arithmétique) et le log décimal de la variance des échantillons. L'indice de Taylor est estimé par la pente de la droite de régression log moyenne - log variance. L'ordonnée à l'origine de cette droite noté a est considérée comme un paramètre hautement dépendant de la densité moyenne sur l'ensemble des mesures utilisées pour établir la droite de régression. Théoriquement, si le comportement agrégatif d'une espèce est identique tout au long de l'année, l'indice de Taylor (noté b) prend la même valeur pour deux échantillons provenant de deux récoltes différentes. Si l'une de ces campagnes d'échantillonnage est réalisée durant la saison de densité maximale et l'autre durant la période de plus bas effectifs, les écarts de densité moyenne sont pris en compte par le paramètre a et ne jouent donc pas sur les valeurs estimées de b (Taylor 1984).

Dans ces conditions, on peut envisager d'estimer le paramètre de la loi de Taylor sur de vastes série de mesures. On peut assembler de grands nombres de couples de mesures moyenne-variance et estimer b sur l'ensemble. La représentativité de l'indice ainsi calculé dépendra alors de la représentativité des données brutes elles-mêmes; il est nécessaire d'incorporer au calcul d'estimation le plus grand nombre possible de données, en particulier incluant des mesures réalisées dans des habitats différents et des données collectées à des saisons différentes. Dans ce cas, Taylor, (1971) et Taylor et al., (1988) considèrent que l'indice est caractéristique des espèces pour lesquelles il est calculé. Bien que cela ait donné lieu à des débats (Downing, 1986; Barbour, 1987; Taylor et al., 1988) ou que l'efficacité de l'indice lui-même en tant que mesure de l'agrégation soit contestée par certains auteurs (Routledge & Swartz, 1991), nous avons souhaité le tester sur les vers de terre de Lamto.

L'existence de fortes corrélations entre l'indice de Taylor et les paramètres biodémographiques (fécondité, taille moyenne) constitue un résultat très intéressant. Les résultats de l'analyse en composantes principales (centrée réduite) indiquent que la tendance au comportement agrégatif est d'autant plus marquée que l'espèce est de petite taille et présente une fécondité élevée. L'indice, calculé sur des couples moyenne-variance issus de trois faciès de savane différents (savanes protégée du feu, herbeuse et arbustive) et sur une durée de plus d'une année, nous apparaît représentatif de l'agrégation moyenne des espèces étudiées. Les espèces les plus petites (Eudrilidae) appartiennent au type écologique des vers polyhumiques caractérisé par une forte fécondité et une espérance de vie réduite. Parallèlement il s'agit des espèces ayant la distribution la plus agrégée de l'ensemble des vers des savanes de Lamto. L'existence de cette relation nous conduit à penser que le mode de distribution spatial des vers de terre est une caractéristique des espèces cohérente avec les données biodémographiques.

L'axe premier de l'analyse en composantes principales oppose les espèces du type écologique des vers oligohumiques (*M. ghanensis*, *D. terrae-nigrae*) au type polyhumique (Eudrilidae), épi-endogé (*D. agilis*) et mésohumique (*M. anomala*). L'agrégation apparaît d'autant plus forte que les espèces occupent les strates supérieures du sol et consomment un sol riche en matière organique. Ceci est associé aux caractéristiques démographiques et morphologiques que nous avons examinées plus haut avec en particulier un gradient de taille opposé à la fécondité.

Il est possible que la relation entre agrégation spatiale et profil biodémographique soit liée à l'hétérogénéité explorée par les espèces. Les espèces épi-endogées ou polyhumiques c'est à dire celles qui vivent à proximité de la surface explorent un milieu plus hétérogène que les espèces de profondeur. L'hétérogénéité concerne ici la distribution spatio-temporelle des ressources trophiques ou de certaines variables environnementales telles que la structure du sol. On retrouve l'idée d'une agrégation vectorielle (Hutchinson, 1953) expliquée par la structure spatiale de variables environnementales. Les espèces de grande taille vivant plus en profondeur explorent un milieu moins hétérogène et d'une façon générale plus stable du point de vue du pédo-climat tandis qu'à proximité de la surface l'hétérogénéité est forte. L'agrégation spatiale des vers de terre pourrait être une conséquence (une réponse) des populations à la variabilité à petite échelle des certains paramètres environnementaux. La relation que nous avons observée entre agrégation et profil biodémographique rendrait compte dans ce cas d'une étroite cohérence entre adaptation de caractères morphologiques et de traits démographiques et mode de distribution spatiale qui constituerait l'une des réponses des population à l'hétérogénéité spatio-temporel de son habitat.

Il nous semble néanmoins que cette hypothèse reste à confirmer avec l'analyse d'autres assemblages d'espèces de vers de terre et ceci et à travers des études comprenant des milieux plus diversifiés, incluant par exemple des zones forestières.

4.5. Conclusions du chapitre

L'analyse de la dynamique dans le temps de l'agrégation spatiale des différentes espèces de vers de terre des savanes de Lamto montre l'absence de relation avec les différents événements marquant le cycle biologique et la distribution spatiale à l'échelle du mètre carré. Les phases de ponte, les périodes de recrutement, ainsi que l'entrée en quiescence et les phases de mortalité liées aux variations climatiques annuelles ne semblent pas jouer sur l'agrégation des espèces. Ce résultat nous conduit à rejeter nos hypothèses et en particulier l'idée d'une agrégation augmentant au moment où interviennent les éclosions. A un temps donné, l'agrégation d'une population apparaît alors comme une caractéristique indépendante de la structure de la population.

L'utilisation de l'indice de Taylor comme un indice d'agrégation moyen donne des résultats remarquables. On observe une relation linéaire significative entre variance et moyenne des populations lorsque l'on cumule l'ensemble des données collectées dans différents faciès de savanes à différentes saisons. L'indice moyen se révèle hautement corrélé avec les variables biodémographiques des espèces de Lamto. Nous proposons l'hypothèse d'une relation entre stratégies écologiques des vers de terre variables suivant la localisation en profondeur des populations et l'agrégation moyenne de ces populations elle-même liée à l'hétérogénéité spatio-temporelle explorée par les individus. Nous interprétons l'agrégation spatiale des populations à l'échelle très locale du mètre carré comme une réponse des populations à l'hétérogénéité du milieu explorée, dans ce sens, nos conclusions s'accordent à la vision de Taylor (1984) qui considère l'agrégation moyenne comme une réponse des populations aux caractéristiques de leur habitat.

Du point de vue méthodologique, il faut souligner l'importance de l'effet de la taille du support de mesure (unité élémentaire d'échantillonnage) sur les résultats de l'estimation des indices d'agrégation. L'effet de l'accroissement de la taille du prélèvement élémentaire sur les caractéristiques statistiques des échantillons est la suivante: 1) l'estimateur de la moyenne est inchangé, 2) on observe une diminution de l'estimation de la variance et 3) l'amplitude des données (différence valeur maximum-valeur minimum) se réduit (voir Isaaks & Srivastava, (1989) pp 458-488 et § 3.6.3 page 59).

Du point de vue de l'indice de Taylor, la conséquence est directe: la moyenne reste inchangée mais l'estimation de la variance diminue ce qui implique une modification de la pente de la droite de régression et donc de l'indice. Si l'emploi d'une métrique log atténue ces variations, celles-ci n'en demeurent pas moins réelles.

Le changement de taille du support et son effet sur l'indice relativise considérablement son emploi. Contrairement à son auteur, nous proposons de considérer l'indice de Taylor comme une mesure relative et non absolue de l'agrégation d'une espèce. Ceci implique la limitation de son utilisation à des comparaisons entre espèces prélevées suivant un protocole équivalent.

5. Variabilité spatiale des populations de vers de terre et de quelques paramètres édaphiques.

5.1. Introduction

L'étude du fonctionnement de l'écosystème passe par la description de ses structures. Celles-ci s'expriment à divers échelles de temps et d'espace. Le patron d'organisation spatial des groupes fonctionnels de faune du sol ou ingénieurs de l'écosystème est un paramètre de première importance en terme de fonctionnement car on pense que ces entités modifient certaines caractéristiques du milieu et par conséquent affectent son fonctionnement. Ceci correspond à une forme d'hétérogénéité fonctionnelle *sensu* Kolasa & Rollo, (1991). Ces auteurs parlent d'hétérogénéité fonctionnelle quand l'intensité d'un processus varie à travers l'espace. La distribution spatiale des vers de terre de type compactant et décompactant est potentiellement un facteur important de régulation de la structure physique du sol. Les effets de ces groupes fonctionnels sont antagonistes et complémentaires (Blanchart, Lavelle & Spain, 1990; Blanchart et al., 1997). En affectant directement la structure du sol, ces vers de terre modifient l'accessibilité de certaines ressources pour d'autres espèces et répondent dans ce sens au concept d'ingénieur de l'écosystème (Jones, Lawton & Shachak, 1994).

Ce chapitre concerne l'analyse du mode de distribution spatiale des espèces de vers de terre présentes dans les dix premiers centimètres du sol d'une savane herbeuse à *Loudetia simplex*. Nous avons également analysé certains paramètres édaphiques tels que la texture du sol ou le niveau de ressources trophiques du milieu (mesuré par la teneur en carbone organique). On analyse de plus la densité apparente, paramètre synthétique de l'état physique du sol ainsi que la masse de racine sèche.

L'objectif poursuivi ici est de caractériser les échelles auxquelles ces différentes variables présentent des structures spatiales et de décrire les patrons d'organisation des différents groupes fonctionnels de vers de terre à travers la parcelle.

Le chapitre précédent a montré l'existence d'un mode de distribution agrégé ou aléatoire à l'échelle de prélèvement d'un mètre carré. Nous testons ici l'hypothèse de la présence de structure spatiale à l'échelle d'une parcelle de 50 par 50 mètres. Cette hypothèse repose sur les données collectées à Lamto en 1994 lors d'un pré-échantillonnage (§ 3.2.2 page 20) ainsi que certains résultats obtenus dans d'autres sites pour d'autres espèces de vers de terre mais suivant des échelles comparables (Rossi, Lavelle & Albrecht, 1997; Barois et al., sous presse). Lavelle (1978) note l'existence de zones caractérisées par des densité moyennes annuelles plus fortes alternées avec des zones de moindre densité et biomasse moyenne dans un milieu apparemment homogène (savane à *Loudetia*). Nous testons ici l'hypothèse que ces « taches » s'expriment à des échelles de l'ordre de 20-40 mètres et ceci dans un milieu qui n'est homogène qu'en apparence. Nous avançons l'hypothèse que la distribution spatiale des groupes fonctionnels imprime sa « marque » sur la structure du sol qui à son tour influe sur de multiples variables édaphiques. En outre, nous pensons que la texture du sol est une bonne variable candidate pour expliquer, au moins partiellement la distribution des groupes fonctionnels de vers de terre. Dans ce cas, on s'attend à rencontrer des structures spatiales cohérentes entre elles et en particulier exprimées à des échelle d'ordre de grandeur comparable sinon identiques.

De plus, nous avons l'hypothèse de travail suivante : la distribution des groupes fonctionnels de vers de terre est intimement liée à la structure spatiale de la densité apparente du sol, paramètre rendant directement compte de l'effet de leur activité respective sur la structure physique du sol.

Enfin, la texture et la teneur en carbone organique constituent potentiellement des facteurs importants de structuration de la densité des populations de vers. Les vers décompactants (Eudrilidae) sont connus pour effectuer un tri granulométrique tandis que l'espèce principale compactante *Millsonia anomala* ne semble pas en faire (Martin A., 1991). On teste donc l'hypothèse de relation entre les patrons d'organisation de ces différentes variables. La teneur en carbone organique constitue une mesure du niveau de ressource trophique pour les espèces précédentes qui sont toutes endogées. Cependant, le statut organique du sol ou niveau absolu de ressource trophique n'est pas le principal facteur conditionnant le niveau trophique réel du milieu : la structure du sol conditionne avant tout l'accessibilité de la matière organique du sol pour les organismes consommateurs.

Ainsi, dans ce chapitre nous abordons l'étude d'un système complexe où deux groupes fonctionnels de vers de terre contrôlent suivant nos hypothèses, l'accessibilité à leur propre ressource trophique.

L'échantillonnage des populations de vers de terre a été répété à 5 dates différentes étalées sur 2 ans. Les analyses sont effectuées pour chaque date et ne visent qu'à décrire le mode d'organisation spatial. La dynamique temporelle du système est envisagée au chapitre suivant de même que les relations entre les différentes variables présentées ici.

5.1.1. Variabilité spatiale des populations de vers de terre

La variabilité spatiale des paramètres biologiques et physico-chimiques cités plus haut a été analysée suivant deux procédures. Dans un premier temps on a établi des cartes de distribution spatiale simples mettant clairement en évidence la présence de diverses structures. La description fine des caractéristiques des divers patrons d'organisation est réalisée par l'analyse des variogrammes dont les principes d'utilisation sont présentés au § 3.2.2 page 20.

5.1.1.1. Cartographie simple

5.1.1.1.1. Méthode

Nous avons appliqué une méthode de cartographie simple aux jeux de données issus des 5 campagnes d'échantillonnage. Les cartes (Figure 5-1 page 85 et Figure 5-2 page 85) sont obtenues en réalisant des estimations des variables en des points situés sur une grille de maille carrée de 2 mètres de maille. A chaque point l'estimation est réalisée à partir d'une régression polynomiale sur les 20 points voisins. Cette méthode n'est pas aussi précise que l'interpolation par krigeage mais présente l'avantage de permettre des estimations et l'obtention de cartes de distribution quelle que soit la variable. A l'opposé, le krigeage n'est possible que si la variable étudiée présente une autocorrélation significative. Par conséquent, la technique simple utilisée ici est idéale comme mode de représentation graphique exploratoire des données.

5.1.1.1.2. Résultats

Les cartes présentées Figure 5-1 indiquent la présence de « taches » de tailles et de formes variées pour les différents groupes étudiés. La technique de cartographie tend à « lisser » les structures et simplifier leur représentation graphique. Cette propriété est intéressante dans une première phase d'exploration des données.

Les représentants de la famille des Eudrilidae ont une distribution spatiale caractérisée par deux taches situées de part et d'autre de la parcelle et séparées par une zone de moindre densité (Figure 5-1 page 84). Cette structure, très claire en mai 95 se retrouve en novembre de la même année mais semble moins marquée. Les cartes élaborées à partir des trois campagnes d'échantillonnage suivantes reflètent ce patron d'organisation en taches opposées mais avec plus ou moins de netteté.

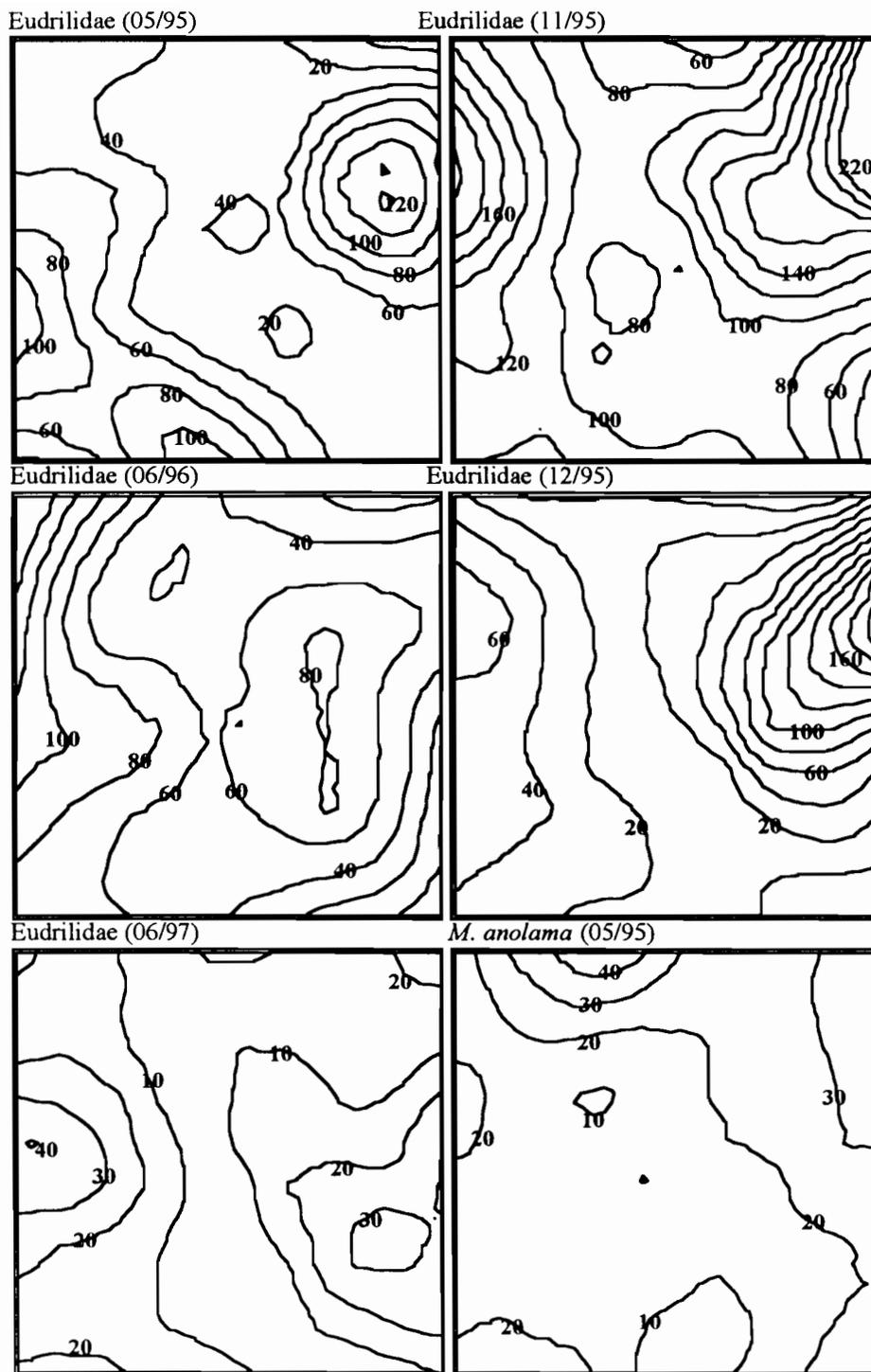


Figure 5-1 Cartographie de la densité des vers de terre de la famille des *Eudrilidae* (groupe des vers décompactants) exprimée en individus par m².

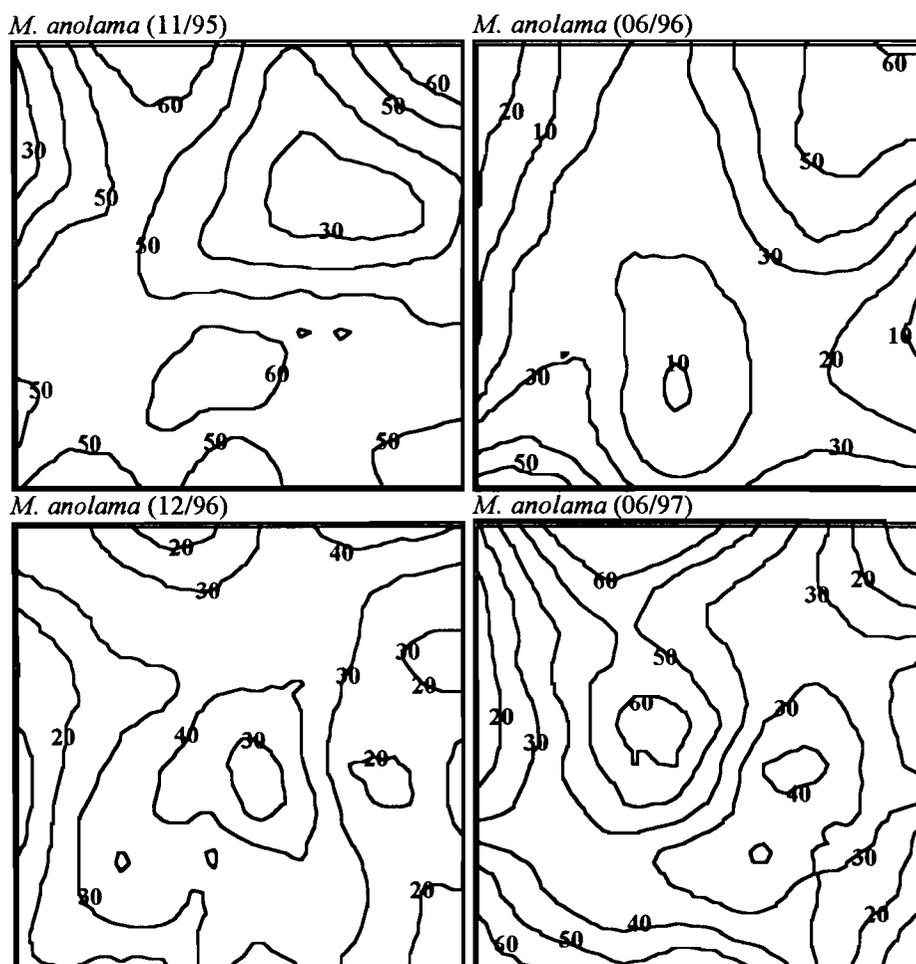


Figure 5-2 Cartographie de la densité des vers de terre de l'espèce *Millsonia anomala* (groupe des vers compactants) exprimée en individus par m².

M. anomala présente également une distribution spatiale en tache avec des zones de concentration préférentielle assez variables suivant les dates d'échantillonnage. On note une inversion de tendance entre novembre 95, décembre 1996 et juin 1997 où l'espèce est très bien représentée au centre de la parcelle et les dates novembre et juin 1996 où le centre de la parcelle est la zone de plus faible densité (Figure 5-2 page 85).

Enfin, *D. agilis* apparaît globalement plus répandu de part et d'autre de la surface échantillonnée. Les densités de cette espèce épi-endogée sont cependant très faibles et n'ont pas fait l'objet d'une cartographie. Une représentation graphique des données est cependant présentée au chapitre suivant (Figure 6-2 page 109).

On constate une grande variabilité dans les patrons de distribution des groupes doublée d'une forte variabilité saisonnière. L'effet « lissant » de la cartographie a en outre tendance à schématiser les distributions et les simplifier. Elle montre en revanche que des structures existent et que dans certains cas elles apparaissent relativement constantes à travers le temps (Eudrilidae et *D. agilis*). Si l'on compare la répartition des Eudrilidae et celle des *M. anomala* date par date on constate que les patrons s'opposent assez nettement.

5.1.1.2. Analyse géostatistique

5.1.1.2.1. Méthode

La densité des différentes espèces de vers de terre rencontrées à chaque date d'échantillonnage a été soumise à l'analyse géostatistique suivant les procédures décrites au chapitre 3. L'analyse a porté sur différents stades de développement tels que juvéniles, sub-adultes et adultes. On a également analysé la densité totale de chaque groupe.

Préalablement au calcul du semi-variogramme, les jeux de données ont été transformés par passage en métrique log décimal afin de rapprocher les distributions de fréquence des effectifs d'une loi normale. Sachant que certaines stations d'échantillonnage présentent des densités nulles pour certains groupes, on a utilisé la transformation $y = \log_{10}(x+1)$. Cette transformation a pour conséquence de réduire considérablement le coefficient d'asymétrie des distributions de fréquence ce qui est généralement suffisant sinon idéal pour une application correcte des méthodes d'analyses spatiales (Pierre Legendre, comm. pers.). Nous avons délibérément choisi de ne pas appliquer la transformation non linéaire de Box-Cox (Sokal & Rohlf, 1995) dont la présentation a été faite au chapitre 3. Cette technique ne soulève aucun problème dans le cas de l'analyse des corrélogrammes (Legendre & Troussellier, 1988) cependant certains auteurs ont souligné que l'effet de cette transformation sur les résultats d'une analyse géostatistiques restaient ignorés (Simard et al., 1992).

Nous avons discuté la nécessité de procéder à des transformations sur les données brutes au chapitre 3. Les distributions de fréquence de la densité sont systématiquement asymétriques et souvent très proches d'une loi binomiale négative ou même d'une distribution de Poisson (§ 4.2.1 page 64). Cette propriété des distributions de fréquence est très générale en biologie des sols et ce quelques soient les groupes zoologiques considérés ainsi que la taille relative des volumes de sols échantillonnés (Bliss & Fisher, 1953; Cancela Da Fonseca, 1966; Elliot, 1971; Taylor, Woiwod & Perry, 1979). L'asymétrie des distributions indique une tendance à l'agrégation et rend nécessaire l'utilisation de transformations non linéaires avant certaines analyses de données telles que les statistiques spatiales.

5.1.1.2.2. Résultats

On a procédé au calcul et à l'ajustement des variogrammes pour chaque variables et à chaque date d'échantillonnage. Les variogrammes observés et leur modèles pour les Eudrilidae et la densité totale en *M. anomala* sont présentés à la Figure 5-3 page 87; les variogrammes correspondant aux autres variables se trouvent dans l'annexe B. Les paramètres d'ajustements des modèles théoriques aux variogrammes sont présentés au Tableau 5-1 page 88 et au Tableau 5-2 page 89.

5.1.1.2.2.1. Forme des variogrammes

La distribution spatiale des vers de terre est fréquemment structurée comme l'indique la forme typique des variogrammes. On rencontre le modèle sphérique dans un nombre de cas important (Tableau 5-1 et Tableau 5-2). Le modèle linéaire n'a été rencontré qu'en une seule occasion, la densité de *M. anomala* au stade juvénile en mai 1995. Les modèles sphériques et linéaires sont les plus fréquemment rencontrés dans la littérature (chapitre 3).

L'examen du Tableau 5-1 page 88 et du Tableau 5-2 page 89 réserve cependant une surprise à travers des variogrammes qui n'ont pas d'équivalent dans la littérature (noté <0 dans Tableau 5-1 et Tableau 5-2 page 89). Il s'agit de variogrammes particuliers à semi-variance décroissante. La variance pépite est dans ce cas maximale et pour des classes de distances croissantes, la semi-variance diminue ce qui indique une augmentation de la « ressemblance » entre les valeurs

mesurées. Certains modèles linéaires présentent cette particularité également. Il n'existe pas, à notre connaissance, de données de cette sorte dans la littérature.

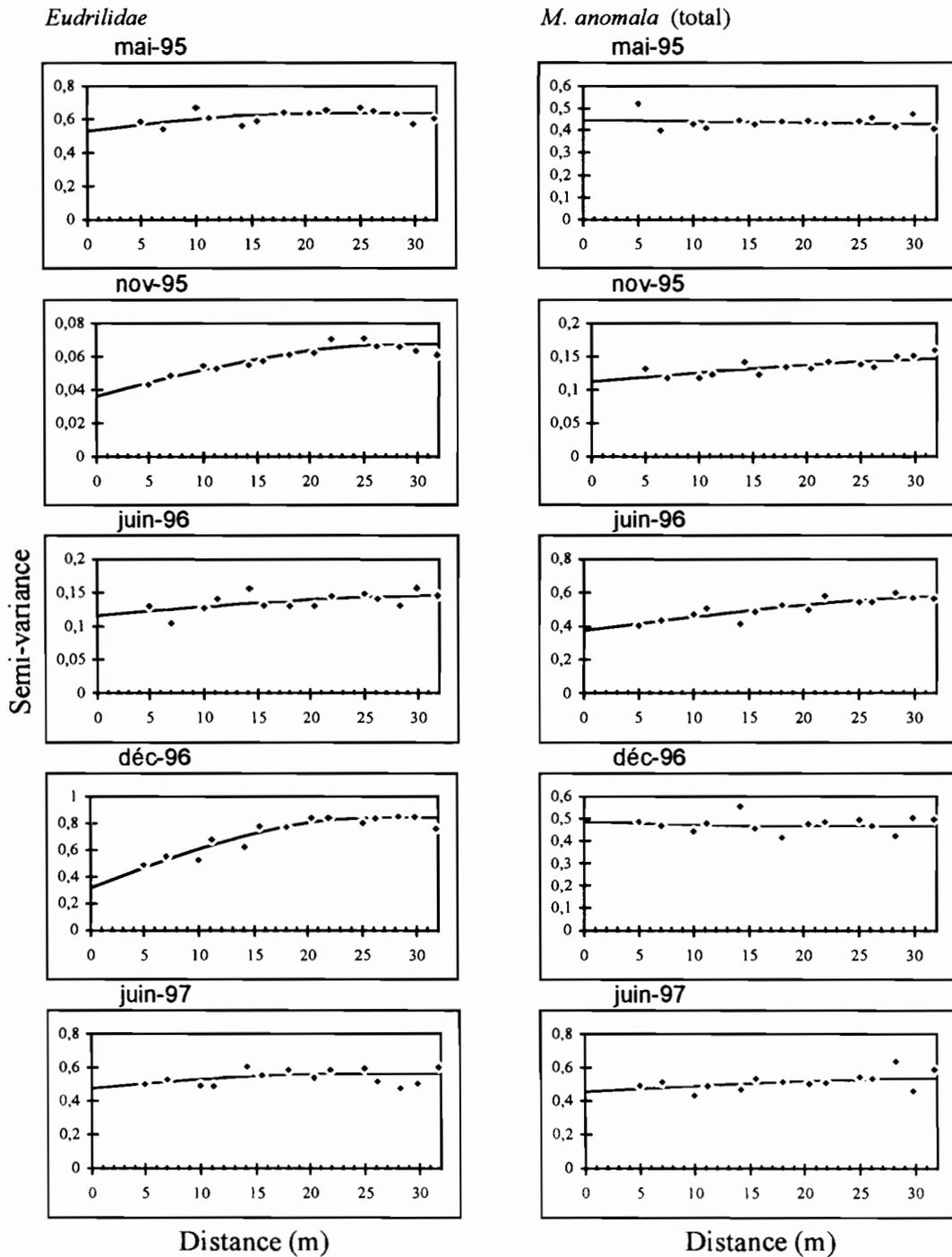


Figure 5-3 Variogrammes observés et leurs modèles théoriques obtenus pour les densités exprimées en individus par m^2 pour les variables *Eudrilidae* et *M. anomala*. Les données sont préalablement soumises à la transformation $\text{Log}_{10}(1+x)$.

Tableau 5-1 Paramètres d'ajustement des modèles des variogrammes calculés pour divers groupes de vers de terre (après changement de métrique suivant la transformation $\text{Log}_{10}(1+x)$). Les modèles sont de type sphérique ou sphérique négatif indiquant alors une autocorrélation spatiale négative pour les intervalles de distance les plus faibles.

Variables	Date	Modèle	Variance	Moyenne	Plateau (sill)	Pépite C0	C/pente*	Portée (a)	(v-sill)/v **	C/(C+c0)***
<i>Eudrilidae</i>	mai-95	sphérique	0,603	1,318	0,642	0,527	0,115	21,8	-6,4	17,9
<i>Eudrilidae</i>	nov-95	sphérique	0,066	1,985	0,068	0,036	0,032	28,8	-2,7	46,6
<i>Eudrilidae</i>	juin-96	sphérique	0,164	1,686	0,146	0,116	0,030	32,9	11,2	20,4
<i>Eudrilidae</i>	déc-96	sphérique	0,757	1,026	0,841	0,319	0,522	25,7	-11,1	62,1
<i>Eudrilidae</i>	juin-97	sphérique	0,549	0,600	0,561	0,475	0,086	22,0	-2,2	15,4
<i>D.agilis</i> (juvéniles)	mai-95	sphérique<0	0,059	0,049	0,056	0,067	-0,011	21,6	4,5	-
<i>D.agilis</i> (juvéniles)	nov-95	sphérique	0,437	0,509	0,442	0,396	0,045	20,3	-1,1	10,2
<i>D.agilis</i> (juvéniles)	juin-96	sphérique	0,161	0,148	0,198	0,142	0,057	63,8	-22,6	28,5
<i>D.agilis</i> (juvéniles)	déc-96	sphérique<0	0,453	0,610	0,442	0,479	-0,037	22,3	2,4	-
<i>D.agilis</i> (juvéniles)	juin-97	sphérique	0,113	0,098	0,115	0,109	0,006	17,3	-2,2	5,3
<i>D.agilis</i> (sub-adultes)	mai-95	sphérique<0	0,162	0,125	0,134	0,167	-0,033	18,2	17,3	-
<i>D.agilis</i> (sub-adultes)	nov-95	sphérique	0,140	0,109	0,134	0,080	0,055	13,8	4	40,6
<i>D.agilis</i> (sub-adultes)	juin-96	sphérique<0	0,171	0,144	0,156	0,167	-0,011	14,9	9,2	-
<i>D.agilis</i> (sub-adultes)	déc-96	sphérique	0,152	0,120	0,166	0,132	0,034	50,7	-18,5	20,2
<i>D.agilis</i> (sub-adultes)	juin-97	sphérique<0	0,093	0,069	0,085	0,108	-0,023	20,0	9,1	-
<i>D.agilis</i> (total)	mai-95	sphérique<0	0,240	0,195	0,195	0,232	-0,038	16,6	18,7	-
<i>D.agilis</i> (total)	nov-95	sphérique	0,470	0,595	0,489	0,390	0,100	20,2	-4,1	20,4
<i>D.agilis</i> (total)	juin-96	sphérique	0,282	0,262	0,302	0,220	0,083	34,4	-7,2	27,3
<i>D.agilis</i> (total)	déc-96	sphérique<0	0,474	0,700	0,463	0,492	-0,029	21,7	2,4	-
<i>D.agilis</i> (total)	juin-97	sphérique<0	0,192	0,167	0,183	0,212	-0,029	21,2	4,9	-

* C (ou variance structurale) pour les modèles sphériques et pente dans le cas des modèles linéaires

** Ecart relatif du plateau du variogramme à la variance de l'échantillon (après transformation des données).

*** Variance structurale exprimée en fonction du plateau du variogramme.

Tableau 5-2 Paramètres d'ajustement des modèles des variogrammes calculés pour divers groupes de vers de terre (après changement de métrique suivant la transformation $\text{Log}_{10}(1+x)$). Les modèles sont de type sphérique et linéaire ou sphérique négatif et linéaire négatif indiquant alors une autocorrélation spatiale négative pour les intervalles de distance les plus faibles.

Variable	Date	Modèle	Variance	Moyenne	Plateau (sill)	Pépite C0	C/pente	Portée (a)	(v-sill)/v	C/(C+c0)
<i>M. anomala</i> (adultes)	mai-95	sphérique	0,226	0,221	0,240	0,230	0,011	18,7	-6,5	4,5
<i>M. anomala</i> (adultes)	nov-95	sphérique	0,307	0,291	0,317	0,302	0,015	17,0	-3,4	4,9
<i>M. anomala</i> (adultes)	juin-96	sphérique	0,398	0,377	0,425	0,285	0,140	29,9	-6,7	32,9
<i>M. anomala</i> (adultes)	déc-96	sphérique<0	0,187	0,166	0,179	0,246	-0,067	26,4	4,2	-
<i>M. anomala</i> (adultes)	juin-97	sphérique<0	0,568	0,575	0,549	0,616	-0,068	18,0	3,5	-
<i>M. anomala</i> (juvéniles)	mai-95	linéaire	0,464	0,592	-	0,404	0,002	-	-	-
<i>M. anomala</i> (juvéniles)	nov-95	sphérique	0,574	0,915	0,573	0,455	0,118	23,4	0,1	20,6
<i>M. anomala</i> (juvéniles)	juin-96	sphérique<0	0,421	0,447	0,414	0,435	-0,021	24,5	1,5	-
<i>M. anomala</i> (juvéniles)	déc-96	sphérique	0,529	0,916	0,551	0,473	0,078	22,4	-4,2	14,1
<i>M. anomala</i> (juvéniles)	juin-97	sphérique	0,493	0,770	0,513	0,450	0,062	22,0	-4	12,1
<i>M. anomala</i> (sub-adultes)	mai-95	linéaire<0	0,358	0,396	-	0,370	-0,001	-	-	-
<i>M. anomala</i> (sub-adultes)	nov-95	sphérique	0,560	0,943	0,605	0,431	0,173	39,6	-8,1	28,7
<i>M. anomala</i> (sub-adultes)	juin-96	sphérique	0,483	0,655	0,483	0,372	0,111	26,8	-0,01	23,1
<i>M. anomala</i> (sub-adultes)	déc-96	linéaire	0,434	0,432	-	0,001	0,406	-	-	-
<i>M. anomala</i> (sub-adultes)	juin-97	sphérique	0,429	0,441	0,459	0,371	0,087	17,3	-6,9	19,1
<i>M. anomala</i> (total)	mai-95	linéaire<0	0,444	0,980	-	0,448	-0,001	-	-	-
<i>M. anomala</i> (total)	nov-95	sphérique	0,142	1,588	0,152	0,113	0,039	43,3	-6,6	25,6
<i>M. anomala</i> (total)	juin-96	sphérique	0,546	1,060	0,590	0,373	0,217	38,9	-8	36,7
<i>M. anomala</i> (total)	déc-96	sphérique<0	0,475	1,183	0,470	0,491	-0,021	19,0	1,1	-
<i>M. anomala</i> (total)	juin-97	sphérique	0,519	1,240	0,537	0,456	0,081	34,7	-3,4	15,1

* C (ou variance structurale) pour les modèles sphériques et pente dans le cas des modèles linéaires

** Ecart relatif du plateau du variogramme à la variance de l'échantillon (après transformation des données).

*** Variance structurale exprimée en fonction du plateau du variogramme.

5.1.1.2.2.2.Effet de pépite, variabilité résiduelle et variabilité spatiale

Les paramètres des modèles ajustés aux variogrammes observés permettent de quantifier la part de variabilité expliquée par la structure spatiale observée (notée C ou variance spatiale), ainsi que son complément, la variabilité résiduelle (notée C0 ou variance pépite). Ces notions ont été explicitées au chapitre 3 (voir également Journel & Huijbregts (1978); Isaaks & Srivastava (1989) et Webster & Oliver (1990).

Chez les vers de terre la variance pépite est généralement très élevée (Tableau 5-1 et Tableau 5-2). Le rapport $C/(C+C_0)$ indique la proportion de variance prise en compte par le modèle expliquée par la structure spatiale sensu Robertson, Crum & Ellis, (1993). Ces valeurs sont d'autant plus faibles que la variance pépite est élevée.

On constate pour les distributions spatiales de vers de terre des proportions de variance expliquée par les patrons d'organisation assez faibles avec des valeurs comprises entre 5% et 62% Ceci indique que le pas minimum d'échantillonnage (5 m dans notre étude) ne permet pas de cerner l'ensemble de la variabilité spatiale exprimée par les populations. A des échelles inférieures, on peut s'attendre à rencontrer d'autres structures dont la variabilité est perçue, ici en tant que variabilité résiduelle au même titre que les erreurs de mesures.

5.1.1.2.2.3.Echelle de variabilité : la portée des variogrammes

La part de la variabilité prise en compte par le modèle (C) s'exprime suivant un continuum de distances, la gamme de ces distances est indiquée par la portée du variogramme. Cette valeur indique l'échelle spatiale de la l'autocorrélation de la variable.

Pour les variogrammes « à palier », c'est à dire ici les modèles sphériques, les portées observées sont comprises entre 16 m et plus de 60 m. La majorité des variables ont des échelles de variabilité de l'ordre de 20-30 m. On retrouve ici des valeurs du même ordre que celle que nous avons observé en 1994 lors d'une pré-échantillonnage (§ 3.2.2.3 page 25). Pour une même variable, ces valeurs sont cependant assez fluctuantes suivant les dates. Ceci traduit la variabilité inter-dates des patrons de distribution mise en évidence par la cartographie simple (Figure 5-1, Figure 5-2 et annexe B)

5.1.1.2.2.4.Variabilité globale et fenêtre d'étude.

Au delà des interprétations classiques des paramètres d'ajustement, les variogrammes apportent des informations sur les relations complexes (et fort peu documentées dans la littérature cf. (Barnes, 1991)) entre la variance de l'échantillon (ou variabilité globale) et les plateaux ($C+C_0$) du variogramme. Ce dernier terme quantifie l'ensemble de la variabilité prise en compte par le modèle. Les écarts entre variance de l'échantillon et plateau sont remarquablement faibles avec seulement 6 valeurs supérieures en valeur absolue à 10% de la variance globale (Tableau 5-1 page 88 et Tableau 5-2 page 89). Le signe et la valeur absolue de ces différences indiquent l'adéquation entre la taille de la fenêtre de l'étude (la surface totale échantillonnée) et l'échelle de variabilité spatiale du processus ou de la variable étudiée. Des écarts assez faibles rendent compte de la validité du plan d'échantillonnage, du moins de la taille de la parcelle par rapport à l'échelle de la variabilité spatiale exprimée par les populations de vers de terre. Ainsi, il apparaît qu'une parcelle de 45 par 45 mètres correspond à l'échelle de variabilité exprimée par les groupes fonctionnels de vers de terre que nous étudions. En revanche, les fortes valeurs de variance pépite C0 nous indiquent qu'un certain nombre de structures existent à une échelle spatiale inférieure à notre pas minimal d'échantillonnage (5 mètres). C'est l'aspect que nous allons maintenant examiner.

5.1.1.2.3. Variabilité locale et structures imbriquées

Nous avons constaté de fortes valeurs de la variance pépite des variogrammes établis pour la densité des vers de terre dans les savanes de Lamto. Ceci n'est pas exceptionnel et des valeurs de cet ordre se retrouvent dans la littérature, pour des vers de terre (Rossi, Lavelle & Albrecht, 1997) ou des nématodes (Robertson & Freckman, 1995). Or, la variance pépite, nous l'avons vu, regroupe plusieurs sources de variabilité telles que celle concédée par l'utilisateur à travers les erreurs de mesure mais également celle qui provient de patrons d'organisation spatiaux exprimés à des échelles inférieures au pas minimum d'échantillonnage. Cette dernière composante est difficile à quantifier car elle nécessite l'établissement d'un plan d'échantillonnage à maille très fine. Les résultats précédents sont issus d'un plan d'échantillonnage à maille carrée de 5 m. Afin d'explorer plus avant le degré et les échelles de variabilité des population de vers de terre nous avons complété l'approche précédente par deux transects à maille très fine de 50 cm. Le premier transect, établi en août 1995 comporte 75 points alignés sur une droite et distants les uns des autres de 50 cm. Un second transect de 98 points a été réalisé en août 1996 suivant la même procédure. Les deux transects furent établis dans une zone protégée du feu afin de compter avec de fortes densités de vers de terre. Avec une maille d'échantillonnage minimale de 50 cm, on dispose de données permettant de décrire les patrons de distribution spatiale des vers de terre à petite échelle et donc de déterminer si une organisation spatiale existe à ce niveau.

5.1.1.2.3.1. Résultats

Dans les zones protégées du feu, on rencontre de fortes densités de l'espèce *Hyperiodrilus africanus* (Eudrilidae) ainsi que des représentants des autres espèces de la famille des Eudrilidae. Nous avons traité ces données séparément. Le Tableau 5-3 indique les paramètres d'ajustement des différents variogrammes obtenus. Les graphes sont présentés à la Figure 5-4 page 92.

On constate que les courbes sont particulièrement « lisses » (Figure 5-4 page 92) et que la proportion de variance expliquée est très nettement supérieure que ce que l'on observe avec une maille de 5 m (Tableau 5-1 page 88 Tableau 5-2 page 89). Par ailleurs la variance pépite est réduite.

Les résultats obtenus pour les variables densité et biomasse des Eudrilidae sont particulièrement intéressants. En effet on observe l'apparition d'une variogramme à double palier. A l'échelle de cette étude les variogrammes indiquent l'existence d'une structure spatiale de la densité comme de la biomasse moyenne individuelle suivant deux échelles imbriquées. Ces structures sont exprimées pour des distances de l'ordre de 7 et 16 mètres pour la densité et 2 et 11 mètres pour la biomasse moyenne individuelle comme l'indiquent les portées des variogrammes (Tableau 5-3 page 93).

Ainsi, ces données suggèrent qu'une large part de la variabilité résiduelle observée dans les analyses basée sur une maille minimale de 5m. a pour origine des patrons d'organisation spatiaux exprimés à l'échelle de quelques mètres.

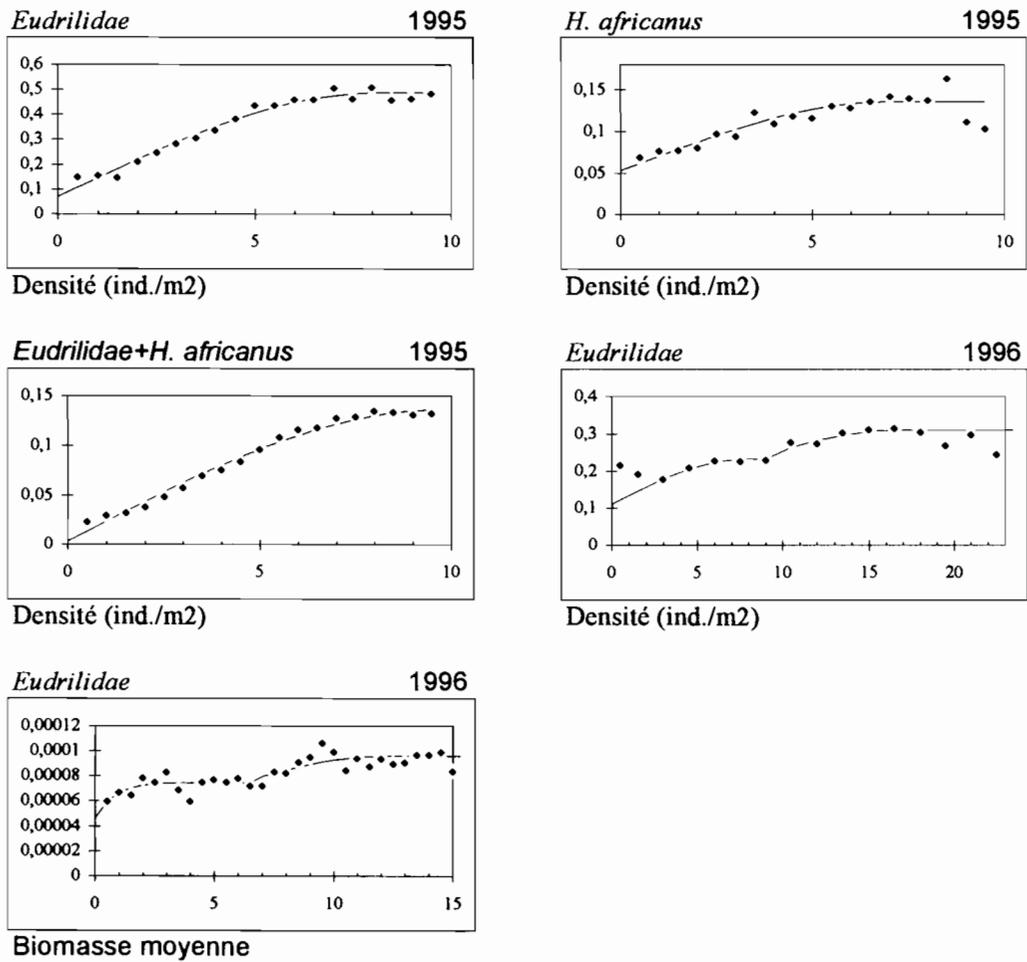


Figure 5-4 Variogrammes observés et leurs modèles théoriques obtenus pour les densités exprimées en individus par m² et la biomasse moyenne individuelle pour les variables *Eudrilidae* et *M. anomala*. Les données sont préalablement soumises à la transformation $\text{Log}_{10}(1+x)$.

Tableau 5-3 Paramètres d'ajustement des modèles des variogrammes calculés pour divers groupes de vers de terre (après changement de métrique suivant la transformation $\text{Log}_{10}(1+x)$). Les modèles sont de type sphérique et linéaire ou sphérique négatif et linéaire négatif indiquant alors une autocorrélation spatiale négative pour les intervalles de distance les plus faibles.

Variables	Date	Modèle	Variance	Moyenne	Plateau (sill)	Pépite C0	C/pente	Portée (v-sill)/v (a)	C/(C+c0)	
Densité (ind./m²)										
<i>Eudrilidae</i>	août-96	sphérique 1	0,234	1,685	0,233	0,111	0,121	7,6	0,7	52,2
<i>Eudrilidae</i>	août-96	sphérique 2	0,234	1,685	0,310	0,046	0,263	16,6	-32,2	60,7
<i>Eudrilidae</i>	août-95	sphérique	0,322	1,951	0,487	0,070	0,417	8,1	-51,2	85,6
<i>H. africanus</i>	août-95	sphérique	0,108	2,013	0,136	0,053	0,083	7,0	-25,8	60,8
<i>Eudrilidae+H. africanus</i>	août-95	sphérique	0,084	2,356	0,136	0,003	0,133	9,7	-62,1	97,7
Biomasse moyenne (g/individus)										
<i>Eudrilidae</i>	août-96	exponentiel 1	7,842E-05	1,319E-02	7,473E-05	4,643E-05	2,830E-05	2,3	4,7	37,9
<i>Eudrilidae</i>	août-96	sphérique 2	7,842E-05	1,319E-02	9,297E-05	3,164E-05	6,133E-05	10,9	-18,6	69,5
Biomasse totale (g/m²)										
<i>Eudrilidae</i>	août-96	sphérique	0,048	0,433	0,058	0,034	0,024	13,8	-19,4	41,9

* C (ou variance structurale) pour les modèles sphériques et pente dans le cas des modèles linéaires

** Ecart relatif du plateau du variogramme à la variance de l'échantillon (après transformation des données).

*** Variance structurale exprimée en fonction du plateau du variogramme.

5.1.2. Variabilité spatiale de quelques paramètres édaphiques

5.1.2.1. Cartographie

5.1.2.1.1. Méthode

Les mesures des différentes variables physico-chimiques (densité apparente, texture, teneur en carbone organique) ont été réalisées sur un nombre de points différent suivant les variables et non exactement superposé avec les points d'échantillonnage des vers de terre afin d'éviter de trop perturber le milieu. Nous avons donc effectué des estimations par krigeage des valeurs des différentes variables aux points exacts d'échantillonnage des vers de terre. De cette façon, on dispose d'une série complète de valeurs des variables édaphiques et biologiques pour chaque point. Il ne s'agit donc pas ici de cartographie simple des données brutes mais de cartes réalisées après analyse géostatistique. Par ailleurs, les structures observées pour certaines variables environnementales et la masse de racines sèches étant moins marquées que celles que nous avons observées pour les densités de vers de terre, nous avons donc choisi un mode de représentation graphique différent du § 5.1.1.1 (page 83). Les valeurs sont représentées après centrage. A chaque point de la parcelle, on représente la valeur de la réalisation d'une variable à laquelle on soustrait la valeur moyenne pour toute la parcelle. Les écarts positifs et les négatifs sont représentés par des symboles différents, respectivement des cercles et des carrés dont la surface est proportionnelle à la valeur absolue de l'écart. Cette technique a l'avantage de faire ressortir les structures de façon très claire, même si l'on représente des gradients.

5.1.2.1.2. Résultats

On observe des structures en taches opposées pour les variables densité apparente et masse de racines sèches (Figure 5-5 page 95 et Figure 5-6 page 96). En outre le patron de distribution des racines est très semblable à celui du groupe des Eudrilidae.

5.1.2.2. Analyse géostatistique

5.1.2.2.1. Méthode

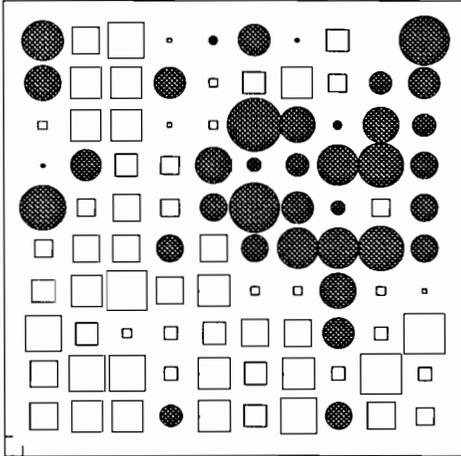
Comme précédemment, les données brutes ont été soumises à une transformation $\log_{10}(x)$ avant toute analyse.

5.1.2.2.2. Résultats

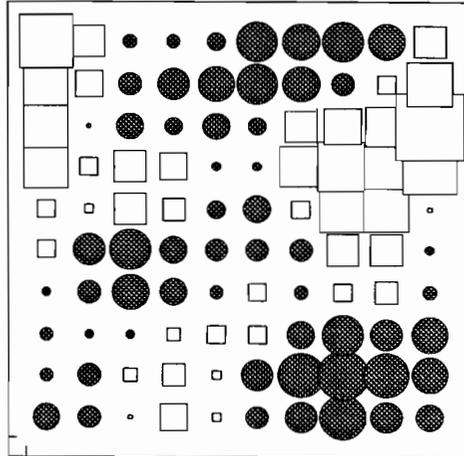
5.1.2.2.2.1. Forme des variogrammes

Les différentes variables analysées se caractérisent toutes par un variogramme de type sphérique. On note que la dispersion des points expérimentaux est plus forte pour les variables de texture du sol, ceci étant dû au nombre plus faible de points de mesures ($n=52$). On remarque néanmoins une exception pour la variable sable fin+sable grossier qui est caractérisée par un variogramme à pente négative, similaires à certain cas observés pour les variables biologiques. Ici, on considère que cette variable est caractérisée par une absence de structure significative à l'échelle de notre étude. Il est remarquable de constater que sables fins et sables grossiers présentent une structure spatiale quand analysés séparément. L'absence d'une telle structure lors de l'analyse de la somme de ces deux variables indiquent que les patrons de distribution des deux variables sont complémentaires. La variable « somme » ne connaît alors pas de variation structurée dans l'espace.

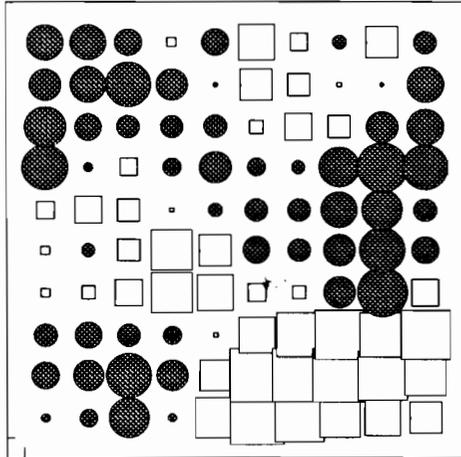
Masse de racines sèches (05/95)



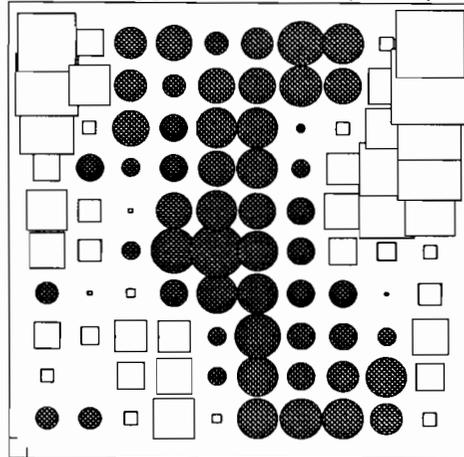
Densité apparente du sol (03/96)



Masse de racines sèches (03/96)



Densité apparente du sol (03/96)



Masse de racines sèches (12/96)

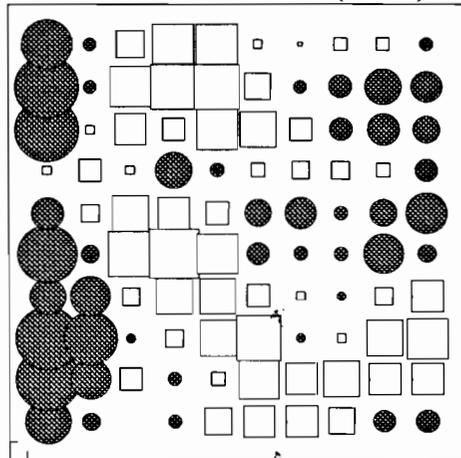


Figure 5-5 Distribution spatiale de la masse de racine sèches et de la densité apparente du sol. Les données ont été centrées. Les valeurs supérieures à la moyenne sont représentées par des cercles, les valeurs inférieures à la moyenne sont représentées par des carrés. Cercles et carrés ont une surface proportionnelle à la valeur absolue de la variable au point indiqué.

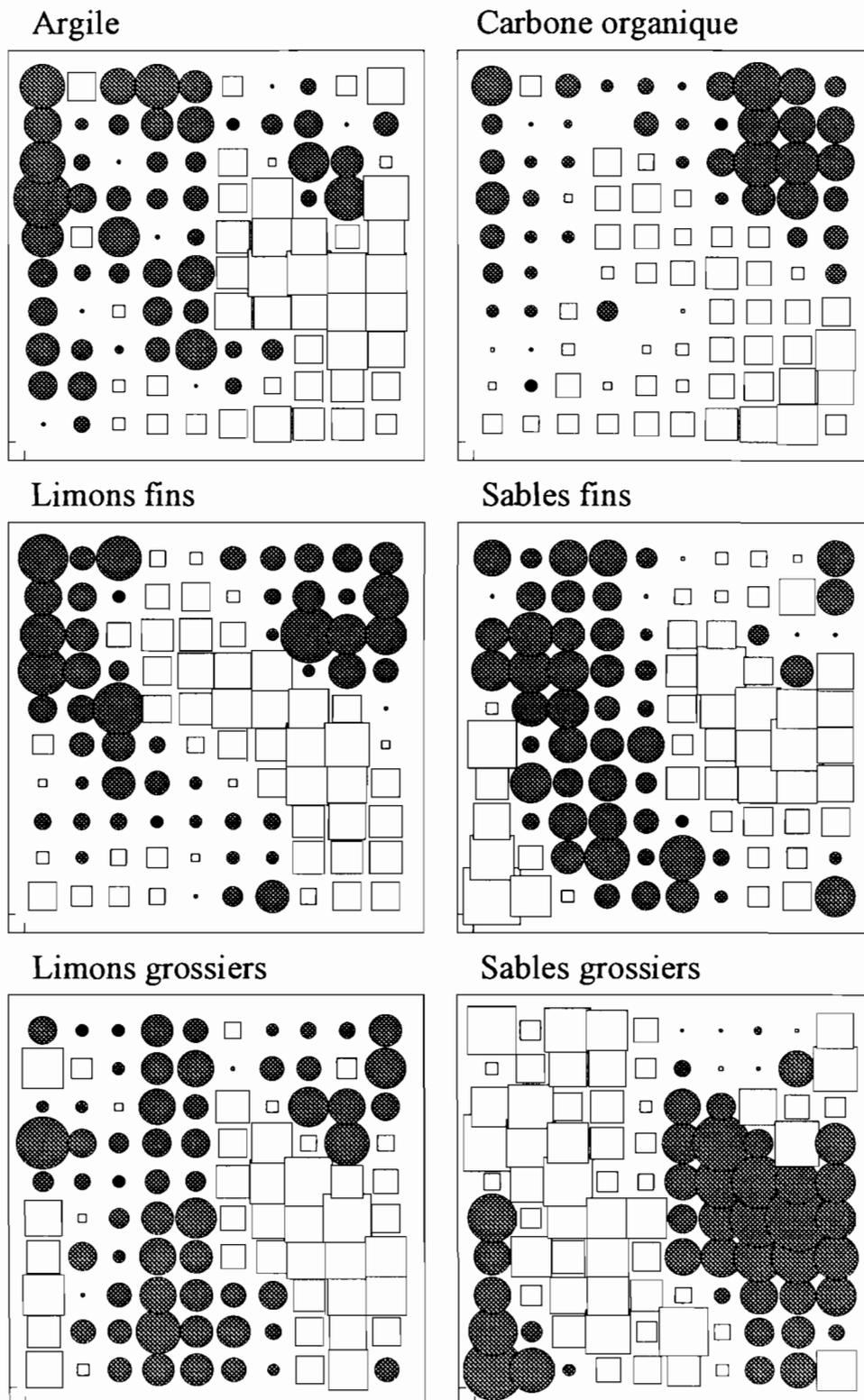


Figure 5-6 Distribution spatiale des différentes fractions granulométriques du sol et de la teneur en carbone organique. Les données ont été centrées. Les valeurs supérieures à la moyenne sont représentées par des cercles, les valeurs inférieures à la moyenne sont représentées par des carrés. Cercles et carrés ont une surface proportionnelle à la valeur absolue de la variable au point indiqué.

5.1.2.2.2.Effet de pépite, variabilité résiduelle et variabilité spatiale

La variabilité résiduelle quantifiée par la variance pépite (C0) représente une proportion de la variabilité totale considérablement plus faible dans le cas présent si l'on fait référence aux résultats obtenus pour les densités de vers de terre.

Le Tableau 5-4 page 98 indique que la proportion de variabilité totale prise en compte par les modèles (C+C0) expliquée par la structure mise en évidence (C) est très forte et comprise entre 46% et 84 %. Ces valeurs sont nettement plus élevées que celles qui ont été obtenues lors de l'analyse des structures spatiale des vers de terre.

Ces données suggèrent que la variabilité locale des variables édaphiques analysées ici est largement plus faible que celle qui apparaît caractéristique du patron d'organisation des populations d'organismes endogés.

5.1.2.2.3.Echelle de variabilité : la portée des variogrammes

L'échelle d'expression de la variabilité spatiale des variable édaphiques (la portée des variogrammes) est comprise entre 22 et 48 m. ce qui est plus élevé que la plupart des valeurs observées pour les vers de terre à quelques exceptions près (*D. agilis* juvénile en juin 1996).

Globalement, on observe un palier pour les variogrammes établis sur les variables édaphiques, ce qui indique qu'elles connaissent des variations spatiales suivant des échelles compatibles avec la fenêtre de notre étude. De plus, ces structures apparaissent également compatibles avec l'échelle de variabilité des populations de vers de terre.

5.1.2.2.4.Forme des variogrammes

Les différentes variables analysées se caractérisent toutes par un variogramme de type sphérique (Figure 5-7 et Figure 5-8). On note que la dispersion des points expérimentaux est plus forte pour les variables de texture du sol, ceci étant dû au nombre plus faible de points de mesures (n=52 cf. § 2.2.1.1.3 page 15). On remarque néanmoins une exception pour la variable sable fin+sable grossier qui est caractérisée par un variogramme à pente négative, similaire dans sa forme à certains variogrammes observés pour les variables biologiques. Il est remarquable de constater que les variables sables fins et sables grossiers présentent une structure spatiale quand elles sont analysées séparément. L'absence d'une telle structure lors de l'analyse de la somme de ces deux variables indique que les patrons de distribution des variables sont complémentaires. La variable « somme » ne connaît alors pas de variation structurée dans l'espace.

5.1.2.2.5.Effet de pépite, variabilité résiduelle et variabilité spatiale

La variabilité résiduelle quantifiée par la variance pépite (C0) représente une proportion de la variabilité totale plus faible pour les variables édaphiques en comparaison des valeurs obtenues pour les densités de vers de terre.

Le Tableau 5-4 page 98 indique que la proportion de variabilité totale prise en compte par les modèles (C+C0) expliquée par la structure mise en évidence (C) est très forte et comprise entre 46% et 84 %. Ces valeurs sont nettement plus élevées que celles qui ont été obtenues lors de l'analyse des structures spatiales des vers de terre. Ces données suggèrent que la variabilité locale des variables édaphiques analysées ici est nettement plus faible que celle qui caractérise les densités de vers de terre.

Tableau 5-4 Paramètres d'ajustement des modèles des variogrammes calculés pour divers variables édaphiques (après changement de métrique suivant la transformation $\text{Log}_{10}(x)$). Les modèles sont de type sphérique.

Variables	date	variance	moyenne	Plateau (sill)	Pépite C0	C	Portée (a)	n	(v-sill)/v	C/(C+c0)
Argile 1	mai-95	0,0032	1,6590	0,0035	0,0015	0,0020	37,2	52	-8,3	57,7
Limons fins 1	mai-95	0,0069	1,4787	0,0080	0,0025	0,0055	27,7	52	-16,3	68,5
Limons grossiers 1	mai-95	0,0123	1,3934	0,0143	0,0038	0,0105	27,6	52	-16,6	73,4
Limons fins+limons grossiers 1	mai-95	0,0072	1,7415	0,0086	0,0017	0,0069	27,7	52	-18,2	80,2
Sables fins 1	mai-95	0,0120	2,2436	0,0139	0,0021	0,0118	29,3	52	-15,7	84,6
Sables grossiers 1	mai-95	0,0010	2,8547	0,0012	0,0002	0,0010	29,3	52	-17,7	83,4
Sables fins+sables grossiers 1	mai-95	0,0058	2,9427	0,0051	0,0071	-0,0020	22,3	52	11,4	-38,7
Carbone organique 1	mai-95	0,0041	0,8386	0,0049	0,0005	0,0044	41,7	52	-19,7	89
Matières organiques totales 1	mai-95	0,0041	1,0740	0,0049	0,0006	0,0044	41,8	52	-19,7	88,6
Masse de racine sèches 2	mai-95	0,0474	0,3937	0,0561	0,0222	0,0339	39,9	100	-18,3	60,5
Masse de racine sèches 3	mars-96	0,0212	-0,6580	0,0235	0,0127	0,0108	42,5	121	-10,6	46,1
Masse de racine sèches 3	déc-96	0,0211	-0,6736	0,0229	0,0118	0,0111	29,4	121	-8,7	48,4
Densité apparente du sol	mars-96	0,0004	0,1499	0,0005	0,0002	0,0003	42,7	121	-10,2	55,1
Densité apparente du sol	déc-96	0,0007	0,1568	0,0008	0,0002	0,0006	39,9	121	-14,2	73,4

Unités utilisées: 1 ‰; 2 g de racine /mg de sol sec; 3 g de racine /100cm³ de sol (tous les modèles sont sphériques)

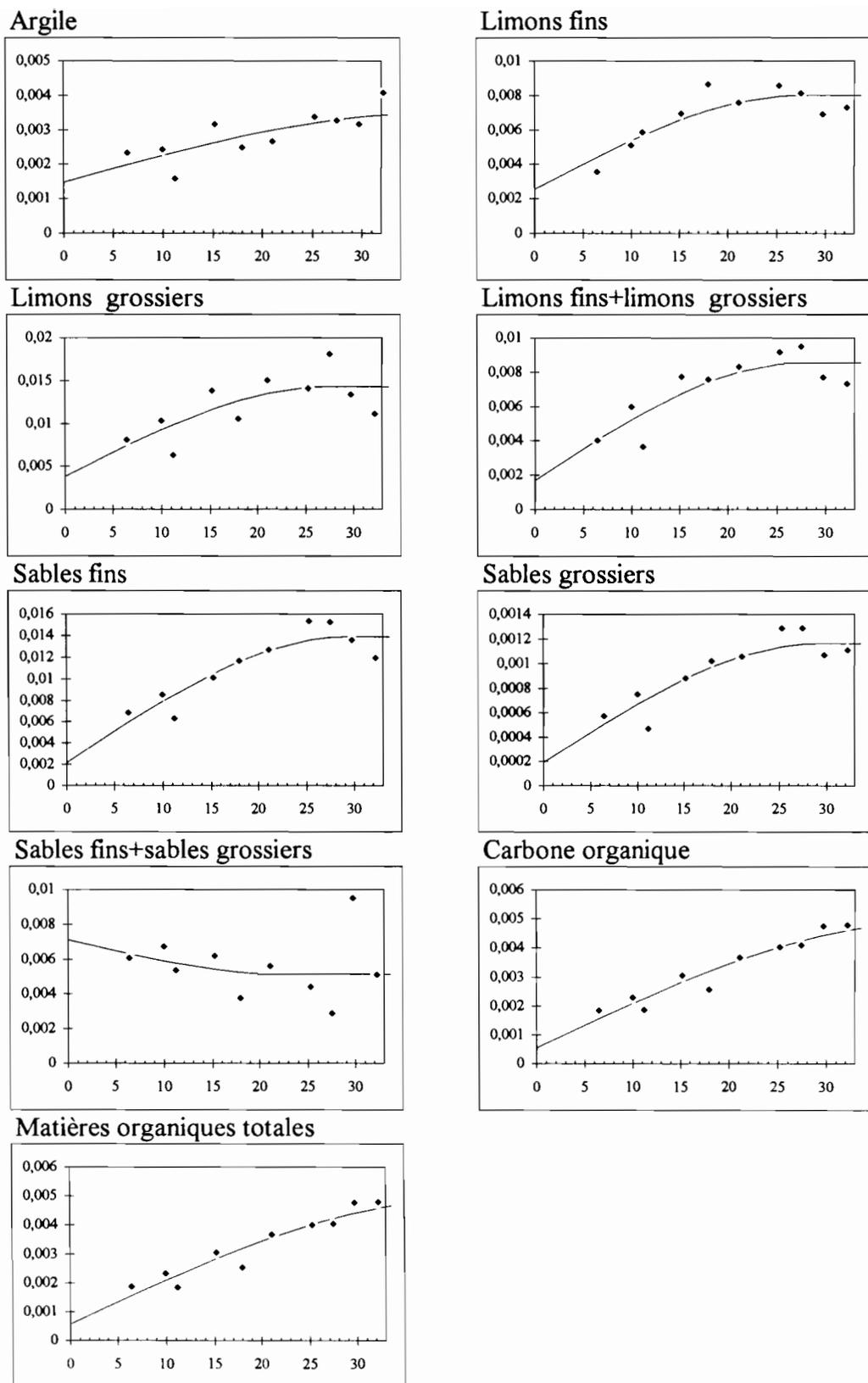
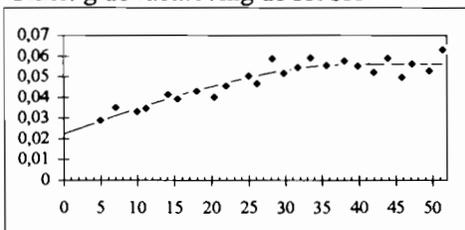


Figure 5-7 Variogrammes observés et leurs modèles théoriques obtenus pour différentes variables édaphiques. Les données sont préalablement soumises à la transformation $\text{Log}_{10}(x)$.

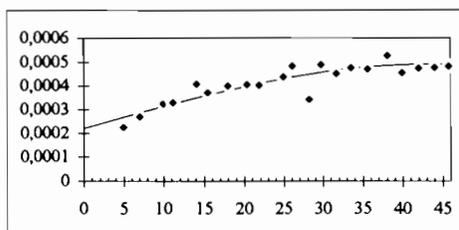
Masse de racine sèches

Unité: g de racine /mg de sol sec



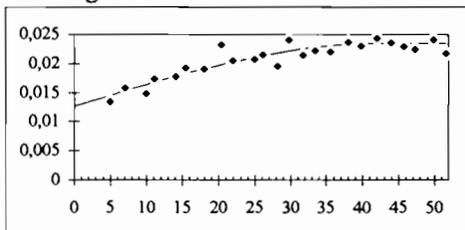
mai-95

Densité apparente du sol

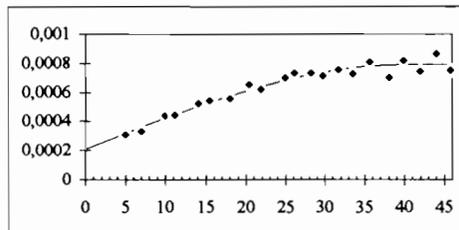


mars-96

Unité: g de racine /100cm³ de sol

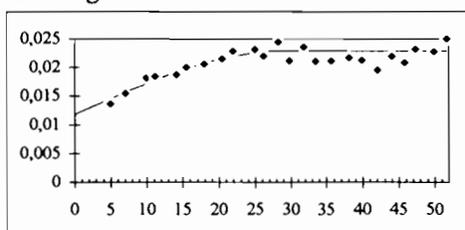


mars-96



déc-96

Unité: g de racine /100cm³ de sol



déc-96

Figure 5-8 Variogrammes observés et leurs modèles théoriques obtenus pour la densité apparente du sol et la masse de racines sèches. Les données sont préalablement soumises à la transformation $\text{Log}_{10}(x)$.

5.1.2.2.2.6. Echelle de variabilité : la portée des variogrammes

L'échelle d'expression de la variabilité spatiale des variables édaphiques (la portée des variogrammes) est comprise entre 22 et 48 m. ce qui est plus élevé que la plupart des valeurs observées pour les vers de terre à quelques exceptions près (*D. agilis* juvénile en juin 1996 (cf. Tableau 5-1 page 88)).

Globalement, on observe un palier pour les variogrammes établis sur les variables édaphiques, ce qui indique qu'elles connaissent des variations spatiales suivant des échelles compatibles avec la fenêtre de notre étude. De plus, ces structures apparaissent également compatibles avec l'échelle de variabilité des populations de vers de terre.

5.1.2.2.2.7. Variabilité globale et fenêtre d'étude.

L'écart observé entre la variance des échantillons et la valeur du palier des variogrammes est systématiquement négatif et plus élevé pour les variables édaphiques que ce que l'on observe chez les vers de terre. Ceci indique que les variables édaphiques étudiées ici sont caractérisées par des échelles de variabilité spatiale en général plus grandes que celles qui caractérisent les populations de vers de terre. Ces valeurs restent néanmoins assez faibles en valeur absolue, et

indiquent une adéquation entre taille de la parcelle prospectée et échelle de variation des variables étudiées (Robertson, Crum & Ellis, 1993).

5.1.3. Discussion

5.1.3.1. Variabilité temporelle

Les résultats présentés dans la première partie de ce chapitre montrent une assez forte variabilité temporelle des patrons de distribution des vers de terre ; d'une date à une autre, les représentations cartographiques diffèrent plus ou moins sensiblement suivant les variables. Les Eudrilidae, considérés comme formant le groupe fonctionnel des « décompactants » apparaissent comme distribués suivant deux larges taches, situées de part et d'autre de la parcelle étudiée (Figure 5-1 page 84). Si une structure générale se retrouve d'une date à une autre, on constate une assez forte variabilité inter-dates. Les variogrammes indiquent qu'à deux dates (novembre 95 et décembre 96) la structure spatiale est exprimée avec beaucoup plus de force qu'aux autres dates d'échantillonnage comme l'indiquent les proportions de variabilité expliquées ($C/C+C_0$) par le modèle du variogramme (Tableau 5-1 page 88). Il semble que ce phénomène soit lié au cycle des espèces, à l'automne avant la saison sèche les populations atteignent leur densité maximale et le patron d'organisation est plus aisément décelable.

En ce qui concerne *M. anomala*, représentant le groupe fonctionnel des vers de terre compactants, la variabilité est encore plus forte, avec une distribution en tache semblant s'inverser d'une date à une autre (Figure 5-2 page 85). Que la variabilité temporelle de l'organisation spatiale de *M. anomala* se révèle plus forte et donc plus difficile à décrire avec précision est semble-t-il lié, en partie du moins, aux caractéristiques biologiques de l'espèce. En effet, *M. anomala* est un ver robuste, capable de se déplacer rapidement des zones supérieures du sol vers des zones plus humides et fraîches lorsque les conditions de surface sont moins favorables (Lavelle, 1978; Martin S., 1991). L'image de la distribution horizontale des individus est donc beaucoup plus sensible aux conditions climatiques spécifiques des dates d'échantillonnage, du fait de la mobilité assez grande de cette espèce en particulier en cas de stress hydrique (Martin S., 1991). On doit donc être prudent dans l'interprétation des cartes de distribution et rechercher plutôt une vision synthétique basée sur l'ensemble des dates d'échantillonnage. Il apparaît cependant une tendance générale : les cartes tendent à indiquer une opposition entre les deux groupes fonctionnels, Eudrilidae et *M. anomala*. A l'évidence, il est très difficile de faire une synthèse multivariée des structures spatio-temporelles. Une approche globale est indispensable et le chapitre suivant lui est entièrement consacré.

5.1.3.2. Echelle de variabilité des groupes fonctionnels de vers de terre.

La portée des variogrammes calculés pour les différentes variables indiquent une variation à l'échelle de 15-30 m dans la majorité des cas. Du point de vue fonctionnel ces résultats montrent que les facteurs à l'origine de ces patrons agissent aux mêmes échelles d'espace. L'observation fréquente de variances des échantillons supérieures aux plateaux des variogrammes a une sensibilité précise. Lorsque cet écart est très important (par exemple pour la variable *D. agilis* en juin 1996 Tableau 5-1 page 88) il indique que la taille de la parcelle étudiée, c'est à dire la « fenêtre » de l'étude, est de l'ordre de la portée du variogramme (Barnes, 1991). Dans ce cas très précis, la fenêtre d'observation n'est pas adaptée à l'objet d'étude. On note que ce cas est rare dans les jeux de données analysés ici.

Enfin, dans certains cas, cet écart est négatif. Ceci suggère l'existence de structures spatiales hors de la gamme de distances indiquée par la portée, c'est à dire des structures imbriquées. C'est l'exemple de la densité des Eudrilidae en décembre 1996 (Tableau 5-1 page 88). En observant la carte (Figure 5-2 page 85) on constate la présence d'une tache à gauche et à droite de la parcelle. Le variogramme rend compte de ces deux structures de petite taille relativement à

la surface totale étudiée. Cependant, pour des distances importantes et supérieures à la portée du variogramme la semi-variance augmente (après avoir atteint son plateau puisque les distances sont supérieures à la portée) car des couple de points sont formés à partir de mesures effectuées dans chaque tache. Ceci entraîne l'apparition d'une seconde phase d'accroissement de la semi-variance après la phase stationnaire du plateau du variogramme.

Les géostatisticiens ne prennent généralement pas ce phénomène en considération car seul le premier tiers voire la première moitié du variogramme sont utilisés dans les procédures d'interpolation par krigeage (Journel & Huijbregts, 1978; Burgess & Webster, 1980a). Dans ce cas, le variogramme doit être ajusté avec précision sur ces distances et les fluctuations qui interviennent ensuite pour les distances les plus importantes ne sont jamais considérées (Journel & Huijbregts, 1978). En biologie, ceci a un sens précis que Robertson, Crum & Ellis, (1993) interprètent comme l'existence de structure à des échelles au-delà de la portée du variogramme. En se basant sur les travaux de Barnes, (1991) nous proposons l'interprétation suivante : il y a plusieurs structures de petites tailles comparées à la fenêtre d'étude et ces structures sont séparées par des distances supérieures à la portée du variogramme. C'est ce que l'on observe par ailleurs pour la distribution des Eudrilidae en juin 1996.

5.1.3.3. Structures imbriquées et distribution en taches

L'existence d'une distribution de type contagieuse ou encore agrégée chez les organismes du sol est bien connue (Cancela Da Fonseca, 1966; Campbell & Noe, 1985; Ferris, Mullens & Foord, 1990; Robertson & Freckman, 1995; Rossi, Delaville & Quénéhervé, 1996). Pour les vers de terre, peu d'étude de ce type sont disponibles (Taylor, Woiwod & Perry, 1978; Boag et al., 1994) mais les résultats présentés au chapitre 4 montrent que ces organismes se comportent de façon semblable aux autres organismes des sols. Le concept d'agrégation repose entièrement sur l'inégale répartition des individus à l'intérieur des blocs de sol servant de support de mesure et le concept d'agrégats se trouve donc limité à l'échelle correspondant à la taille des unités de mesures (Nicot, Rouse & Yandell, 1984; Rossi, Delaville & Quénéhervé, 1996). L'effet de la taille de ces blocs sur les analyses est discuté aux § 3.6.3 page 59 et § 4.4.3 page 79. L'apport des statistiques spatiales consiste à considérer explicitement la position des blocs les uns par rapport aux autres (§ 3.2.2 page 20). Ceci permet de définir des zones significativement plus riches en individus et d'en faire la cartographie. On a ici un second niveau d'organisation des populations. Ces taches dont la forme peut varier, sont susceptibles d'avoir elles-mêmes une distribution propre, elles peuvent être réparties dans l'espace de façon régulière, aléatoire ou même contagieuse. Ici intervient un troisième niveau d'organisation.

L'analyse des transects à maille fine se révèle très fructueuse de ce point de vue. L'apparition de deux plateaux dans le variogramme montre qu'il existe dans ce cas deux niveaux d'organisation chacun caractérisé par une échelle propre : 7.6 et 16.6 m pour la densité des Eudrilidae par exemple (Tableau 5-3). On a souligné les valeurs fortes de la variance pépète observée généralement pour les vers de terre dans nos échantillons prélevés sur une maille carrée de 5m (Tableau 5-1 page 88 et Tableau 5-2 page 89). La diminution spectaculaire de ce paramètre pour les données issues d'un transect à maille fine (0.5 m) provient semble-t-il de la prise en compte des micro-structures s'exprimant aux échelles citées plus haut (<10m). Des structures imbriquées de type similaire se rencontrent également pour diverses espèces de nématodes phytoparasites et semblent liées aux pratiques culturales ainsi qu'à l'architecture racinaire des plantes hôtes (Rossi et Quénéhervé en préparation).

Le variogramme de la densité des Eudrilidae en 1996 (Figure 5-4 page 92) présente une particularité intéressante. Bien que la maille soit très fine (0.5m) la variance pépète reste assez forte, indiquant un part toujours significative de variabilité résiduelle. En outre, les valeurs de la semi-variance pour les deux premières classes de distance sont très largement supérieures à la troisième. En d'autres termes, pour les deux premières classes de distance (0.5 et 1 m) la

variabilité entre mesures est supérieure à celle que l'on observe entre points séparés par 1.5 m en moyenne. Nous interprétons cela comme l'existence de valeurs de densité hétérogènes à l'échelle métrique. La forte variabilité entre relevés voisins observée ici recouvre le concept d'agrégats rencontré dans la littérature à propos des indices d'agrégation (§ 4 page 63).

Il apparaît donc qu'il y ait au moins trois niveaux d'organisation spatiale pour les vers de terre endogés. Un niveau hyperlocalisé se traduisant par la présence d'agrégats. Naturellement, notre appréciation de l'importance de ces agrégats est conditionnée par la taille du support de mesure (voir § 4 page 63). Le niveau suivant se traduit par des taches (zone de forte densité moyenne) et enfin un troisième niveau d'organisation à une échelle plus grande encore, lié à l'organisation des taches elles-mêmes. À l'évidence on peut supposer que d'autres niveaux d'organisation suivent, liés quant à eux à des facteurs plus facilement identifiables tels que des modifications de l'organisation du couvert végétal, de la couverture pédologique etc... Robertson & Gross, (1994) signalent un variogramme à double palier obtenu pour le pH. À l'échelle de 5 m les auteurs suggèrent que la variabilité du pH pourrait être liée à la microtopographie ou à l'activité des plantes tandis qu'à une échelle de 90m, d'autres facteurs tel que l'effet de pratiques culturales pourrait contrôler la variabilité spatiale.

Dans notre étude, nous nous sommes délibérément limités à des surfaces homogènes du point de vue des communautés végétales et des types de sols. Ainsi les informations collectées ne concernent que la variabilité spatiale des groupes de vers de terre à une échelle locale dans l'écosystème.

Les variogrammes à pente négative tels que celui des *D. agilis* en mai 1995 et juin 1997 (annexe 5 et Tableau 5-1 page 88) sont tout à fait particuliers. Du point de vue théorique, de tels variogrammes sont envisagés par Schotzko & Knudsen (1992) p. 1272 mais aucun cas n'est signalé dans la littérature. Nous interprétons ces structures comme traduisant l'existence d'agrégats distribués de façon aléatoire à travers la parcelle et séparés en moyenne par des distances supérieures au pas d'échantillonnage (5 m.). La figure Figure 6-2 (page 109) en donne une bonne image.

5.1.3.4. Relation entre paramètres édaphiques et distributions des vers de terre

L'examen des cartes de distributions spatiales des divers paramètres édaphiques et celles de vers de terre laisse supposer que ces variables ne sont pas indépendantes. Outre les problèmes statistiques soulevés par la présence d'autocorrélation spatiale (§ 3 page 19) nous sommes ici confrontés à la variabilité temporelle de nos paramètres. En effet, si l'on observe une relation par exemple entre le patron d'organisation des racines et celui des Eudrilidae comme le suggèrent l'examen simple des cartes, celle-ci est-elle vérifiée à chaque date ? De même nous avons relevé la variabilité de l'organisation des groupes d'une date d'échantillonnage à l'autre et il semble préférable de rechercher une structure commune aux différentes dates avant de rechercher d'éventuelles relations avec les paramètres environnementaux. Ceci constitue l'objectif des chapitres suivants.

6. Structure spatio-temporelle d'un assemblage d'espèces de vers de terre

6.1. Introduction

A l'issue des campagnes d'échantillonnage au cours desquelles la composition de l'assemblage d'espèces de vers de terre a été déterminée pour 100 stations d'échantillonnage, on obtient une collection de données variables-sites-dates. L'objectif de ce chapitre est de réaliser une synthèse multivariée des structures observées à chaque date. En considérant l'ensemble des espèces des vers de terre et leurs différents stades de développement sur l'ensemble des 5 dates de mesure, on cherche à mettre en évidence une éventuelle structure commune aux dates. Ceci correspond à extraire l'information relative à la composition et à l'organisation spatiale de l'assemblage d'espèces de vers de terre commune aux différentes dates.

L'Analyse Triadique Partielle est une méthode d'analyse multivariée qui permet d'effectuer une synthèse multivariée inter-dates (Thioulouse & Chessel, 1987). En outre, on établira un schéma fonctionnel de la communauté à travers la structure commune aux différentes dates : on pourra établir les relations moyennes entre groupes de vers de terre au cours de deux ans de notre étude (5 campagnes d'échantillonnage). Cette approche autorise donc l'analyse de patrons d'organisation fonctionnels stables dans l'intervalle de temps de notre étude.

6.2. L'analyse triadique partielle

6.2.1. Cadre général et objectifs de l'analyse

L'Analyse Triadique Partielle (ATP) est une méthode d'analyse multivariée spécifique des données structurées "en cube" (ou pour être exact, parallélépipédique rectangle dans notre cas). Elle s'applique dans le cas où l'on souhaite analyser une succession de tableaux (variables X stations) établis au cours d'une série de campagnes d'échantillonnage (Figure 6-1 page 106). A chaque date, on mesure p variables sur s stations. L'ensemble des données constitue alors un "cube" de données. Le dépouillement pourrait être effectué au moyen d'une série d'analyses multivariées élémentaires de type ACP pour chaque tableau. Cependant cette stratégie conduirait à l'interprétation simultanée de t ACP différentes ce qui est particulièrement pénible, délicat et ne garantit pas une bonne appréciation d'éventuelles structures communes aux différentes dates (Thioulouse & Chessel, 1987; Centofanti, Chessel & Dolédec, 1989 ; Kroonenberg, 1989). Une autre stratégie pourrait être envisagée: construire un tableau moyen à s lignes et p colonnes où chaque élément x_{ij} est la moyenne des t tableaux (un par date) initiaux ; le tableau compromis ainsi constitué pourrait être analysé par une ACP (Centofanti, Chessel & Dolédec, 1989). Comme le soulignent Thioulouse & Chessel (1987) et Centofanti, Chessel & Dolédec (1989), cette approche n'est pas satisfaisante car les mesures réalisées à chaque date ont le même poids dans l'analyse même si une structure commune n'est pas représentée de façon aussi marquée à chacune des dates, ce qui nuit grandement à l'efficacité de l'analyse.

L'ATP repose sur trois étapes appelées l'interstructure, le compromis et l'intrastructure (Thioulouse & Chessel, 1987). L'interstructure recherche une description globale des dates d'échantillonnage et fournit une description des stations d'échantillonnage relative

à la typologie des dates pour chaque variable (Figure 2 p. 270 dans Thioulouse et Chessel, 1987). Le compromis est la seconde étape des calculs; il constitue le résumé le plus proche possible des situations à chaque date. C'est un tableau fictif à s lignes et p colonnes (Figure 6-1) dont les variables maximisent la moyenne des corrélations avec les variables correspondantes de chacun des tableaux d'origine.

Enfin, la troisième étape, ou analyse de l'intrastructure, permet l'analyse fine de l'évolution au cours du temps de la typologie des variables ou celle des stations. L'étape de l'intrastructure consiste à représenter simultanément chaque station à toutes les dates ou bien chaque variable à toutes les dates. On peut réaliser cette étape de l'analyse en projetant en éléments supplémentaires les variables et les stations des tableaux initiaux dans l'ACP du tableau compromis (Glaçon, (1981) cité dans Thioulouse et Chessel, (1987)).

L'ensemble de ces trois étapes permet l'analyse d'un cube de données. Deux stratégies fondamentalement différentes peuvent être adoptées selon les objectifs poursuivis. Soit on considère les données sous l'aspect d'une suite chronologique de tableaux [stations X variables] c'est à dire une série de tableaux Y (1 tableau par date d'échantillonnage). Soit on considère s tableaux [dates X variables] (1 tableau par station d'échantillonnage).

Nous avons adopté la première stratégie qui nous permet de privilégier l'étude de la structure (pour les différentes variables) et de l'évolution chronologique des structures spatiales. Le second points de vue aurait privilégié l'étude du cycle temporel des mesures des différentes variables et sa variabilité spatiale (Thioulouse & Chessel, 1987).

6.2.2. Notion d'interstructure

Considérons que l'on dispose de t tableaux à s lignes (stations) et p colonnes (variables). Pour réaliser une typologie des différents tableaux on procède à l'ACP ordinaire d'un nouveau tableau à $s.p$ lignes (le tableau Y) obtenu en réorganisant les tableaux d'origine de la façon suivante: les tableaux de chaque date sont réécrits sur une seule colonne ligne par ligne (Figure 6-1 page 106). Les t tableaux d'origine sont préalablement centrés et réduits par variables et par dates, opérations permettant de rapporter la moyenne à 0 et la variance à une valeur unité. Les valeurs sont alors dites normalisées.

Si l'on considère 2 tableaux quelconques et que l'on calcule la moyenne des corrélations des variables de même nature entre ces deux tableaux on obtient un coefficient compris entre -1 et +1 (c'est une moyenne de coefficients de corrélation). Si il est franchement positif, les tableaux sont très semblables, si il est proche de 0, soit les corrélations sont très faibles soit elles s'annulent ce qui indique des structures différentes (Centofanti, Chessel & Dolédec, 1989).

Si le coefficient précédent est établi pour un ensemble de couples de tableaux, on obtient une matrice de corrélation. Cette matrice est la matrice des variances-covariances inter-dates du tableau Y à $s.p$ lignes et colonnes décrit plus haut (Figure 6-1 page 106) (Thioulouse & Chessel, 1987; Centofanti, Chessel & Dolédec, 1989). Ainsi, l'ACP ordinaire de Y assure le bilan inter-dates en établissant l'interstructure. Cette analyse conduit à t valeurs propres. Le mode de décroissance des valeurs propres indique le nombre de facteurs à prendre en considération dans l'interprétation de l'analyse. Ainsi, dans leurs articles respectifs (Thioulouse & Chessel, 1987; Centofanti, Chessel & Dolédec, 1989) constatent que le premier axe de l'ACP de Y synthétise à lui seul une portion de la variabilité générale suffisante pour que les facteurs suivants soient abandonnés.

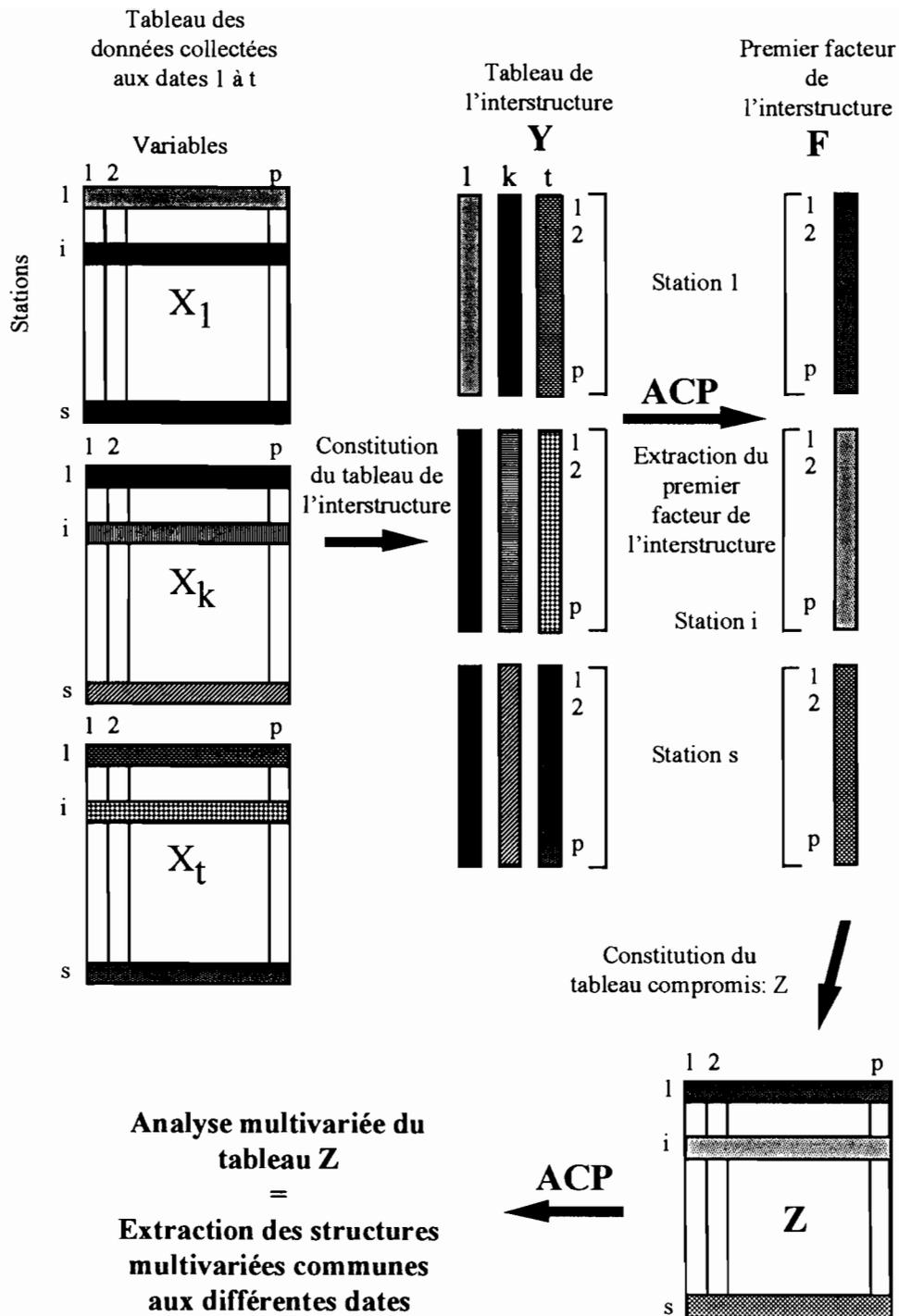


Figure 6-1 Schéma général de l'Analyse Triadique Partielle : constitution et analyse du tableau de l'interstructure Y et obtention du tableau compromis Z. L'interstructure entre les tableaux $X_1 \dots X_t$ correspondant aux différentes dates d'échantillonnage est analysée par l'ACP ordinaire de Y. A partir des coordonnées des objets variables-stations sur les facteurs de l'ACP ordinaire de Y, on obtient les tableaux compromis. La figure représente la constitution du premier tableau compromis noté Z à partir du facteur 1 de l'ACP de Y. Z est ensuite analysé par une ACP ordinaire (modifié d'après Centofanti, Chessel & Dolédec, 1989).

La structure commune aux différentes dates est dans ce cas unidimensionnelle. Cependant, ce cas n'est pas nécessairement le plus fréquent et nous avons rencontré des exemples d'application où l'interprétation des deux premiers axes de l'interstructure était nécessaire (Jimenez et Rossi, en préparation). L'un des intérêts majeurs de l'ACP du tableau Y est de fournir des coordonnées pour chaque couple variable-station sur chaque facteur extrait (Nota Bene: il y a t facteurs) (Figure 6-1 page 106). Il est ainsi possible de représenter les coordonnées des stations par variables sur les facteurs de l'ACP (voir par exemple la figure 2 p. 470 dans Thioulouse & Chessel, 1987). Ce mode de représentation assure la description des stations d'échantillonnage en fonction de la typologie des dates (c'est-à-dire sur le(s) composante(s) principale(s)) pour chaque variables.

6.2.3. Le compromis

Le compromis est un tableau fictif issu d'une combinaison linéaire des tableaux d'origine présentant la propriété suivante: il représente une inertie interne maximale. En d'autres termes le tableau compromis maximise les corrélations entre les valeurs de ses variables et les valeurs correspondantes dans les tableaux initiaux (t tableaux). Dans la pratique (Thioulouse & Chessel, 1987; Centofanti, Chessel & Dolédec, 1989) ce tableau compromis est obtenu par extraction du facteur 1 de l'ACP du tableau Y effectuée lors de l'analyse de l'interstructure (§ **Erreur! Source du renvoi introuvable.**) (Figure 6-1 page 106). Les coordonnées factorielles sur les axes de cette ACP correspondent aux s.p lignes du tableau Y. On constitue le tableau compromis 1 en transposant les s.p coordonnées sur l'axe 1 de l'ACP (opération représentée sur la Figure 6-1 page 106). Naturellement, à l'analyse du premier compromis peut être adjointe l'analyse d'un second compromis (établi de la même façon à partir du facteur 2 de l'ACP de Y) si la décroissance des valeurs propres indique la nécessité d'analyser les deux premiers facteurs.

Le tableau compromis donne lieu à une synthèse multivariée par le biais d'une ACP ordinaire. Il devient alors possible de déterminer quelles sont les variables qui sont responsables de la structure commune aux différentes dates (on effectue la typologie des variables de la structure commune). Les coordonnées des stations d'échantillonnages sur les axes issus de cette seconde ACP permettent de représenter le patron d'organisation spatial de la structure interdates par cartographie. Nous avons poursuivi l'analyse standard en appliquant certaines techniques d'analyse de données (§ 3.2 page 20) aux coordonnées des stations sur les axes. Ceci permet en particulier de tester statistiquement l'existence d'une structure spatiale commune aux différentes dates et d'en décrire les principale caractéristiques (voir (Rossi, Lavelle & Albrecht, 1997) pour une application de cette idée à l'analyse géostatistique d'un gradient multivarié de caractéristiques pédologiques).

6.2.4. L'intrastructure

La troisième et dernière étape de l'ATP est l'intrastructure qui consiste à analyser finement les écarts entre certaines stations à certaines dates et le modèle commun aux différentes dates mis en évidence lors des phases précédentes de l'analyse. On utilise pour cela la représentation des stations aux diverses dates obtenues en projetant les lignes du tableau Y (rappelons que les données sont normalisées par dates et par variables) en tant qu'objets supplémentaires dans l'ACP ordinaire du tableau Z (Thioulouse & Chessel, 1987). De façon similaire on peut analyser les variations de

typologie des variables d'une date données au modèle commun en projetant en éléments supplémentaires les colonnes de Y dans l'ACP de Z.

Ces calculs ne sont absolument pas limités au premier compromis. La phase d'intrastructure est identique pour la structure commune exprimée à travers le second axe de l'intrastructure (ACP de Y) c'est à dire le second compromis. Dans ce cas on effectue des calculs identiques mais on projette naturellement les éléments supplémentaires dans l'ACP ordinaire du tableau compromis 2 lui-même établi par transposition des coordonnées factorielles des lignes du tableau Y sur l'axe 2 de l'ACP de Y.

6.2.5. Variabilité spatio-temporelle de la densité des vers de terre

L'Analyse Triadique Partielle a été utilisée afin de décrire la variabilité spatio-temporelle de la densité des différentes espèces de vers de terre à différents stades de développement rencontrés dans les premiers 10 cm de sol d'une parcelle de savane herbeuse échantillonnée à 5 reprises entre mai 1995 et juin 1997. A chaque date, 100 points d'échantillonnage (stations) sont régulièrement disposés sur une parcelle de 45x45 m suivant une maille carré de 5 m de côté. A chaque date d'échantillonnage (05/95; 11/95; 06/96; 12/96 et 06/97) les points d'échantillonnages sont considérés comme identiques. Afin de ne pas prélever exactement au même endroit, les sites d'échantillonnage sont décalés de quelques 20 cm autour du piquet métallique marquant le point (voir § 2.2.1.1.1 page 14). Cet écart de distance minime d'une date à une autre au regard de la taille de la parcelle étudiée nous permet de considérer les points de mesures identiques au cours du temps.

L'objectif poursuivi ici est de faire le bilan multivarié de des structures spatiales que nous avons mises en évidence dans le chapitre précédent et d'analyser leurs variations chronologiques. En particulier, on recherche une éventuelle structure de l'assemblage de vers de terre commune aux différentes dates, c'est à dire un patron d'organisation spatial stable à l'échelle de deux ans.

Ceci nous a donc conduit à adopter la stratégie consistant à considérer les données sous la forme d'une suite chronologique de 5 tableaux de 100 stations pour 6 variables (un tableau par station d'échantillonnage). On a vu plus haut (§ 6.2.1 page 104) qui était indispensable de définir clairement les objectifs poursuivis pour déterminer la stratégie à mettre en œuvre.

La Figure 6-2 page 109 présente l'ensemble des données soumises à l'ATP. Les données sont représentées sous une forme simple: à chaque point d'échantillonnage la densité d'une variable donnée est représentée à une date donnée. Pour plus de clarté et pour s'assurer que les cartes soient comparables d'une groupe à un autre et d'une date à une autre, les valeurs brutes ont été normalisées par variables et par dates: on soustrait la moyenne de chaque variable à une date et on divise le résultat par l'écart-type. On constate la présence de structures spatiales marquées mais il est impossible d'en faire le bilan inter-dates sans recours à l'ATP.

L'ensemble des calculs présentés ici ont été réalisés avec le logiciels ADE-4. Celui-ci permet de faire l'ensemble des calculs présentés plus haut de façon très rapide et propose de remarquables modules de représentation graphique. Cependant, les auteurs ont sciemment limité le programme (module STATIS; Table averaging) à l'analyse du premier compromis par soucis de simplicité. Nous avons donc effectué l'ensemble des calcul à l'aide du simple module PCA et avons construit nous-mêmes les tableaux Y, et Z puis Z', le second compromis à l'aide des divers outils de manipulation de fichiers proposés par ADE-4.

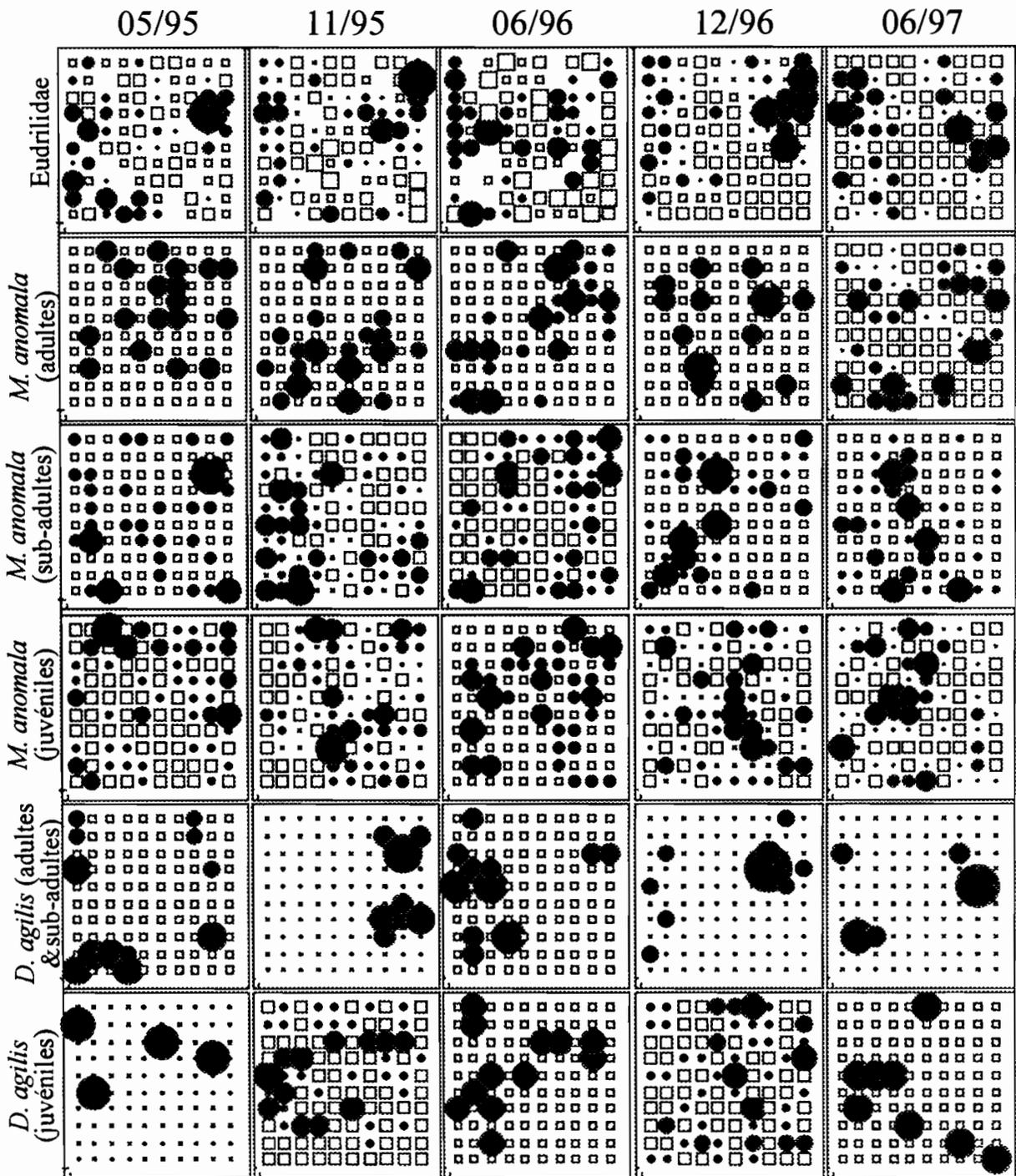


Figure 6-2 Représentations graphiques simples sous forme de cartes de la densité des différentes espèces de vers de terre aux 5 dates d'échantillonnage. Les valeurs ont été normalisées par dates et par variables; les cercles correspondent à des valeurs > moyenne et les carrés à des valeurs < moyenne, la surface des symboles est proportionnelle à la valeur absolue observée à chaque point d'échantillonnage.

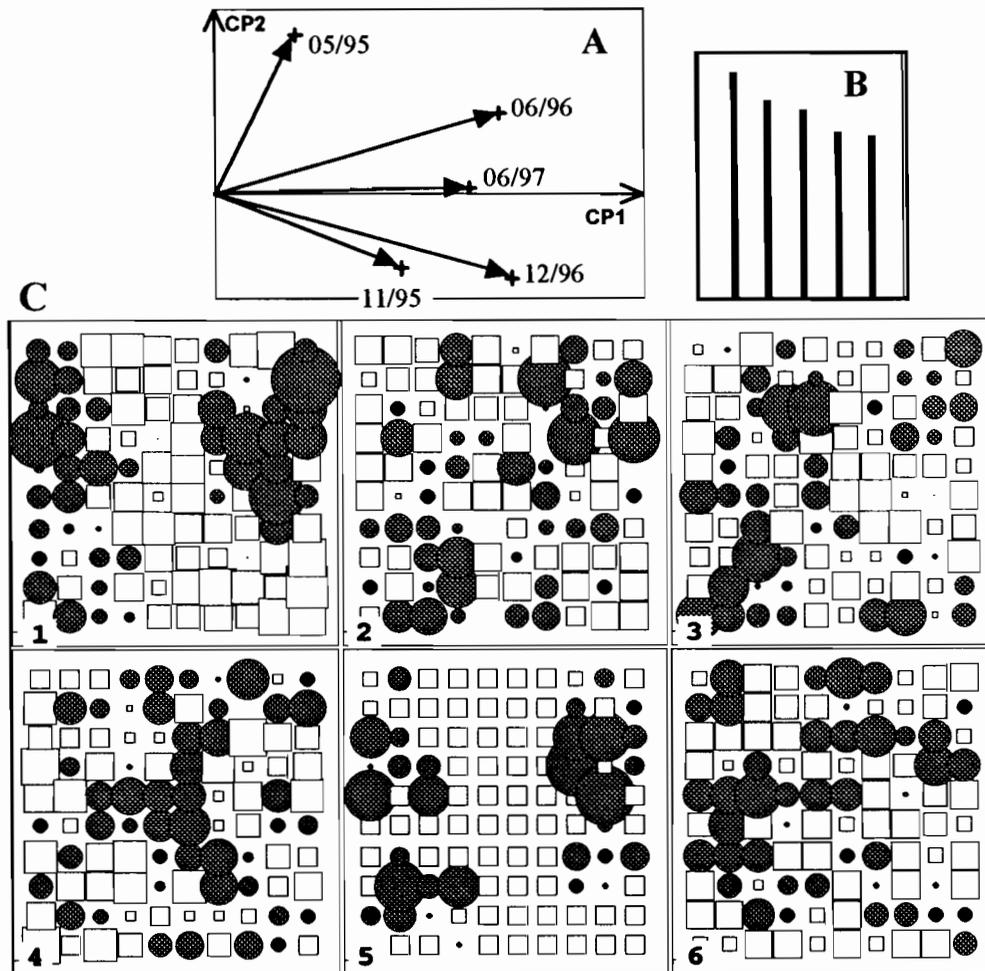


Figure 6-3 Analyse de l'interstructure. **A**: cercle des corrélations des 5 dates sur les facteurs 1 et 2 de l'interstructure. **B**: diagramme des valeurs propres. **C**: Cartographie des coordonnées des 100 stations sur l'axe 1 de l'ACP de l'interstructure. Les 600 lignes du tableau Y ont été réparties en 6 groupes de 100 correspondant aux 6 variables mesurées dans les 100 stations. Avec les codes suivants : 1 : *Eudrilidae* ; 2 : *Millsonia anomala* (adulte) ; 3 : *M. anomala* (sub-adulte) ; 4 : *M. anomala* (juvénile) ; 5 : *Dichogaster agilis* (adulte & sub-adulte) et 6 *D. agilis* (juvénile). Les cercles représentent des valeurs positives, les carrés des valeurs négatives ; la surface des symboles est proportionnelle à la valeur absolue observée à chaque point d'échantillonnage.

6.2.6. L'interstructure

6.2.6.1. Le premier facteur de l'interstructure

En adoptant la nomenclature proposée à la Figure 6-1 page 106, le tableau Y que nous avons constitué comporte 600 lignes (100 stations et 6 variables) pour 5 colonnes (5 dates). L'ACP ordinaire de ce tableau préalablement normalisé par dates et par variables conduit à 5 valeurs propres. La décroissance des valeurs propre est peu marquée et

nous avons donc choisi d'interpréter les deux premiers axes de l'interstructure (Figure 6-3 page 110).

L'axe 1 (24,05% de l'inertie) rend compte d'un effet "taille" inter-tableau c'est-à-dire que les dates ont toutes le même signe suivant cet axe. Ceci n'est pas obligatoire et signifie que les corrélations inter-tableau sont positives. Ce phénomène n'est pas vérifié pour l'axe deux de l'ACP de l'interstructure car les dates 11/95 et 12/96 ont un signe négatif sur l'axe 2.

La Figure 6-3 C page 110 montre l'existence de structures spatiales très claires des coordonnées des 100 stations sur l'axe 1 de l'interstructure. Cet axe qui résume la structure commune aux différentes dates correspond donc à un patron d'organisation dans l'espace.

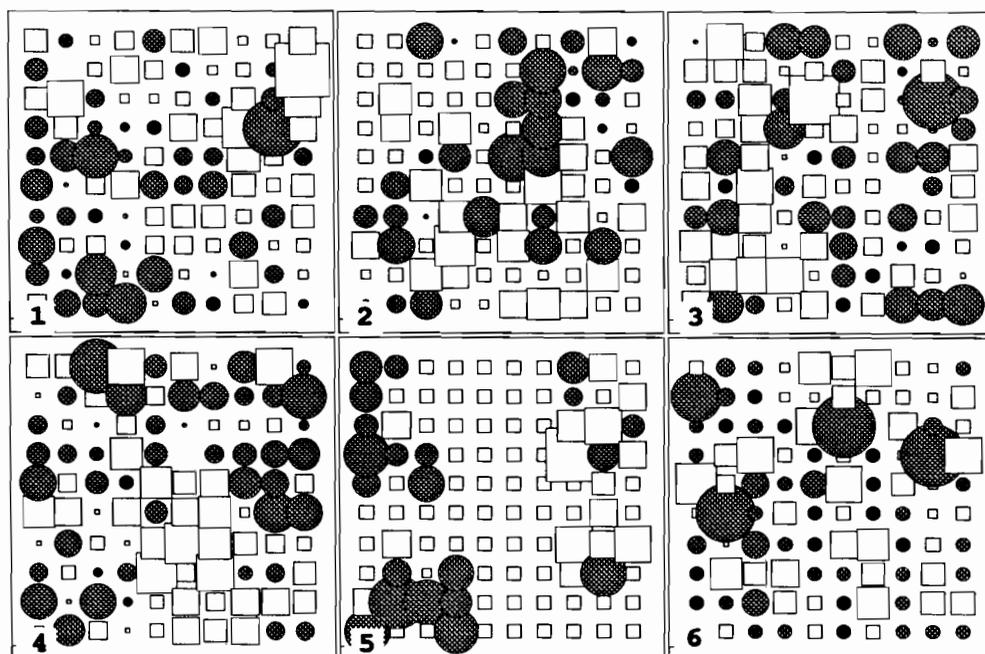


Figure 6-4 Analyse de l'interstructure. Cartographie des coordonnées des 100 stations sur l'axe 2 de l'ACP de l'interstructure. Les 600 lignes du tableau Y ont été réparties en 6 groupes de 100 correspondant aux 6 variables mesurées dans les 100 stations. Avec les codes suivants : 1 : *Eudrilidae* ; 2 : *Millsonia anomala* (adulte) ; 3 : *M. anomala* (sub-adulte) ; 4 : *M. anomala* (juvénile) ; 5 : *Dichogaster agilis* (adulte & sub-adulte) et 6 *D. agilis* (juvénile). Les cercles représentent des valeurs positives, les carrés des valeurs négatives ; la surface des symboles est proportionnelle à la valeur absolue observée à chaque point d'échantillonnage.

L'examen de la Figure 6-3 C page 110 indique l'existence de deux zones latérales où la variable *Eudrilidae* a des coordonnées positives et forte (cercles) sur le facteur 1 de l'interstructure. On retrouve ces zones de fortes densités des *Eudrilidae* sur la Figure 6-2 page 109 plus ou moins marquées suivant les dates d'échantillonnage. Ces mêmes zones se retrouvent également pour *D. agilis* (adultes & sub-adultes). Le cas de *M. anomala* est différent, les structures sont moins marquées. Les adultes et sub-adultes semblent occuper une zone transversale au centre de la parcelle recouvrant plus ou moins les zones « à *Eudrilidae* ». Le patron de distribution des Juvéniles de l'espèce *M. anomala* commun aux différentes dates est complémentaire du précédent, cette variable occupant

en effet le centre de la parcelle. La densité des juvéniles de l'espèce *D.agilis* apparaît moins structurée que les autres.

6.2.6.2. Le second facteur de l'interstructure

Le facteur 2 de l'interstructure oppose la date 05/95 (corrélation positive avec l'axe) aux dates 11/95 et 12/96 (corrélations négatives avec l'axe) (Figure 6-3). Les autres dates occupent une position intermédiaire avec une corrélation particulièrement faible pour la date 06/96 (Figure 6-3). La prépondérance des dates 05/95, 11/95 et 12/96 se retrouve exprimée clairement sur les cartes par variables de l'interstructure pour cet axe (Figure 6-4 page 111). On trouve en effet une très forte similitude entre la structure de la variable Eudrilidae à la date 05/95 (Figure 6-2 page 109) et la distribution de cette variable dans le facteur 2 de l'interstructure. Ainsi, le facteur 2 de l'interstructure prend essentiellement en compte la structure spatiale des Eudrilidae caractéristique d'une date (05/95) qui est mal représentée par le premier facteur.

Deux zones se révèlent particulièrement intéressantes. Une zone en bas à gauche de la parcelle où la densité est forte à la date 05/95 mais qui n'est pas prise en compte par le premier facteur de l'interstructure (Figure 6-3 C page 110 et Figure 6-2 page 109). Cette zone correspond à des valeurs positives à la date 05/95 et positives sur l'axe 2 de l'interstructure car la date 05/95 est elle-même de coordonnées positives sur cet axe. Une seconde zone, située en haut à droite de la parcelle, montre des valeurs fortement négatives sur le facteur deux de l'interstructure; ceci correspond à des valeurs très fortes de la densité en Eudrilidae aux dates 11/95 et 12/96 (dates ayant, nous l'avons vu, des corrélations négatives avec le facteur 2 de l'interstructure (Figure 6-3)). Ces valeurs apparaissent en positif cette fois sur les cartes du facteur 1 (Figure 6-3 page 110) car les dates 11/95 et 12/96 sont bien prises en compte par le premier facteur.

Pour les Eudrilidae, on a donc une structure générale, commune aux différentes dates traduite par le premier facteur de l'interstructure. Le second facteur rend compte des particularités d'une date (05/95) peu ou mal représentées par le premier facteur.

Pour les variables densité de l'espèce *M. anomala* aux stades juvénile et adulte on observe la même tendance: les zones à fortes valeurs positives sur le facteur 2 de l'interstructure traduisent des valeurs positives fortes à la date 05/95 non prise en compte par le premier axe de l'interstructure. Pour le stade sub-adulte de *M. anomala* cette tendance est moins marquée.

Dans le cas de *D. agilis* (adultes et sub-adultes) on observe 2 zones à valeurs positives sur le facteur 2 de l'interstructure: en bas à gauche qui correspond à une zone de forte densité en 05/95 et en haut (idem mais également liée à une structure comparable en 06/96 (Figure 6-2 page 109). Enfin, on observe également une zone de fortes valeurs négatives sur le facteur 2 de l'interstructure qui est à rapprocher des fortes densités observées à cet endroit de la parcelle à la date 11/95 et 12/96. La variable densité de l'espèce *D. agilis* (stade juvénile) est caractérisée par 4 points de très fortes valeurs qui correspondent exactement à des points de très forte densité en 05/95.

6.2.6.3. Conclusions

L'analyse du premier facteur de l'interstructure permet de relever les points suivants:
- Le facteur 1 de l'interstructure décrit une structure commune aux différentes dates qui présente un patron spatial très net pour la plupart des variables.

Cette structure se rapporte à l'ensemble des variables analysées, elle concerne donc l'assemblage d'espèces de vers de terre aux différents stades de développement considérés.

- Ce patron est néanmoins différent suivant les groupes de vers de terre.

La structure de l'assemblage de vers de terre commune aux différentes dates met en jeu des patron de distribution différents suivant les espèces et les stades de développement considérés.

- On retrouve dans l'interstructure des informations (structures spatiales) rencontrées à chaque date et pour chaque variables mais plus ou moins bien représentées suivant les dates.

La structure commune aux différente date est exprimée avec une intensité variable suivant les dates d'échantillonnage.

- La date 05/95 est la moins bien représentée dans la structure inter-tableau synthétisée à travers le premier facteur de l'interstructure. On retrouve des aspects des structures propres à cette dates dans l'information synthétisée par le second facteur de l'interstructure.

Le second facteur de l'ACP du tableau Y se révèle très lié aux structures spatiales des différentes variables aux dates peu ou mal représentées par le premier facteur de l'interstructure (essentiellement la date 05/95).

Enfin, on peut vraisemblablement s'attendre à trouver une confirmation de ces conclusions dans la troisième phase de l'ATP, l'analyse de l'intrastructure qui s'attache à décrire finement les écarts de des différentes dates par rapport au patron d'organisation général et commun aux différentes dates d'échantillonnage.

6.2.7. Analyse des compromis

6.2.7.1. Le premier compromis

Le premier tableau compromis (tableau Z dans la Figure 6-1 page 106) contient l'information commune aux différentes dates extraite par le premier facteur de l'interstructure. Son ACP offre un résumé multivarié de cette information. Les valeurs propres de l'ACP (Figure 6-5 B page 114) indiquent que l'essentiel de l'information captée par le facteur 1 de l'interstructure est traduit par l'axe 1 de l'ACP du compromis (première valeur propre beaucoup plus forte que les suivantes; 31% de l'inertie totale prise en compte). Le cercle des corrélations (Figure 6-5 A page 114) indique une opposition marquée entre la variable densité du groupe des Eudrilidae et celles des autres groupes, en particulier les stades juvéniles et sub-adultes de l'espèce *M. anomala* (signes opposés suivant l'axe 1 de l'ACP).

La Figure 6-5 C offre une représentation plane des coordonnées des stations d'échantillonnage sur le premier facteur de l'ACP: on retrouve une organisation remarquablement proche de celle observée pour la variable Eudrilidae dans le premier facteur de l'interstructure (Figure 6-3 C page 110). Les cercles indiquent les points de mesure où la densité du groupe des Eudrilidae est la plus forte.

On peut reconnaître la signification fonctionnelle suivante: ces points constituent une zone de l'espace où, sur l'intervalle de temps étudié, le groupe des Eudrilidae domine. Ce patron est commun aux différentes dates. La carte (Figure 6-5 C page 114) comporte une zone centrale occupée par des carrés c'est-à-dire des points de coordonnées négatives sur l'axe 1, indiquant une zone caractérisée par l'espèce

M. anomala (excepté le stade adulte, peu fréquent relativement aux autres stades considérés).

La structure représentée par les coordonnées des points d'échantillonnage sur l'axe principal 1 de l'ACP du premier compromis (Figure 6-5 C) présente un patron d'organisation spatial net. Celui-ci a été testé suivant la méthode d'analyse des corrélogrammes (3.3.2.2 page 35). Le corrélogramme calculé avec l'indice de Moran reflète une structure spatiale très marquée et hautement significative ($p < 0,0001$; correction de Bonferroni appliquée suivant Oden, 1984) (Figure 6-6 A page 115). L'analyse géostatistique révèle que la structure en présence explique 78% de la variabilité spatiale totale de l'axe 1 de l'ACP du compromis. Le variogramme est de type sphérique (Figure 6-6 B page 115) avec une variance pépite assez faible ($C_0=0.26$), une variance structurale élevée ($C=0.92$). La structure générale de l'axe 1 est exprimée à une échelle comparable à celle rencontrée précédemment pour les vers de terre ou les paramètres édaphiques étudiés, la portée étant de 26 m.

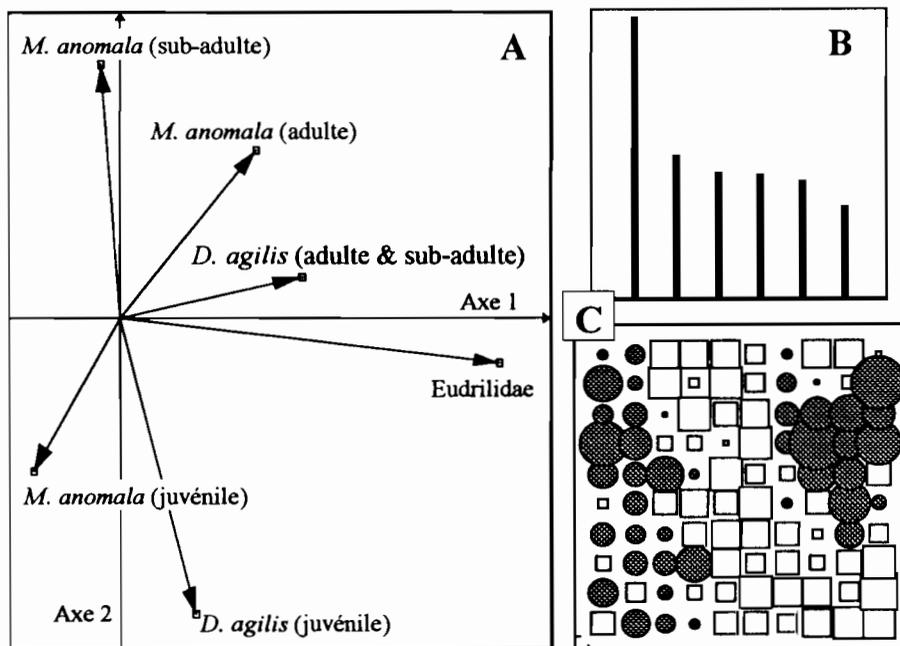


Figure 6-5 Analyse du premier compromis. **A:** cercle des corrélations des 6 variables sur les facteurs 1 et 2 de l'ACP du premier compromis. **B:** valeurs propres. **C:** Cartographie des coordonnées des 100 stations sur l'axe 1 de l'ACP du premier compromis. Les cercles représentent des valeurs positives, les carrés des valeurs négatives ; la surface des symboles est proportionnelle à la valeur absolue observée à chaque point d'échantillonnage.

Enfin, le rapport (variance-plateau)/variance est négatif et fort (-17%) ce qui suggère l'existence de structures spatiales hors de la gammes de distances indiquée par la portée, c'est à dire des structures imbriquées. La carte des coordonnées des points sur l'axe 1 de l'ACP du tableau de l'interstructure rend compte de la présence de deux zones de valeurs positives (cercles sur la Figure 6-5 C) à gauche et à droite de la parcelle. Ce patron est très similaire à celui rencontré pour la variable densité du groupe des Eudrilidae à plusieurs dates d'échantillonnage.

Le variogramme rend compte de ces deux structures de petites taille relativement à la surface totale étudiée et pour des distances supérieures à la portée du variogramme, la semi-variance augmente car des couples de points sont formés à partir de mesures

effectuées dans chaque tache. Ceci entraîne l'apparition d'une seconde phase d'accroissement de la semi-variance après la phase stationnaire du plateau du variogramme. Ceci est traduit par ailleurs par une valeur de la variance de l'échantillon supérieure au plateau du variogramme. Notons que ce phénomène apparaît clairement à travers le corrélogramme dont les valeurs pour les plus grandes classes de distance décroît, indiquant de fait une augmentation de la similarité entre couples de mesures. Ceci traduit la présence des deux « taches » signalées plus haut.

6.2.7.2. Le second compromis

Les procédures de calcul utilisées plus haut ont été appliquées au second tableau compromis. La décroissance des valeurs propres est beaucoup moins marquée ce qui indique une certaine "dilution" de l'information contenue dans ce tableau. Le cercle des corrélations reflète une ordination des variables très proche de celle qu'exprime l'ACP du premier compromis, seul le signe de la variable densité de *M. anomala* au stade juvénile change.

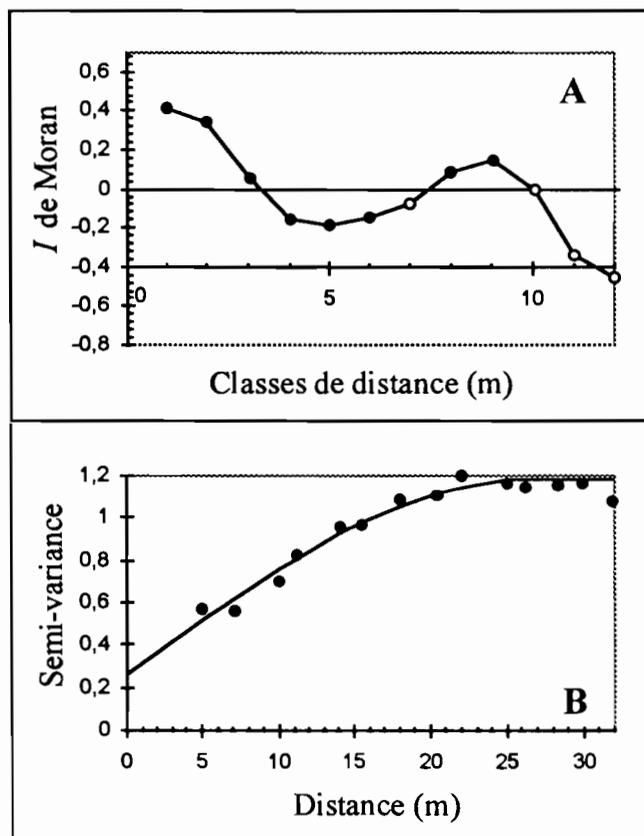


Figure 6-6 Analyse de la structure spatiale de la première composante de l'ACP du tableau compromis. **A.** Corrélogramme de Moran calculé pour la coordonnée de chaque station sur le premier facteur de l'ACP du premier compromis. Cercles noirs : valeurs individuelles de l'indice significatives au risque de première espèce de 5%. Cercles blancs : valeurs non significatives. La structure spatiale générale est hautement significative ($p < 0,0001$; test corrigé par la méthode de Bonferroni). **B.** Variogramme des coordonnées des stations sur le premier facteur de l'ACP du premier compromis. La structure mise en évidence représente 78% de la variabilité totale.

L'ACP de second compromis concerne l'information prise en compte pas l'axe 2 de l'ACP de l'interstructure avec en particulier une opposition entre les variables densité des Eudrilidae et *M. anomala* au stade sub-adulte très marquée se traduisant par des patrons de distribution dans l'espace opposés. De même, on note une relation entre Eudrilidae et *D. agilis* traduite par des distributions spatiales proches.

Cette typologie des patrons d'organisation suivant l'axe 2 de l'interstructure est comme indiqué au § 6-2-1-2, très marquée par les dates 05/95 et 06/96 (Figure 6-3). C'est finalement un complément du facteur 1 mais guère plus car ce compromis n'indique en fait que des variations autour de celles qu'exprime le premier facteur de l'interstructure.

6.2.7.3. Conclusions

Le premier compromis résume la structure commune aux différentes dates de façon synthétique. Aux structures dominantes (Eudrilidae de part et d'autre de la parcelle s'oppose une zone centrale occupée par préférentiellement par l'espèce *M. anomala* en particulier les stades sub-adulte et juvénile).

Sur le second facteur du premier compromis, la variable densité des Eudrilidae n'a pas de poids notable (coordonnée faible sur cet axe). Cet axe traduit essentiellement une ségrégation dans l'espace entre les variables densité de l'espèce *M. anomala* au stade sub-adulte d'une part et la densité des stades juvéniles de *M. anomala* et *D. agilis*.

Le compromis 2 ne révèle aucune structure nouvelle et décrit des structures complémentaires de celles prises en compte par le premier compromis mais concerne les mêmes variables.

6.2.8. L'intrastructure

La troisième et dernière phase de l'analyse triadique partielle est l'analyse de l'intrastructure. Elle donne, aux différentes dates, une image fine des processus spatiaux décrits à travers le premier compromis.

Figure 6-7 (page 117) représente la cartographie des coordonnées des 100 stations d'échantillonnage à chaque date, projetées en éléments supplémentaires dans l'ACP du premier compromis. On observe l'évolution des zones de forte densité des Eudrilidae (représentées par des cercles) qui sont exprimées dans la cartographie du premier compromis: (Figure 6-5 C page 110). L'évolution de la structure spatiale suivant les dates est caractérisée par la dynamique des zones de plus fortes densité en Eudrilidae.

La zone située à gauche de la parcelle est présente mais peu marquée aux dates 11/95 et 06/96; la zone droite très marquée à ces dates l'est en revanche moins aux dates 05/95 et 06/97. La date 06/97 présente ces deux structures de façon très nette.

La Figure 6-8 page 118 apporte une vision globale des corrélations entre les différentes variables et les deux premiers axes de l'ACP du premier compromis. Le patron d'organisation commun aux différentes dates qui est exprimé dans le premier facteur de l'interstructure (et donc dans le tableau compromis) est caractérisé par une opposition entre les variables densité des Eudrilidae et densité de l'espèce *M. anomala* (Figure 6-5 page 114). L'intrastructure (Figure 6-8) indique que la date 05/95 est de loin la date pour laquelle une telle opposition est la moins nette. En effet, les coordonnées des variables sur l'axe 1 sont faibles ce qui reflète de faibles corrélations variables-axes. En revanche ces coordonnées sont beaucoup plus importantes à partir de la seconde date d'échantillonnage.

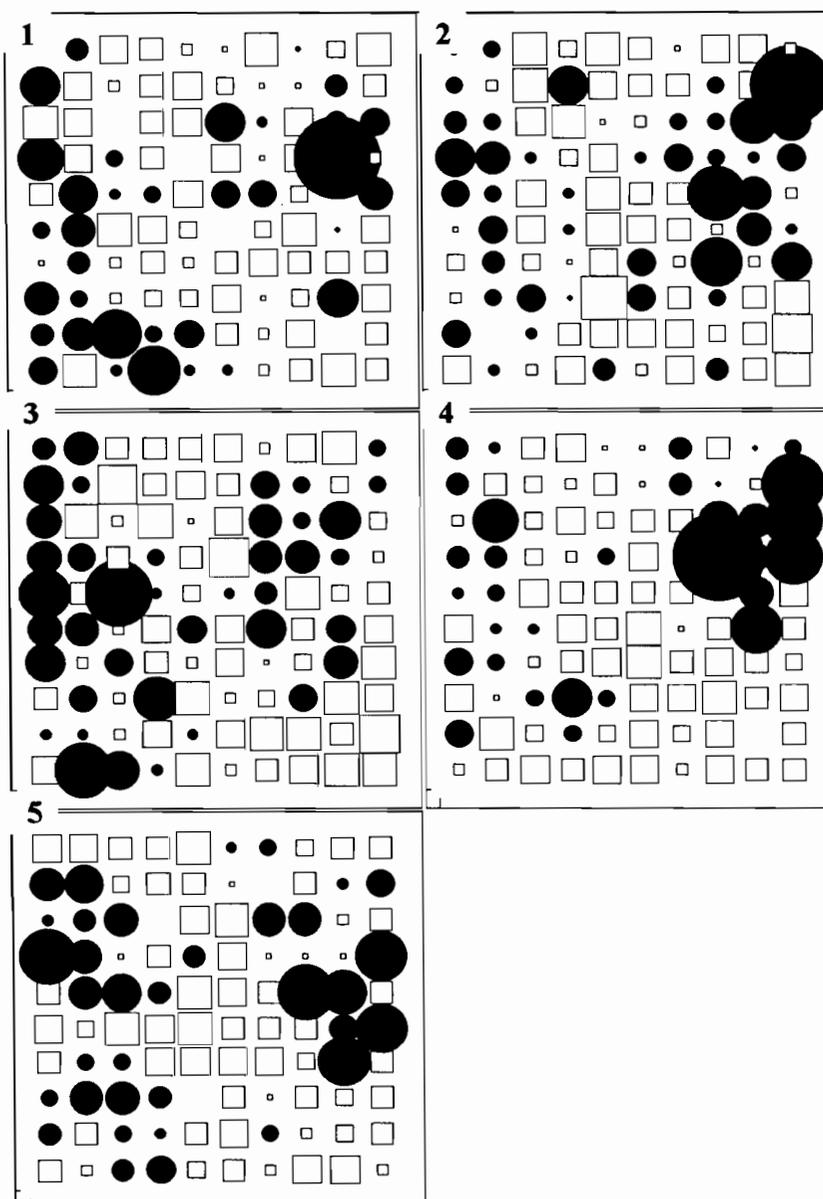


Figure 6-7 Représentation des 100 stations d'échantillonnage aux 5 dates (intrastructure) par projection des tableaux de données d'origine (après normalisation) en éléments supplémentaires dans l'ACP du premier compromis. Avec les codes des dates suivants : 1 05/95 ; 2 : 11/95 ; 3 : 06/96 ; 4 : 12/96 ; 5 : 06/97. Les cercles représentent des valeurs positives, les carrés des valeurs négatives ; la surface des symboles est proportionnelle à la valeur absolue observée à chaque point d'échantillonnage.

La variable densité des Eudrilidae présente systématiquement des coordonnées positives sur le premier axe de l'ACP du premier compromis et s'oppose à la variable densité de l'espèce *M. anomala* (Figure 6-8). Cette variables s'avère encore une fois d'une importance majeure dans la définition de la structure générale de l'assemblage d'espèces de vers de terre.

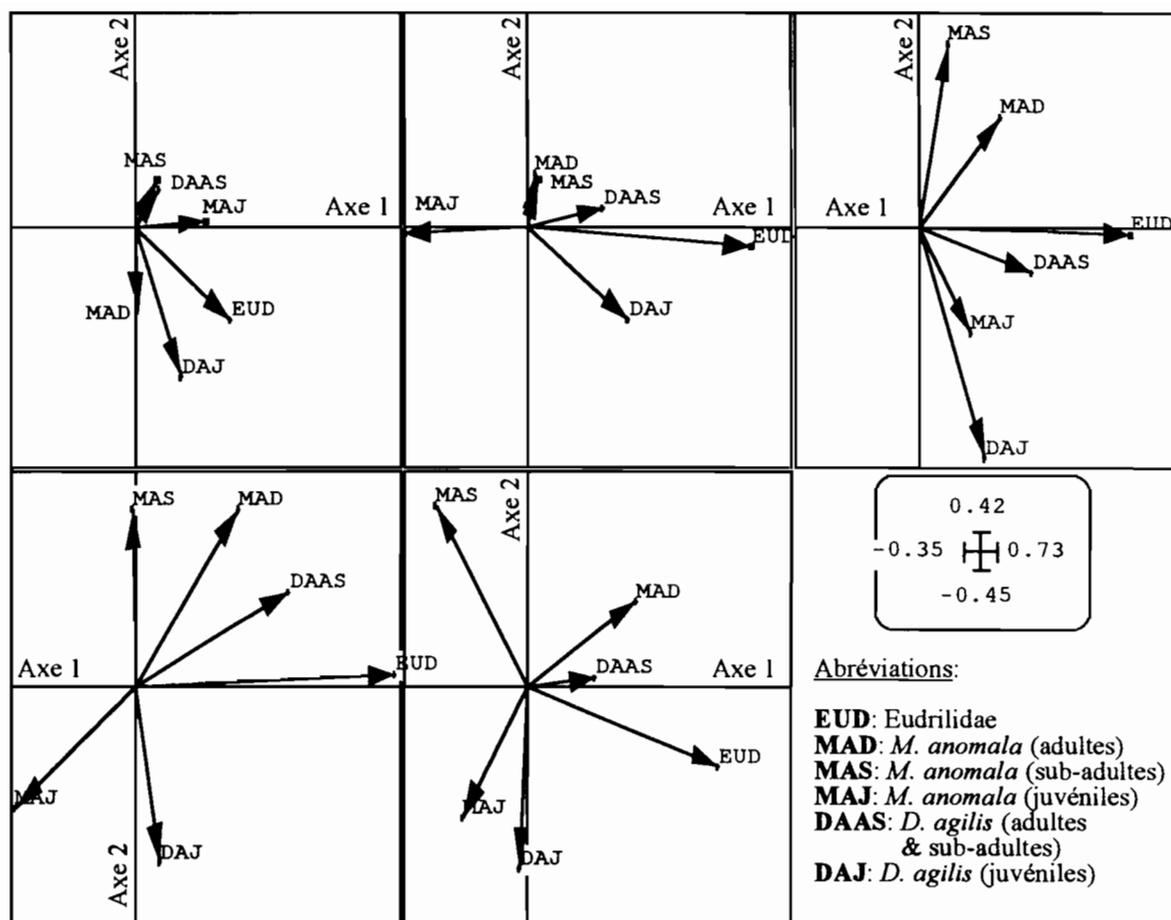


Figure 6-8 Représentation des 6 variables aux 5 dates (intrastructure) par projection des tableaux de données d'origine (après normalisation) en variables supplémentaires dans l'ACP du premier compromis.

Dans tous les cas, on retrouve l'opposition entre variables densité des Eudrilidae et densité de *M. anomala* du moins pour les stades juvénile et sub-adulte. Ceci traduit l'existence de distributions spatiales antagonistes plus ou moins fortement exprimées suivant les dates.

L'analyse de l'intrastructure relative à l'ACP du second compromis n'est pas présentée ici. Elle n'a révélé que des structures très proches de celles que montre l'intrastructure suivant le premier compromis.

6.2.9. Discussion

Nous avons mis en évidence, dans le chapitre précédent, l'existence d'un mode d'organisation spatial des différents groupes de vers de terre caractérisé par une alternance de « taches » de forte densité séparées par des zones de moindre abondance. Ce type de distribution spatiale apparaît très commun pour les vers de terre (Poier & Richter, 1992; Rossi, Lavelle & Albrecht, 1997) ou les nématodes (Robertson & Freckman, 1995; Rossi, Delaville & Quénéhervé, 1996). Cependant, les travaux disponibles dans la littérature décrivent systématiquement des patrons de distribution d'espèces (Poier & Richter, 1992; Wallace & Hawkins, 1994 ; Rossi, Lavelle & Albrecht, 1997), ou de communautés (Rossi, Delaville & Quénéhervé, 1996) basés sur

des données collectées à une date unique. On ne dispose donc d'aucune information sur la variabilité de telles structures spatiales.

Dans les savanes herbeuses de Lamto, Lavelle (1978), constate l'existence de larges zones où l'abondance moyenne des diverses espèces de vers de terre est plus forte. Ces zones diffèrent suivant les espèces et semblent être assez stables dans le temps, du moins à l'échelle de l'année (Lavelle, 1978, p. 70-72).

L'existence de différents groupes fonctionnels de vers de terre exerçant des influences opposées sur la structure du sol soulève le problème de leur « complémentarité fonctionnelle ». Les vers de terre compactants et décompactants ont-ils des distributions spatiales comparables ?

Les résultats présentés dans ce chapitre montrent que dans le cas d'une savane herbeuse, la distribution spatiale des deux groupes fonctionnels est différente et opposée. Les zones de forte densité des espèces de la famille des Eudrilidae sont celles où l'espèce *Millsonia anomala* est la moins abondante. Ceci n'implique pas une opposition pure car on rencontre des représentants de chaque groupe dans tous les relevés. Ainsi, il apparaît que très localement, les deux groupes fonctionnels sont quasiment toujours présents mais qu'il existe des zones où chaque groupe est dominant. L'assemblage d'espèces de vers de terre peuplant la strate supérieure du sol est donc structuré dans l'espace suivant un patron stable dans le temps. Outre qu'on trouve ici une confirmation des observations faites par Lavelle (1978), ces résultats montrent l'existence d'une structure interne de l'assemblage en fonction des groupes fonctionnels antagonistes compactants-décompactants.

Ces structures sont exprimées à une échelle d'espace locale comme l'indique la portée du variogramme (26 mètres) calculé à partir de l'axe premier de l'ACP du compromis (Figure 6-6 page 115). Du point de vue du fonctionnement du sol, il existe donc des zones où la fonction « décompactante » s'exerce de façon dominante et d'autres zones où, à l'inverse, c'est la fonction compactante qui s'exprime essentiellement.

De plus, les résultats de l'Analyse Triadique Partielle indiquent une variabilité inter-dates assez forte. L'analyse de l'intrastructure en donne une image précise et confirme ce que l'examen des cartes présentées au chapitre précédent suggérait : les structures ne sont pas perçues de façon aussi nette lors de chaque campagne d'échantillonnage. Ceci est lié, nous semble-t-il, à l'effet des conditions d'humidité du sol et plus largement des conditions météorologiques propres à chaque période d'échantillonnage. L'état des populations de vers de terre dépend étroitement de ces paramètres or le climat de Lamto est caractérisé par une forte variabilité inter- et intra-annuelle.

Du point de vue méthodologique, nos résultats démontrent la puissance de l'Analyse Triadique Partielle. Cette approche nous semble idéale pour étudier la dynamique spatio-temporelle des communautés animales. Au-delà de la simple étude de l'évolution dans le temps de patrons de distributions spatiales d'espèces, cette méthode rend compte de la dynamique de la structure interne d'un assemblage d'espèces.

Nous avons mis en évidence la présence d'une structure spatiale de l'assemblage d'espèces de vers de terre opposant les deux groupes fonctionnels contribuant à la dynamique de la structure du sol. Afin de tester l'hypothèse d'un effet fonctionnel de ce patron de distribution sur le sol, nous allons aborder l'étude des relations entre la structure spatiale stable de l'assemblage d'espèces de vers de terre et divers paramètres édaphiques dont la densité apparente du sol.

7. Relations entre la structure de l'assemblage d'espèces de vers de terre et les paramètres édaphiques

7.1. Introduction

Dans les chapitres précédents, nous avons montré que l'assemblage d'espèces de vers de terre d'une savane herbeuse était caractérisé par une structure interne stable à l'échelle de deux années. L'assemblage est caractérisé par l'opposition entre deux groupes fonctionnels à effets antagonistes sur la structure du sol. En outre, certaines variables telles que la texture du sol ou la teneur en carbone organique (la ressource trophique des vers endogés) présentent des structures exprimées à des échelles compatibles et ont des distributions remarquablement similaires à celles de certains groupes de vers de terre. La densité apparente, paramètre général et intégrateur de la structure physique du sol présente également un type d'organisation semblable. Enfin, la masse de racines sèches, paramètre indicateur de l'activité de la rhizosphère est également organisé dans l'espace de façon nette et similaire à la précédente.

L'impact de l'activité des vers de terre sur le fonctionnement du sol passe dans une large mesure par la régulation de la dynamique de la structure du sol. Dans ce cas, l'organisation spatiale de l'assemblage d'espèces qui montre une ségrégation nette entre zone à vers de terre compactants et zone à vers de terre décompactants devrait entraîner une certaine hétérogénéité de la structure physique du sol à travers la parcelle étudiée. C'est l'hypothèse que nous testons dans ce chapitre. Plus généralement nous chercherons toute corrélation entre paramètres environnementaux et densité des vers de terre. En particulier nous allons tester l'hypothèse d'un effet « structurant » de la texture et de la teneur en carbone organique sur la distribution spatiale des vers de terre ainsi que sur la densité apparente du sol. Cependant, observer des structures spatiales similaires n'implique pas nécessairement des corrélations significatives comme nous l'avons souligné dans le chapitre 3. Nous avons donc abordé la recherche d'éventuelles relations entre les différentes variables échantillonnées sous deux angles différents et complémentaires.

Tout d'abord, nous présentons une analyse multivariées destinée à déterminer si le tableau représentant la composition moyenne de l'assemblage de vers de terre co-varie avec un tableau similaire par la taille mais représentant les variables environnementales. Cet objectif est atteint par l'application de l'analyse de co-inertie entre deux tableaux (Mercier, 1991; Chessel & Mercier, 1993; Doledéc & Chessel, 1994) qui est une extension de l'analyse inter-batterie proposée par (Tucker, 1958). L'analyse de co-inertie a permis de cerner les relations entre nématodes phytoparasites et certaines caractéristiques physico-chimiques des sols (Cadet, Thioulouse & Albrecht, 1994; Delaville, 1995) et se trouve donc toute indiquée dans notre cas.

Cette approche nécessairement globale est ensuite complétée par une approche tenant compte explicitement de l'autocorrélation spatiale de chaque variable.

Nous avons souligné les contraintes impliquées par ce phénomène au chapitre 3, et la seconde partie du présent chapitre est basée sur l'utilisation des tests de Mantel simples et partiels (Mantel, 1967; Burgman, 1987; Legendre & Troussellier, 1988).

Cependant, du fait que nous sommes en face d'un système complexe c'est à dire d'un nombre important de variables, l'approche précédente n'est pas opérationnelle tel quelle. Nous avons opté pour une technique mêlant l'analyse des coefficients de

direction (path analysis) permettant le test d'un cortège d'hypothèses relatives aux interactions entre les différentes variables en jeu et l'approche matricielle par les tests de Mantel. L'emploi de la méthode des coefficients de direction (Legendre & Legendre, 1984b; Sokal & Rohlf, 1995) n'est possible qu'en l'absence d'autocorrélation spatiale ou temporelle entre les mesures. Cette méthode qui est en fait un équivalent des analyses basées sur le test de Mantel, est fort peu utilisée dans le domaine de l'écologie bien que remarquablement efficace dans la modélisation des systèmes de relations interspécifiques complexes (Dudley, 1996a, b; Kerdelhué, Rossi & Rasplus, soumis). Nous avons appliqué la technique des coefficients de direction en remplaçant ces coefficients par les valeurs des statistiques de Mantel partiels. Cette approche n'a été - à notre connaissance- utilisée qu'une fois dans le domaine de l'écologie (Leduc et al., 1992).

7.2. Relations entre un tableau environnemental et un tableau faunistique : cas des vers de terre et des paramètres édaphiques.

Afin d'établir les relations générales entre la structure de l'assemblage d'espèces de vers de terre commune aux différentes dates d'échantillonnage et l'ensemble des paramètres environnementaux mesurés nous avons procédé à une analyse de co-inertie (Mercier, 1991).

7.2.1. Principe de la méthode

L'analyse de co-inertie a pour objectif d'explorer les structures communes à deux tableaux partageant les mêmes lignes-objets mais ayant des variables-colonnes différentes. Le cas classique (qui est le notre) met en présence deux tableaux décrivant un même groupe de stations-objets suivant deux séries de variables (descripteurs) différents. Chaque tableau peut être analysé de façon simple par une analyse standard (ACP, AFC, ACM etc.) ce qui conduit à l'obtention de n axes suivant lesquels les objets ont une variabilité (ou inertie) maximale. L'analyse de co-inertie isole des axes suivant lesquels la covariance entre les coordonnées des deux jeux de variables est maximale (Dolédec & Chessel, 1994). Une covariance maximale implique simultanément une corrélation maximale, un écart-type maximal et deux nouveaux jeux de coordonnées des variables (faunistiques et environnementales).

Les calculs ont été réalisés avec le logiciel ADE (Thioulouse et al., 1997). ADE offre la possibilité de tester la significativité de la co-structure entre les deux tableaux par un test par permutations. Le principe est de comparer la co-inertie entre les deux tableaux avec la co-inertie observée à l'issue d'un grand nombre de permutations aléatoires des lignes des tableaux. A la suite de chaque permutation on procède à une nouvelle estimation de la co-inertie pour finalement obtenir une distribution de fréquence sous l'hypothèse nulle « absence de co-structure entre les tableaux ». Le test consiste alors à comparer la valeur observée avec la distribution sous l'hypothèse nulle. Si moins de 5% des valeurs de la co-inertie issues des permutations sont supérieures à la valeur observée l'hypothèse nulle est rejetée. Un nombre important de permutations est nécessaire pour disposer d'un résultat fiable. Ce test est similaire dans son principe à celui utilisé précédemment pour tester la statistique de Mantel (chapitre 3).

7.2.2. Mise en oeuvre

Nous avons appliqué l'analyse de co-inertie aux tableaux suivants : le tableau des variables environnementales est constitué par les 5 variables décrivant la texture du sol, les variables Matières organiques totales et Carbone organique ainsi que les mesures de la masse sèche de racines (aux dates 05/95 , 03/96 et 12/96) et les mesures de la densité apparente (aux dates 03/96 et 12/96).

Le tableau faunistique est composé par le tableau du premier compromis issu de l'analyse de l'interstructure discutée au chapitre précédent. Etant donné que seuls 52 mesures de la texture et de la matière organique ont été réalisées, on a procédé à des estimations par krigeage ponctuel (cf. § 3.2.2.6.1 page 27) afin de disposer de valeurs fiables de ces variables pour l'ensemble des points d'échantillonnage des vers de terre. Le même principe a été utilisé pour obtenir des estimations optimales de la masse de racines sèche et de la densité apparente pour les dates 03/96 et 12/93. En effet, ces variables ont mesurées suivant une grille d'échantillonnage légèrement décalée par rapport à la grille d'échantillonnage des vers de terre (voir § 2.2.1.1.2 page 14).

7.2.3. Résultats

Les tableaux analysés ont chacun 100 lignes (relevés) et un nombre de colonnes (variables faunistiques ou environnementales) différents : le tableau faunistique comporte 6 colonnes qui correspondent aux variables densité des espèces suivantes *Eudrilidae*, *Millsonia anomala* adulte, *M. anomala* sub-adulte, *M. anomala* juvénile , *Dichogaster agilis* adulte et juvénile et enfin *D. agilis* juvénile. Le tableau environnemental comporte 12 variables: teneur en argile, limons fins, limons grossiers, sables fins, sables grossiers, matières organiques totales, carbone organique, masse de racines aux trois dates suivantes : 05/95, 03/96, 12/93 et la densité apparente du sol aux dates 03/96 et 12/96.

Dans une analyse de co-inertie, il est nécessaire de procéder préalablement à deux analyses élémentaires que nous avons choisi comme des ACP normées c'est à dire sur matrices de corrélations. Cette stratégie permet de rapporter toutes les variables à une même moyenne (0) et une variance unité (1). Ceci permet d'éliminer le côté arbitraire des échelles ou unités de mesure des différentes variables qui sont totalement différentes ici.

L'analyse de co-inertie repose sur la diagonalisation d'un tableau croisé de covariance inter-tableaux. Le tableau croisé est ici un tableau de 6 colonnes (une pour chaque groupe de vers de terre) et 12 lignes (une pour chaque variable environnementale). Compte tenu de la nature des analyses élémentaires auxquelles nous avons eu recours (des ACP sur matrices de corrélation) ce tableau est un tableau de corrélation et non de covariance (Mercier, 1991 p.68).

7.2.3.1. Test de significativité

La co-inertie entre les deux tableaux a été testée suivant la procédure du test par permutation décrite plus haut et avec 1000 permutations. L'inertie observée est 3.15, sur 1000 permutations aléatoires aucune n'a résulté en une inertie inter-tableau supérieure ou égale à la valeur observée ce qui nous conduit à considérer la co-structure comme très hautement significative ($p < 0.001$).

7.2.3.2. Relations vers de terre-environnement

La Figure 7-1 page 123 représente les résultats de l'analyse de co-inertie. On constate que l'essentiel de l'information relative à la co-structure entre les deux tableaux est portée par l'axe 1 qui représente 89.83% de la co-inertie mise en évidence. L'axe 2 ne représente qu'une part minime de cette co-inertie : 4.9% On constate (Figure 7-1 B) que l'axe 1 oppose les variables densité apparente (aux deux dates) aux variables matière organique totale, carbone organique et teneur en particules fines. De même les racines aux trois dates s'opposent à la densité apparente. La Figure 7-1 A reflète une opposition nette entre la variable densité des Eudrilidae et la densité des trois stades de développement de l'espèce *M. anomala*. L'espèce *D. agilis* occupe une place intermédiaire. L'analyse de co-inertie indique ici comment s'ordonnent les deux groupes de variables (faunistiques et édaphiques) suivant un axe factoriel de co-variation. Les deux tableaux ont une puissante structure commune qui se traduit par une opposition entre les variables *Eudrilidae*, particules fines et racines d'un côté et l'espèce *M. anomala* et densité apparente d'autre part.

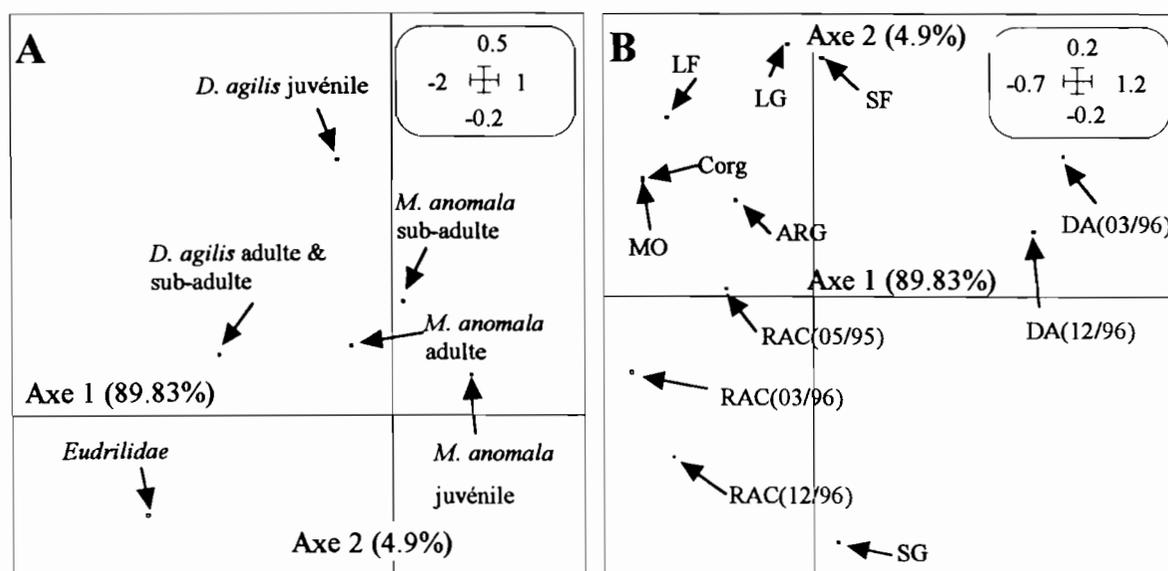


Figure 7-1 Analyse de co-inertie entre un tableau de données faunistiques et un tableau de données environnementales. A Espace des variables faunistiques B Espace des variables environnementales. Les axes factoriels 1 et 2 représentent respectivement 89.83% et 4.9% de la co-inertie entre les deux tableaux. Avec les codes suivants : ARG : argile, LF : limons fins, LG : limons grossiers, SF : sables fins, SG : sables grossiers, Corg : carbone organique, MO : matières organiques, RAC : racines, DA : densité apparente.

On peut représenter le tableau croisé constituant le tableau de données dont sont issues les représentations précédentes par diagonalisation en ordonnant les variables suivant leur coordonnées sur l'axe 1 de l'analyse de co-inertie. Les six groupes faunistiques sont placés en abscisse et les variables environnementales en ordonnées (Figure 7-2 page 124).

On visualise ainsi les fortes corrélations positives entre Eudrilidae, racines, matières organiques, carbone organique et argile qui s'opposent clairement aux corrélations négatives entre les paramètres édaphiques précédents et la densité de l'espèce *M. anomala*.

L'espèce épigée *D. agilis* se comporte comme les Eudrilidae. Le stade adulte de *M. anomala* présente des corrélations allant dans le même sens que celles que l'on observe pour les Eudrilidae. Ces deux dernières variables correspondent à des groupes assez peu fréquent comparée aux Eudrilidae ou aux stades non matures de *M. anomala* ce qui relativise la portée de ces observations.

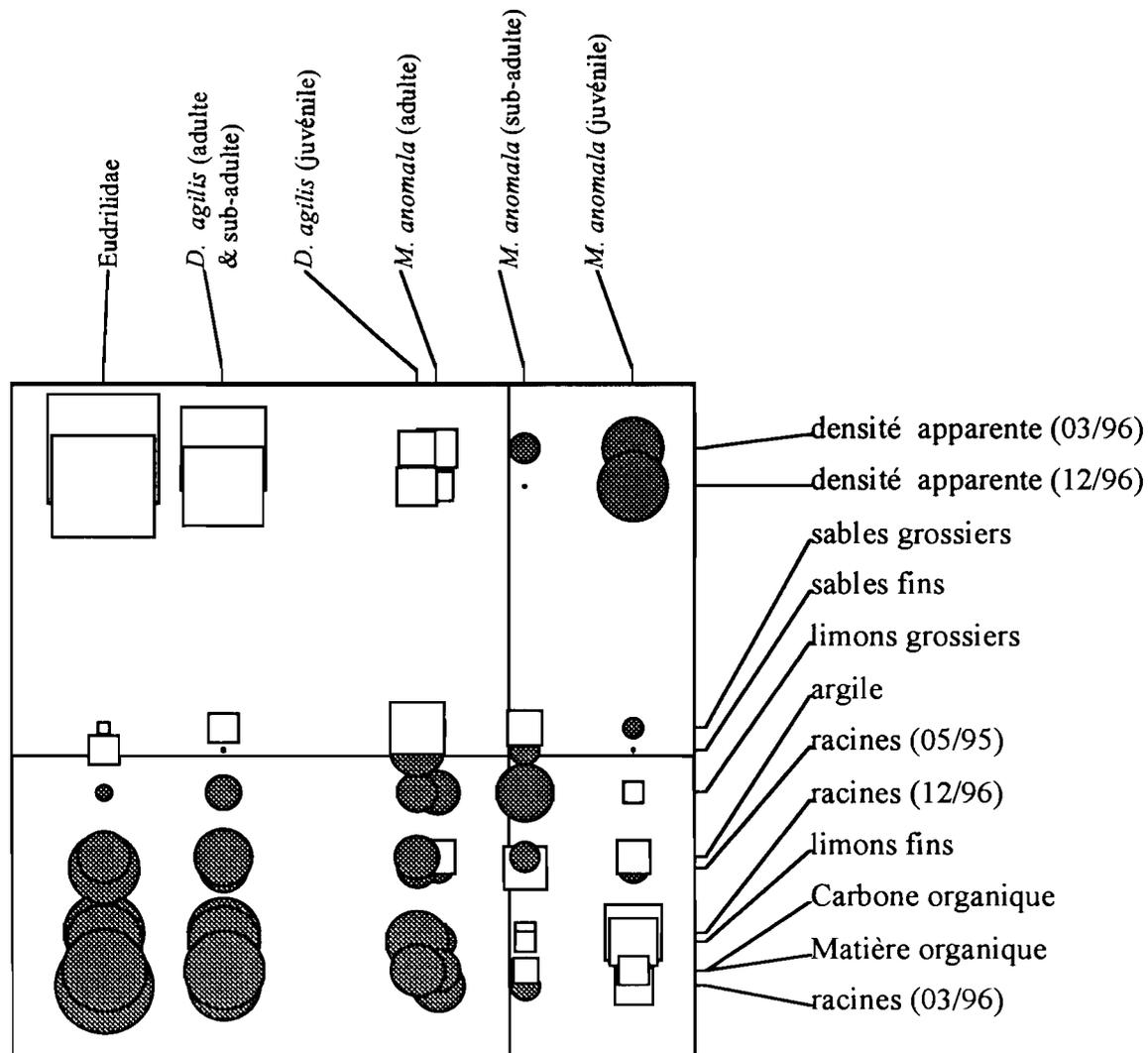


Figure 7-2 Représentation graphique du tableau croisé synthétisant l'information portée par les deux tableaux initiaux : le tableau de données faunistiques et le tableau de données environnementales. Les points sont ordonnés en abscisse et en ordonnée en fonction de leur coordonnées sur l'axe principal de l'analyse de coïnertie. Les valeurs positives sont symbolisées par des cercles et les valeurs négatives par des carrés. La surface de chaque symbole est proportionnelle à la valeur absolue observée pour le couple de variable considéré.

7.2.3.3. Représentation des stations d'échantillonnage dans l'espace des variables

Les coordonnées de chaque variable sur les axes principaux des analyses élémentaires permettent de calculer les projections des objets (stations d'échantillonnage) sur les axes de l'analyse de co-inertie (projection en tant qu'éléments supplémentaires). Ces coefficients définissent une combinaison linéaire optimale des variables d'origine pour chaque analyse élémentaire. Ils représentent de fait les composantes des axes de co-inertie issues de chacun des deux tableaux d'origine.

La projection des stations à partir des coefficients issus de l'analyse du tableau élémentaire « variables édaphiques » constitue donc une représentation des stations « vues par les variables du milieu » tandis que l'opération inverse aboutit à une représentation des stations « vues par les variables faunistiques ».

La distribution spatiale des coordonnées des stations sur l'axe premier de l'analyse de co-inertie « vue par espèces de vers de terre » est représentée à la Figure 7-3 A. La Figure 7-3 B page 125 propose une représentation similaire des points de mesures « vue à travers les variables du milieu ». Ces représentations graphiques indiquent clairement l'existence de structures spatiales. La représentation dans l'espace multidimensionnel des vers de terre est caractérisée par deux zones à fortes valeurs négatives qui correspondent à des stations où les Eudrilidae sont très bien représentés (la variable Eudrilidae à un signe négatif sur l'axe 1 de la co-inertie (Figure 7-1 A). A l'opposé, la zone centrale de la parcelle est caractérisée par des coordonnées négatives qui indiquent une prédominance des autres groupes, en particulier les stade juvéniles et sub-adulte de l'espèce *M. anomala*.

La Figure 7-3 B présente globalement le même patron d'organisation opposant une zone centrale de coordonnées positives caractérisée par de fortes valeurs de la densité apparente (Figure 7-3 B). On retrouve ici des patrons d'organisation dans l'espace semblables à ceux qui sont décrits aux deux chapitres précédents.

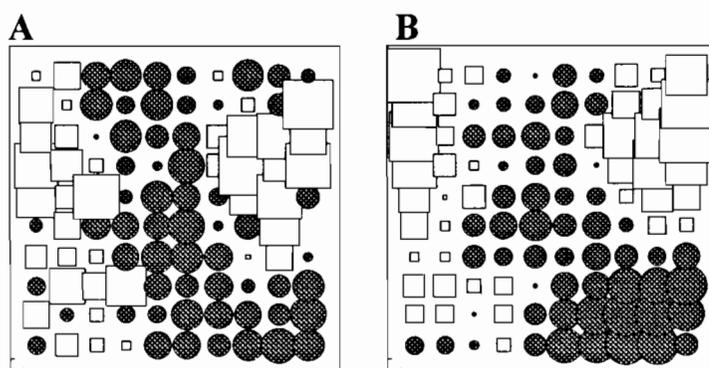


Figure 7-3 Projection des relevés dans l'espace des variables faunistiques et environnementales. A Cartographie des coordonnées des stations d'échantillonnage obtenues par projection sur l'axe premier de l'espace des variables faunistiques. B Cartographie des coordonnées des stations d'échantillonnage obtenues par projection sur l'axe premier de l'espace des variables édaphiques.

7.2.4. Discussion/conclusion

L'analyse de co-inertie montre une étroite relation entre les tableaux de variables édaphiques et le tableau représentant la structure générale de l'assemblage de vers de terre telle qu'extraite par l'analyse triadique partielle (chapitre précédent). On note de

fortes corrélations entre densité apparente et groupes fonctionnels de vers de terre. Les zones les plus fortement peuplées en Eudrilidae, le groupe fonctionnel des vers décompactants, correspondent aux zones de densité apparente la plus faible. A l’opposé, la zone centrale de la parcelle, plus particulièrement occupée par les vers compactants est parallèlement la zone où la densité apparente est maximale. D’autres paramètres environnementaux présentent un patron d’organisation semblable, telle que la texture et la teneur en matière organique. Les racines sont également distribuées de cette façon.

Si l’analyse de co-inertie révèle que ces co-structures sont hautement significatives, elle ne permet pas le test d’hypothèses sur les relations entre variables. Nous sommes ici au niveau où l’on montre une covariation entre tableaux de données mais où la présence de structures spatiales (autocorrélation) interdit le test des corrélations entre variables par des méthodes usuelles (cf. chapitre 3). L’autocorrélation spatiale est visible (Figure 7-3 page 125) dans le cas des projections des stations dans les espaces multivariés des variables environnementales ou faunistiques. De plus, la plupart des variables prises séparément sont structurées dans l’espace (cf. chapitre 5). Dans une telle situation, on peut tester un certain nombre d’hypothèses à l’aide des tests de Mantel, sur la base de matrices de distances (méthode présentée et illustrée chapitre 3).

7.3. Relations entre groupes fonctionnels de vers de terre et paramètres environnementaux : test de modèles en présence d’autocorrélation spatiale

7.3.1. Principe de l’analyse et hypothèses testées

Le dénominateur commun des jeux de données étudiés ici est que toutes les variables présentes sont structurées dans l’espace. Ceci, rappelons-le interdit l’utilisation des méthodes basées sur les coefficients de corrélation. L’intérêt des tests de Mantel, évident dans ce cadre, a été explicité précédemment (§ 3.4 page 47). Rappelons simplement que cette méthode permet de tester des relations entre deux matrices de distance et de tester cette relation conditionnellement à une troisième matrice. Il s’agit alors d’un test semblable aux corrélations partielles classiques mais appliqué à des matrices de distance (cf. § 3.3.2 page 34). On peut inclure dans la série de matrices une matrice constituée à partir des distances géographiques entre points de mesure. De ce fait, le test de Mantel partiel entre deux matrices conditionnellement à la matrice « distance géographique c’est à dire euclidienne » donne la corrélation entre les deux premières conditionnellement à la troisième (l’espace). Il devient alors possible de tester la relation entre deux variables par l’intermédiaire des matrices de distances les représentant et ceci en corrigeant par une éventuelle structure spatiale commune liée à des facteurs inconnus, non explicitement pris en compte dans l’analyse et dont la structure est représentée par la matrice « espace » (Legendre & Troussellier, 1988).

La Figure 7-4 page 128 représente un modèle général décrivant l’ensemble des relations testées entre les différentes composantes mises en jeu. Les relations sont représentées par des traits entre compartiments du modèle et le sens « déterministe » de la relation indiqué par la flèche. Le sens des relations signifie que telle variable détermine les variations de telle autre. Le sens est ici partie intégrante des hypothèses que nous

testons. La méthode se limite à tester l'existence des relations (trait) et ne peut en déterminer le sens (flèches).

Le modèle testé envisage une série de facteurs contrôlant la densité apparente du sol : tout d'abord, il convient d'explicitier plus en détail le compartiment « espace ». Prendre en compte ce dernier revient à considérer l'existence et l'impact possible de facteurs biologiques ou physico-chimiques présentant une structure spatiale sur l'ensemble des variables étudiées. On relie donc a priori l'espace à l'ensemble des autres compartiments du modèle.

La texture, associée aux teneurs en carbone organique et en matière organique totale est potentiellement un facteur contrôlant (au moins partiellement) la distribution des vers, des racines et de la densité apparente (3 flèches sur la Figure 7-4 page 128). Les vers de terre, en tant qu'ingénieurs de l'écosystème, exercent à leur tour un contrôle sur la densité apparente du sol par leur action sur l'agrégation et la distribution de l'espace poral. Les racines sont considérées *a priori* comme capables d'avoir le même type d'effets. Enfin, les relations entre vers de terre et racines sont envisagées de façon plus simple : on teste l'existence d'une relation mais on ne peut *a priori* en déterminer le sens, la figure 4 indique de ce fait une double flèche entre ces deux compartiments.

Les relations que nous venons d'énumérer constituent les hypothèses que nous testons. Le modèle qui en résulte est relativement compliqué, il peut être décomposé en une série de sous-modèles à trois compartiments. Chaque sous-modèle fait l'objet d'une série de tests qui établissent l'existence ou non des flèches, ce qui revient à tester l'existence des relations entre variables.

Un exemple simplifié est présenté à la Figure 7-5 page 128. On voit que l'effet de l'espace s'exerce potentiellement de deux façons sur le compartiment « vers de terre ». Une façon directe et une façon indirecte *via* le compartiment « texture ». La corrélation partielle entre les matrices « vers » et « texture » corrigée pour tenir compte du facteur commun « l'espace », indique par sa significativité l'existence ou non de la flèche reliant texture et vers. Ce raisonnement est strictement analogue à celui que nous avons développé au paragraphe 3.4 (page 47).

On a adopté ici une démarche mêlant la technique classique des coefficients de direction (Legendre & Legendre, 1984b; Sokal & Rohlf, 1995; Kerdelhué, Rossi & Rasplus, soumis) et l'approche basée sur les tests de Mantel et Mantel partiels (Smouse, Long & Sokal, 1986; Legendre & Fortin, 1989 ; Rossi, 1996; Rossi & Quénéhervé, 1998) proposée par Leduc et al., (1992). Les coefficients de direction sont tout simplement remplacés par les coefficients de Mantel simples ou partiels.

Pour qu'une flèche soit validée, tous les sous modèles la mettant en jeu doivent indiquer qu'elle est significative. Par exemple dans le cas de la Figure 7-5, la flèche reliant le compartiment ver de terre et la densité apparente du sol est soumise à deux tests de corrélation partielles. On teste la corrélation partielle vers de terre-densité apparente conditionnellement à l'espace (notée par la suite densité par ver/espace) qui représente le sous-modèle espace-ver-densité apparente. Ce test permet de déterminer si la corrélation entre les deux compartiments n'est pas simplement expliquée par un effet « structurant commun » lié à l'espace et aux variables qu'il représente. On teste également le sous modèle texture-ver-densité apparente et dans ce cas la corrélation densité-vers conditionnellement à la texture (densité par ver/texture). Ici, ce test permet de vérifier si la relation vers-densité apparente n'est pas uniquement liée à l'effet commun de la texture sur les deux variables. Si les deux corrélations partielles sont significatives, on considère la relation vers de terre-densité apparente comme significative.

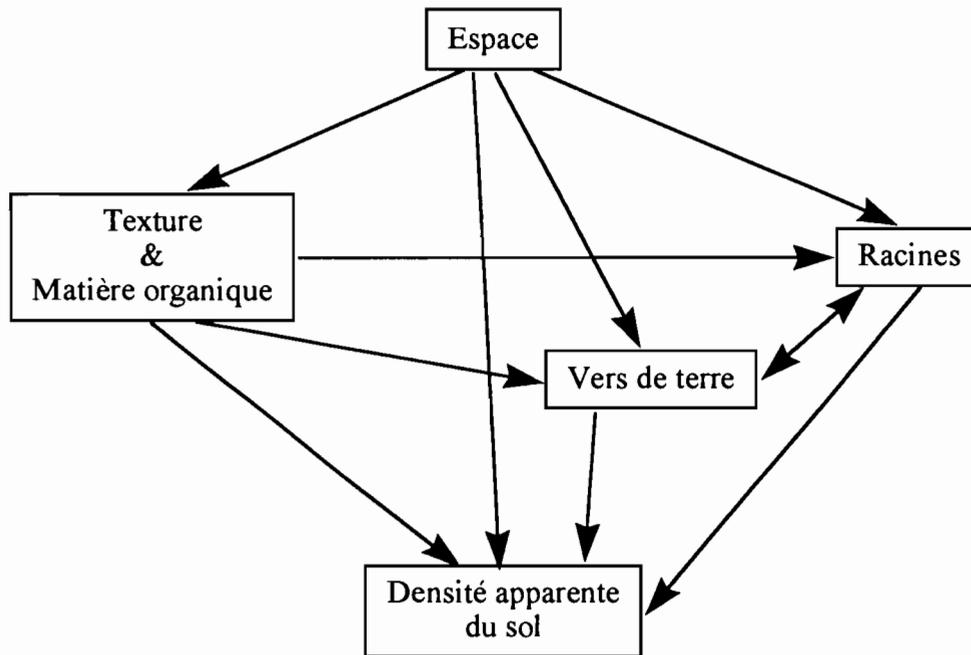


Figure 7-4 Diagramme général des relations entre les différentes variables étudiées

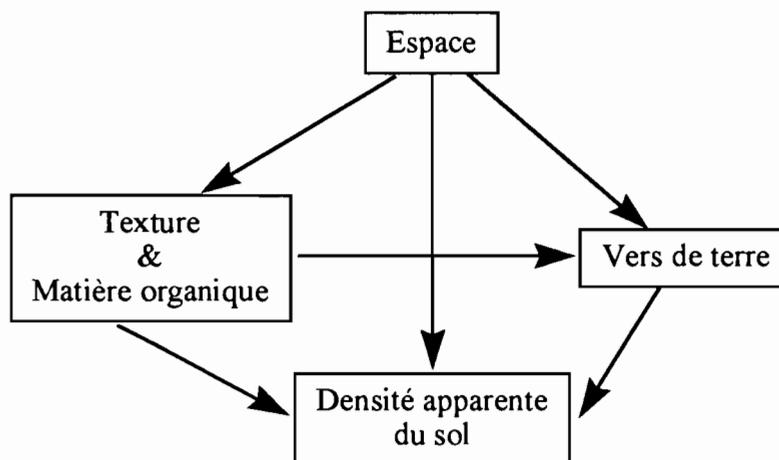


Figure 7-5 Exemple de relations entre les différents compartiments du modèle général

7.3.2. Résultats

L'approche explicitée plus haut a été appliquée aux matrices de distance suivantes :

- L'« espace » représenté par une matrice de l'inverse de la distance euclidienne entre les points d'échantillonnage. Cette solution est recommandée lorsque les structures forment des « taches » de tailles relativement petites par rapport à la surface échantillonnée (Legendre & Troussellier, 1988; Rossi, 1996).
- Texture et matière organique : pour ces variables dont les unités de mesure sont variables, on a utilisé les coefficients de similarité de Gower (Legendre & Legendre, 1984b) puis nous avons converti ce coefficient en distance (Progiel R, Legendre & Vaudor, (1991)).
- Biomasse de racines: la matrice est obtenue suivant le procédé précédent car l'unité de mesure utilisée lors de la première mesure est différente de celle que nous avons adoptée par la suite (cf. § 2.2.1.1.2 page 14)

- Densité apparente du sol : on a constitué une matrice de distance euclidienne classique
- La matrice décrivant l'assemblage de vers de terre a été établie à partir du tableau compromis synthétisant la structure stable au cours du temps (cf. chapitre 6).

L'ensemble des tests mis en jeu par les différentes relations entre les compartiments (Figure 7-4 page 128) a été réalisé avec le module « Mantel 3.0 » du progiciel R (Legendre & Vaudor, 1991). Les résultats sont rassemblés dans le Tableau 7-1 page 131.

On a utilisé l'approximation normale proposée par Mantel, (1967) pour tester la significativité des corrélations entre matrices de distance (noté r). Le test par permutations utilisé au chapitre 3 a été écarté après avoir vérifié qu'il indiquait le même niveau de probabilité que le précédent. Il faut noter que lorsque le nombre de points d'observation est grand (ici 100) le test par permutation est généralement inutile (Legendre & Troussellier, 1988). Sachant qu'on effectue 22 tests simultanés, on estime la significativité de chacun relativement à un seuil de probabilité corrigé suivant la méthode de Bonferroni (Legendre & Troussellier, 1988) : $0.05/22=0.00227$.

Les tests indiquent que 5 corrélations partielles sont non significatives (Tableau 7-1 page 131). Elles permettent d'écarter 3 relations directes figurant dans le modèle général (Figure 7-4 page 128) et permettent d'obtenir le modèle final (Figure 7-6 page 132).

On constate ainsi que la corrélation entre la matrice texture et matière organique et la matrice densité apparente est significative conditionnellement à la matrice « racine » mais pas conditionnellement aux matrices « espace » et « vers de terre ». Ceci indique un effet indirect de la texture et de la matière organique sur la densité apparente via un effet direct sur la structure de l'assemblage d'espèce de vers de terre mais qu'il n'y a pas d'effet direct réel de la texture sur la densité apparente.

On observe en outre l'absence de relation entre texture associée à la matière organique et la masse de racine sèche ainsi que l'absence de contrôle sur la structure de l'assemblage de vers de terre autre que celui exercé par la texture et la matière organique.

7.3.3. Discussion

Les résultats obtenus dans cette section permettent d'établir les relations entre le patron d'organisation de l'assemblage d'espèces de vers de terre et différentes variables biotiques et abiotiques. Le modèle testé est représenté par un diagramme connectant les différentes variables en jeu dans l'analyse ; il comporte de fait les hypothèses testées (Figure 7-4 page 128). En particulier, on cherche à déterminer si la densité apparente est au moins partiellement contrôlée par le patron d'organisation des vers de terre. Partant du principe que ce dernier comporte deux groupes fonctionnels différents exerçant des effets opposés sur la densité apparente du sol, on teste cette hypothèse sur des jeux de données collectés sur le terrain, c'est à dire que l'on tient compte de l'hétérogénéité spatiale observée *sensu* Kolasa & Rollo, (1991). Les effets contrastés des différents groupes fonctionnels ont été démontrés par des expériences en microcosme effectuées au laboratoire (Blanchart, 1990; Derouard et al., 1997) ou en milieu naturel (Blanchart, 1990; Blanchart et al., 1997). L'objectif est ici de tester ces mécanismes sur le terrain en intégrant donc la structure spatiale de chaque variable.

Le système étudié ici est complexe. Les relations entre les différentes variables et la densité apparente du sol sont multiples. La texture était considérée initialement comme

un facteur important dans la détermination de la densité apparente car les particules de grande taille (sable) développent un espace poral plus grand que les particules de faible taille. A priori donc, la texture est un bon « candidat » pour expliquer, au moins en partie, la distribution spatiale de la densité apparente en particulier dans un sol sableux. En fait, cette variable n'exerce aucun effet direct, mais contrôle la structure de l'assemblage de vers de terre, variable qui, à son tour exerce un effet significatif sur la densité apparente du sol (Figure 7-6 page 132). L'existence d'un gradient de texture et de matière organique entraîne une structuration spatiale des différents groupes fonctionnels de vers de terre. La distribution du groupe des Eudrilidae apparaît corrélée positivement avec la matière organique et les particules fines, et ceci en opposition avec l'espèce compactante *M. anomala* (§ 7.2.4 page 125). Les espèces composant le groupe des Eudrilidae sont de petite taille et ne peuvent pas physiquement ingérer les particules de sol les plus grossières. En revanche, *M. anomala* qui est de taille plus forte est connu pour ne pas effectuer de tri particulière du sol préalablement à l'ingestion (Martin A., 1991). On peut donc supposer que la texture du sol ne constitue pas un facteur limitant pour cette espèce mais pourrait être un facteur structurant des populations d'Eudrilidae.

L'effet de l'assemblage de vers de terre sur la densité apparente du sol est direct, mais ce n'est pas le seul facteur contrôlant ce paramètre. Les racines ont un effet significatif sur la densité apparente de même que le facteur nommé « espace » par commodité. Ce dernier représente l'ensemble des facteurs non explicitement considérés dans l'étude. Ce peut être, par exemple, la topographie du terrain ou l'activité d'organismes autre que les vers de terre etc. La densité apparente du sol est ainsi contrôlée par une série de facteurs **dont** les groupes fonctionnels compactants-décompactants de vers de terre.

La structure spatiale de l'assemblage d'espèces de vers de terre apparaît en revanche **indépendante** du facteur espace. Elle est cependant liée au patron de distribution des racines sans qu'il soit possible de déterminer le sens « causal » de la relation (Legendre & Troussellier, 1988). Les Eudrilidae sont classés dans le type écologique des vers de terre endogés polyhumiques c'est à dire qu'ils vivent dans les strates les plus riches du sol, en particulier à proximité des racines. Ce n'est pas le cas de l'espèce *M. anomala* qui appartient à la classe des vers mésohumiques. A leur tour, les vers de terre ont potentiellement une action sur le fonctionnement de la rhizosphère et ceci à travers deux mécanismes distincts : à court terme, en participant à la minéralisation de la matière organique du sol et *de facto* à la libération d'éléments nutritifs et à moyen et/ou long terme en i) bloquant la minéralisation et ii) en participant à la dynamique de la structure physique du sol. C'est leur rôle fonctionnel en tant qu'ingénieur de l'écosystème. Dans la situation que nous analysons on ne peut que souligner la mise en évidence d'interactions entre ces paramètres sans pour autant être en mesure de faire une discrimination de type « causal ».

Le patron de distribution des racines est ici indépendant de la texture du sol et de la teneur en carbone organique et matière organique. L'« espace » est un facteur déterminant la distribution des racines. Sachant que le couvert végétal apparaît a priori comme homogène à l'échelle de la parcelle, il est remarquable de rencontrer une structure spatiale très marquée de la biomasse racinaire. Si il est connu qu'à l'échelle individuelle (échelle de la plante, de l'ordre du m²) la distribution des racines est une fonction de l'espèce considérée, en revanche observer un gradient de biomasse racinaire à l'échelle de 15-30 mètres indique que l'investissement racinaire est variable dans l'espace pour une même espèce de graminée. Les facteurs expliquant ce patron ne sont pas les paramètres granulométriques ou la teneur en matière organique et restent ici inconnus et représentés par le facteur « espace ».

Tableau 7-1 Coefficients de direction pour toutes les directions reliant les variables étudiées (voir le diagramme Figure 7-4 page 128). On a testé la significativité des relations par le test de Mantel partiel. Le test de deux matrices A et B conditionnellement à une troisième matrice C est noté A par B / C. La statistique de Mantel simple entre la matrice espace et la matrice texture et matière organique du sol est - 0.30006, considérée comme hautement significative ($p=0$).

Ver par espace	Densité apparente par espace	Ver par texture	Densité apparente par texture	Densité apparente par ver	racine par Densité apparente	racine par ver	racine par espace	racine par texture
/texture	/texture	/espace	/espace	/espace	/espace	/espace	/texture	/espace
$r=0,0408$	$r=0,15993$	$r=0,19242$	$r=0,12015$	$r=0,42945$	$r=0,27177$	$r=0,15114$	$r=0,21445$	$r=0,05676$
$p=0,04246$ N.S.	$p=0^*$	$p=0,00004^*$	$p=0,01003$ N.S.	$p=0^*$	$p=0^*$	$p=0,00085^*$	$p=0^*$	$p=0,10207$ N.S.
/racine	/ver	/racine	/racine	/texture	/texture	/texture	/ver	/ver
$r=0,0638$	$r=0,17607$	$r=0,19633$	$r=0,14257$	$r=0,4179$	$r=0,29203$	$r=0,14842$	$r=0,22750$	$r=0,09176$
$p=0,00181^*$	$p=0^*$	$p=0,00002^*$	$p=0,00202^*$	$p=0^*$	$p=0^*$	$p=0,0006^*$	$p=0^*$	$p=0,01393$ N.S.
	/racine		/ver	/racine	/ver			
	$r=0,13984$		$r=0,09034$	$r=0,41233$	$r=0,26218$			
	$p=0^*$		$p=0,02744$ N.S.	$p=0^*$	$p=0^*$			

* Test de Mantel partiel significatif au risque de $0.05/22=0.00227$ (correction de Bonferroni pour 22 tests simultanés). N.S. non significatif.

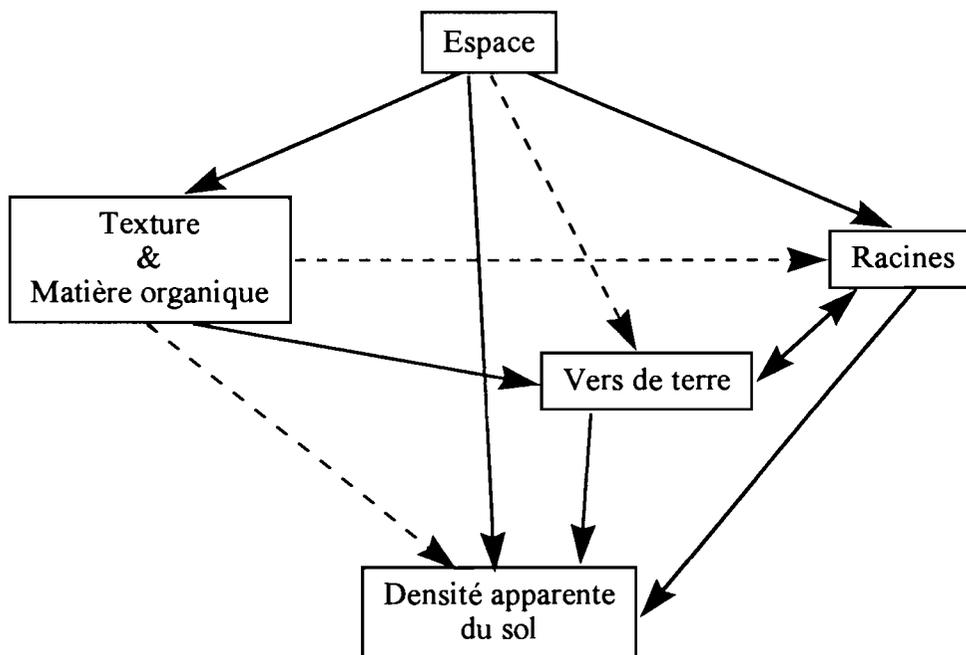


Figure 7-6 Diagramme des relations entre les variables étudiées, les flèches en pointillés correspondent à des relations non significatives, les traits pleins à des relations significatives. Les relations sont testées par le test de Mantel partiel.

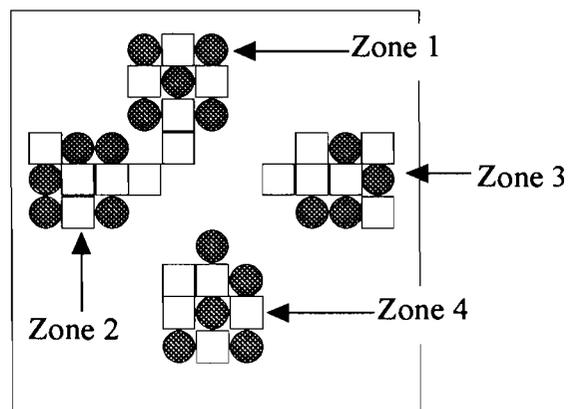


Figure 7-7 Position des blocs expérimentaux d'où les vers de terre sont exclus. Les cercles représentent les blocs destinés aux mesures d'agrégation du sol ; les carrés indiquant les blocs destinés aux mesures de densité apparente du sol.

7.4. Expérimentations en conditions naturelles

Afin d'apprécier l'effet de la composition de l'assemblage d'espèces de vers de terre sur la densité apparente et la structure du sol en classe d'agrégats, on a disposé 40 blocs expérimentaux sans vers de terre à travers la parcelle étudiée précédemment. Dans ces unités expérimentales, les vers de terre ont été éliminés par immersion des blocs dans l'eau puis application d'eau chaude (cf. § **Erreur! Source du renvoi introuvable.** page **Erreur! Signet non défini.**). Les blocs ont ensuite été replacés sur le terrain et laissés tel quel durant 12 mois. La végétation initialement présente est restée vivante et a accompli son cycle. L'effet des racines sur la structure du sol peut donc être considéré comme préservée par le traitement.

La position des blocs a été déterminée en fonction des structures spatiales observées plus haut (chapitres 5 et 6). Quatre zones ont été déterminées de façon à placer les blocs dans les zones où l'assemblage est dominé par les espèces décompactantes (Eudrilidae) (zones 2 et 3) au contraire par l'espèce compactantes *M. anomala* (zones 1 et 4).

7.4.1. Résultats

7.4.1.1. Effet de l'absence de vers de terre sur la densité apparente du sol

Sur les 21 blocs expérimentaux privés de vers de terre, 4 ont été contaminés durant l'année suivant leur mise en place : 2 d'entre eux provenant de la zone 4, les deux autres respectivement des zones 2 et 3.

La densité apparente est estimée pour chaque bloc par 3 mesures répétées dans les 10 premiers centimètres du sol.

Pour chaque bloc expérimental, on a effectué 2 mesures de la densité apparente à proximité immédiate des blocs. Ces mesures sont utilisées comme valeur témoin. Les valeurs mesurées sur les blocs contaminés sont exclus des analyses.

Tableau 7-2 Valeur moyenne de la densité apparente et son écart-type dans les quatre zones échantillonnées et valeur moyenne toutes zones confondues en l'absence (blocs expérimentaux) et en présence (témoins) de vers de terre

Zones	moyenne		moyenne		déviation standard	
	bloc	n	témoin	n	bloc	témoin
1	1,38	15	1,50	20	0,012	0,011
2	1,40	12	1,46	20	0,013	0,022
3	1,24	15	1,40	20	0,023	0,013
4	1,33	9	1,48	20	0,017	0,011
Toutes zones	1,34	51	1,46	80	0,012	0,008

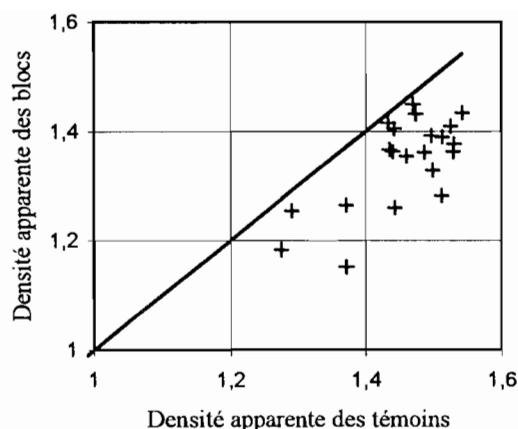


Figure 7-8 Evolution de la densité apparente dans les blocs expérimentaux après élimination des vers de terre et incubation en milieu naturel durant 12 mois par rapport à la densité apparente du sol « en place » à proximité immédiate des blocs expérimentaux (témoin). Tous les blocs expérimentaux montrent une chute de la densité apparente.

L'analyse globale de la densité apparente toutes zones confondues indique une différence hautement significative ($p=0.001$ test non paramétrique de Mann-Whitney), la densité apparente du sol diminuant en absence de vers de terre.

L'effet « zone », qui représente en fait un effet « localisation » des points expérimentaux par rapport au patron d'organisation de l'assemblage de vers de terre est testé par une ANOVA à un facteur (ici, l'appartenance d'un point de mesure donné à l'une des quatre zones). L'analyse est réalisée sur la densité apparente des blocs expérimentaux et sur les témoins.

L'ANOVA révèle un effet hautement significatif des zones sur la densité apparente du sol, ceci pour les témoins ($p=0.0030$) comme pour les blocs expérimentaux ($p=0.0029$). En revanche, la perte de densité apparente du sol entraînée par l'élimination des vers de terre n'est pas influencée par le facteur « zone ». On constate en effet que la différence densité apparente du témoin moins la densité apparente du bloc correspondant n'est pas significativement influencée par le facteur zone (ANOVA à 1 facteur, $p=0.722$).

7.4.1.2. Effet de l'absence de vers de terre sur l'agrégation du sol

19 blocs expérimentaux ont été utilisés afin de déterminer la distribution du sol en classe d'agrégats pour les couches 0-5 et 5-10 cm de sol. Un Témoin est réalisé à chaque point en effectuant une mesure à proximité du bloc expérimental. La technique de mesure est présentée au § 2.2.2.1.1 (page 17). Deux blocs ont été contaminés par des vers de terre provenant du sol avoisinant et ont été éliminés des analyses.

7.4.1.2.1. Structure en classe d'agrégat

La Figure 7-9 page 135 indique la composition moyenne du sol dans les blocs expérimentaux et les blocs témoins, estimée sur l'ensemble des données disponibles. On note une plus forte proportion de macroagrégats de taille $>10\text{mm}$ dans les blocs sans vers de terre tandis que les classes de taille immédiatement inférieures sont moins bien représentées par rapport aux témoins (respectivement 6.3-10 mm, 5-6.3 mm, 2-5mm et

1-2 mm). Les agrégats de taille inférieure à 1 mm représentent une proportion de masse de sol sensiblement équivalente dans les témoins et les blocs traités.

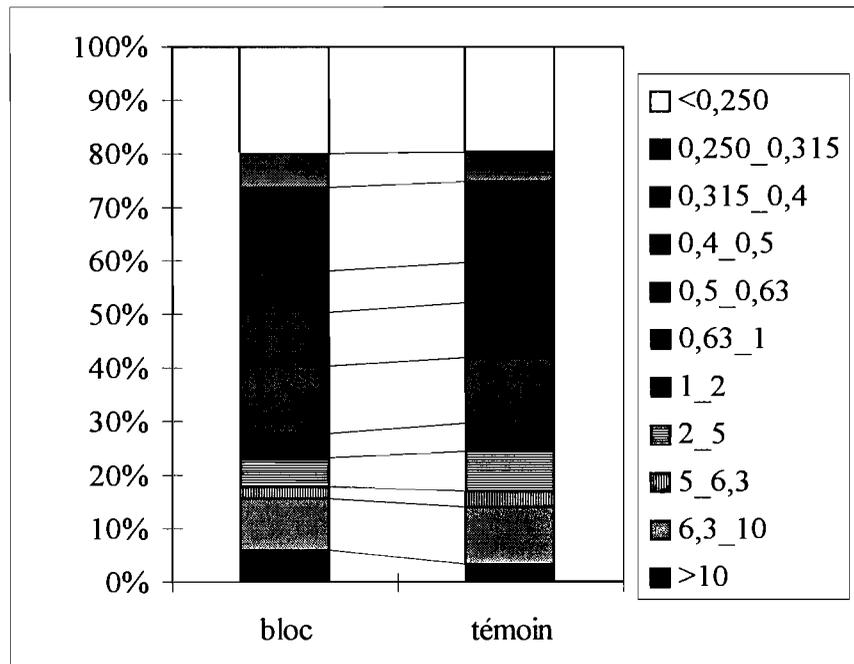


Figure 7-9 Distribution moyenne du sol sous forme d'agrégat dans les 10 premiers centimètres de sol en et hors présence de vers de terre. Les vers de terre ont été éliminés des blocs expérimentaux qui ont été laissés en milieu naturel durant 12 mois. Les témoins sont des mesures réalisées à proximité immédiates des blocs. Les données représentées constituent des moyennes sur 17 blocs expérimentaux et leur 17 témoins associés.

Afin de comparer la structure du sol dans les blocs expérimentaux et les blocs témoins, on a réalisé une analyse en composante principale sur l'ensemble des blocs (témoins et expérimentaux). Les données traitées correspondent à des pourcentages de masse de sol sous forme de telle ou telle classe de taille d'agrégats.

L'axe 1 oppose les agrégats de taille inférieure à 1mm aux agrégats de taille supérieure, l'axe 2 oppose clairement les agrégats de taille > 10mm aux agrégats de taille 1-2mm (Figure 7-10 A page 136). La distribution des relevés suivant cet axe montrent une tendance des témoins à contenir plus d'agrégats de taille supérieure à 1mm. Cependant, l'étalement des nuages est fort suivant l'axe 1 (Figure 7-10 C page 136) et ceci pour les deux catégories envisagées ici (blocs expérimentaux et blocs témoins). L'axe principal 2 montre en revanche une meilleure ségrégation des blocs témoins et expérimentaux (Figure 7-10 C page 136). On note un déplacement des unités expérimentales par rapport aux blocs témoins vers les valeurs négatives des axes principaux 1 et 2. L'examen de la Figure 7-10 A page 136 révèle que les blocs témoins sont caractérisés par un représentation des agrégats de taille 1-10mm plus forte que les blocs expérimentaux tandis que ces derniers présentent plus de macroagrégats de taille >10mm et plus de « microagrégats » (taille de 0.63-<0.250 mm).

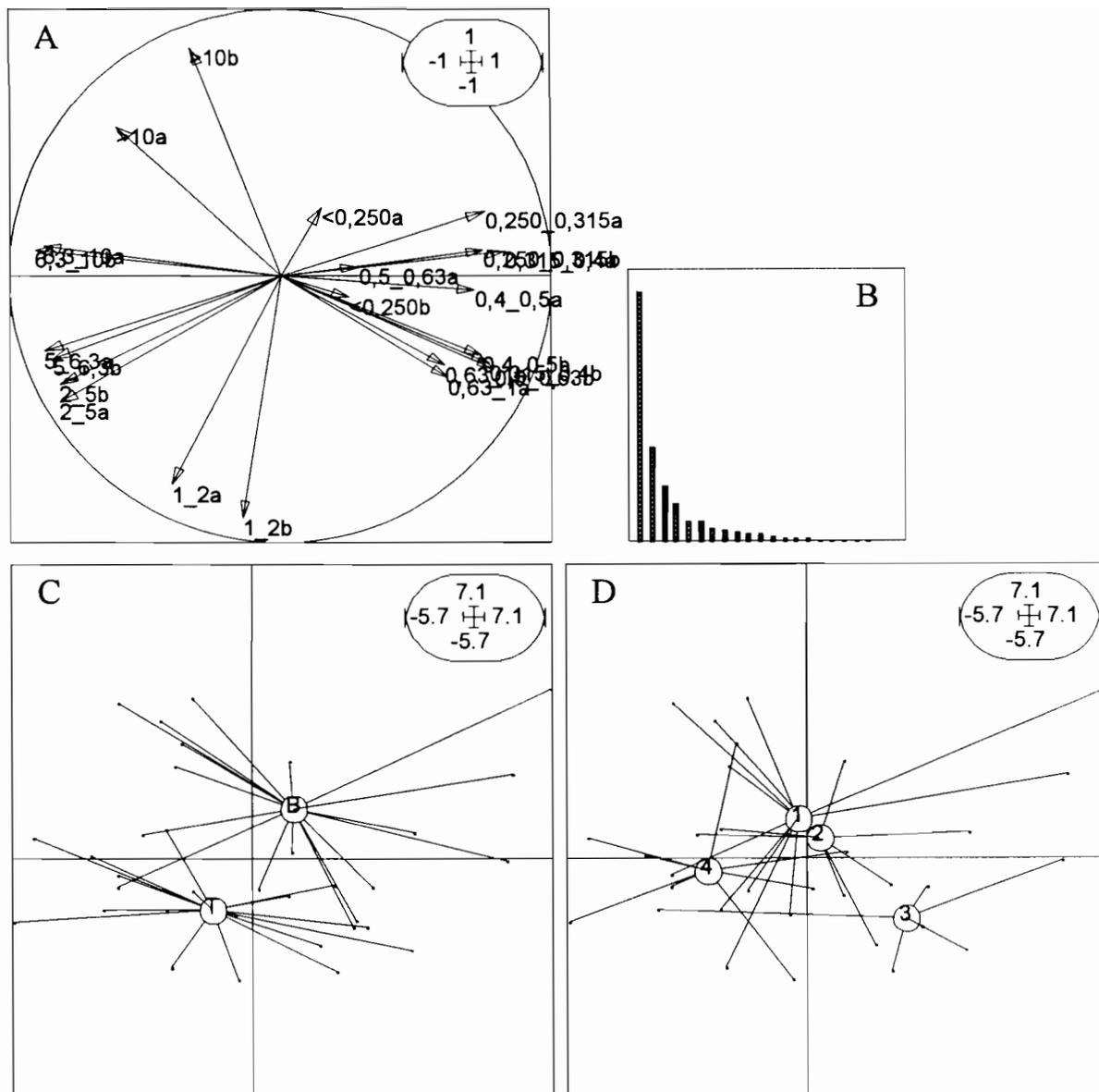


Figure 7-10 Analyse en composantes principales de la composition en classe d'agrégats de 17 blocs expérimentaux sans vers de terre (notés B) et des 17 blocs témoins (notés T) associés. Les axes principaux 1 (horizontal) et 2 (vertical) représentent respectivement 45.89 et 17.38 % de l'inertie totale. **A** cercle de corrélations. Les variables correspondent à des tailles d'agrégat de sol exprimées en mm, les lettres a et b indiquent respectivement que les mesures sont réalisées aux profondeurs 0-5 cm et 5-10 cm. **B** Valeurs propres **C** Distribution des relevés sur le plan factoriel défini par les axes principaux 1 et 2. Les relevés sont regroupés en fonction de leur appartenance à la catégorie témoin ou bloc expérimental. **D** Distribution des relevés sur le plan factoriel défini par les axes principaux 1 et 2. Les relevés sont regroupés en fonction de leur appartenance aux différentes zones dans la parcelle.

En représentant les relevés en fonction de leur appartenance aux 4 zones spatiales isolées dans la parcelle on constate de nouveau un étalement assez important des points sur les axes factoriels. On distingue cependant une nette opposition entre les blocs appartenant à la zone 3 et ceux de la zone 4. Les zones 1 et 2, très proches géographiquement (Figure 7-7 page 132) donnent des nuages de points très proches et à fort recouvrement. Les zones 1 et 2 constituent un terme intermédiaire entre les zones 3 et 4. La zone 3 est caractérisée par une forte représentation des agrégats de taille comprise entre 0.63 et 2 mm ; la zone 4 est caractérisée par une forte teneur en agrégats de taille plus importante (1 à 10 mm). On note une forte dispersion des différentes catégories suivant l'axe 2 qui traduit une opposition entre agrégats de taille 1-2 mm et macroagrégats >10mm. Cette dispersion est liée au fait que l'on analyse ici conjointement blocs expérimentaux et blocs témoins qui constituent les catégories s'opposant suivant l'axe 2.

Afin de mieux cerner l'effet « zone » on a effectué séparément l'analyse en composante principale des données issues des blocs expérimentaux et des blocs témoins.

7.4.1.2.2. Analyse en composante principale de la distribution en classe d'agrégats du sol des blocs expérimentaux

L'ACP réalisée sur les blocs expérimentaux montrent que l'essentiel de l'information est portée par les deux premiers axes factoriels rendant respectivement compte de 50.79 et 17.88% de l'inertie totale (Figure 7-11 B page 138). L'axe 1 oppose les agrégats de taille comprise entre 2 et 10 mm aux agrégats de taille inférieure à 0.63mm. L'axe 2 oppose les agrégats de taille 1-2mm aux agrégats >0.250 mm et ceux de taille >10 mm (couche 5-10 cm du sol).

La représentation des blocs sur le plan défini par les axes 1 et 2 rassemblés en fonction des zones spatiales (1, 2, 3 et 4) indique une nette opposition entre les zone 3 et 4 sur l'axe 1 tandis que la dispersion des zones 1 et 2 est forte suivant cet axe. L'axe 2 montre un gradient de la zone 1 (valeurs négatives sur l'axe 2 vers la zone 3 valeurs positives sur l'axe 2 (Figure 7-11 B page 138). La zone 3 est caractérisées par une forte proportion d'agrégats de taille comprise entre 0.63-2 mm et s'oppose aux autres zones, en particulier la zone 1 riche en agrégats de taille maximale (>10mm) associés aux agrégats de taille minimale (<0.250 mm).

7.4.1.2.3. Analyse en composante principale de la distribution en classe d'agrégats du sol des blocs témoins

Au niveau de chaque témoin on a réalisé une mesure de l'agrégation associée à une mesure de densité apparente du sol. Ceci nous permet dans l'ACP suivante d'analyse conjointement agrégation et densité apparente. L'axe premier (53.89 % de l'inertie totale) de l'ACP oppose les agrégats de taille supérieure à 1 mm aux agrégats de taille inférieure à l'exception de la classe de taille 1-2mm de la couche 5-10 cm de profondeur (Figure 7-12 A page 140). On note une forte association entre la variable densité apparente et la masse d'agrégats de taille supérieure à 10mm dans la couche de sol 5-10 cm. L'axe 2 (11.71 % de l'inertie totale) porte une faible part de la variabilité générale et oppose des agrégats de taille moyenne (1 à 5 mm) à la variable densité apparente, aux macroagrégats > 10 mm et des agrégats de faible taille dans la couche 0-5 cm (0.4-0.63 mm).

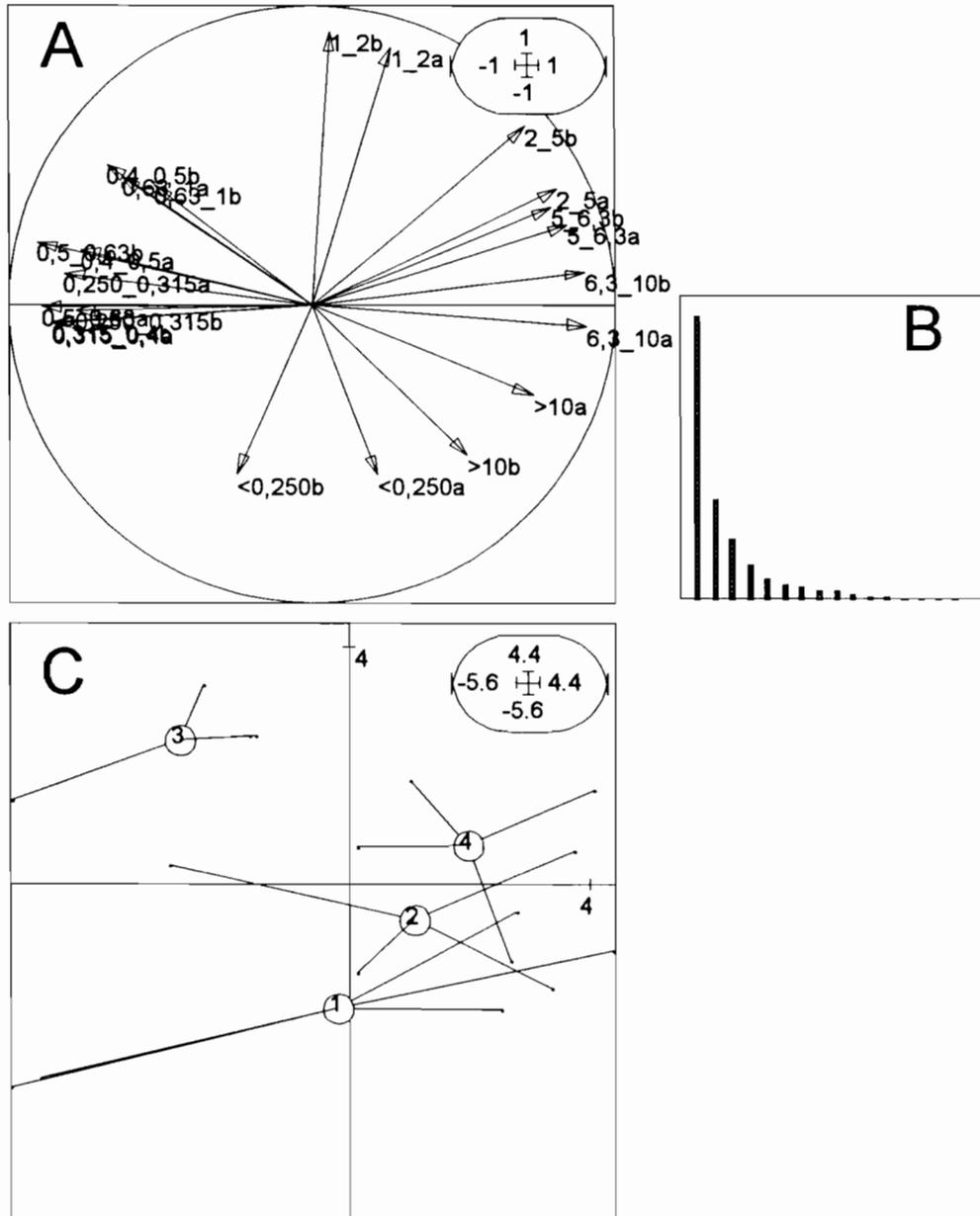


Figure 7-11 Analyse en composantes principales de la composition en classe d'agrégats de 17 blocs expérimentaux. Les axes principaux 1 (horizontal) et 2 (vertical) représentent respectivement 50.79 et 17.88 % de l'inertie totale. **A** cercle de corrélations. Les variables correspondent à des tailles d'agrégat de sol exprimées en mm, les lettre a et b indiquent respectivement que les mesures sont réalisées aux profondeurs 0-5 cm et 5-10 cm. **B** valeurs propres **C** Distribution des relevés regroupés en fonction de leur appartenance aux différentes zones de la parcelle expérimentale sur le plan factoriel défini par les axes principaux 1 et 2.

7.4.2. Discussion/conclusions

Dans notre plan expérimental nous avons disposé des blocs de sol privés de vers de terre dans 4 secteurs correspondant à des zones de l'espace caractérisées par une composition de l'assemblage de vers de terre variable (analysées au chapitre 6). Dans tous les cas cette approche expérimentale montre l'importance de l'activité des vers de terre dans l'entretien de la structure du sol. L'élimination de ces organismes tout en maintenant l'activité rhizosphérique et l'installation des autres groupes taxinomiques des sols (larves diverses (en particulier des coléoptères), fourmis, termites) conduit à une modification très marquée de la distribution du sol en classes d'agrégats. On observe une chute de la densité apparente hautement significative (§ 7.4.1.1 page 133) et ceci quelle que soit la composition du peuplement de vers de terre originel. La diminution de densité apparente est indépendante du facteur zone et de ce fait on peut considérer que quelle que soit la structure initiale du sol, la perte de « déstructuration » du sol se déroule de façon similaire en l'absence de vers de terre. Les zones caractérisées initialement par des densités apparentes plus faibles le restent et inversement les zones où le sol était à l'origine le plus compacté se trouvent à la fin de l'expérience celles qui ont les valeurs de densité apparente les plus élevées (§ 7.4.1.1 page 133).

Du point de vue de la structure du sol sous forme de classes d'agrégats, on a pu montrer que l'élimination des vers de terre entraîne des modifications marquées de la structure. Après une année d'évolution sur le terrain, les blocs sans vers de terre sont caractérisés par un taux plus élevé d'agrégats de taille supérieure à 10 mm associés à des particules de taille très inférieures (<0.250 ; 0.250-0.315 mm) (Figure 7-10 page 136). A l'inverse, les témoins ont une structure plus équilibrée, en particulier caractérisée par les agrégats de taille moyenne comprise entre 1 et 5 mm (Figure 7-10 page 136).

A sein des blocs expérimentaux les blocs de la zone 3 qui correspond à un secteur où les effectifs d'Eudrilidae sont très importants, est caractérisée par une distribution d'agrégats de taille moyenne (0.4-1 mm). Elle est opposée à la zone 4, typiquement une zone à *Millsonia anomala* (Figure 7-7 page 132 et chapitre 6) dont le sol est caractérisé par des agrégats de taille supérieure à 2 mm et en particulier de la classe de taille 6.3-10 mm.

On retrouve cette antagonisme entre stations 3 et 4 dans l'analyse des témoins. L'absence de vers de terre entraîne des modifications de la structure du sol mais ne bouleverse pas la typologie des stations.

L'augmentation de la proportion de macroagrégats de taille supérieure à 10 mm associés aux classes d'agrégats les plus petites constatée dans les blocs expérimentaux (Figure 7-10 page 136) est interprétée comme une perte de l'entretien de la structure du sol. Les agrégats de taille supérieure (6.3-10 mm) tels que les turricules de l'espèce *M. anomala* sont particulièrement stables (Blanchart, Bruand & Lavelle, 1993; Blanchart et al., 1997). Dans les blocs expérimentaux, l'absence de vers de terre entraîne l'absence de renouvellement de l'ensemble des agrégats du sol hors l'impact de l'activité racinaire. En revanche les facteurs climatiques ainsi que l'activité racinaire et l'effet de l'activité de la faune contribuent à l'altération des structures présentes. On peut interpréter l'accroissement de macroagrégats dans les blocs sans vers de terre comme la manifestation de leur plus grande résistance à la décompaction naturelle. Les unités témoins devraient comporter proportionnellement plus d'agrégats de classe intermédiaire c'est à dire 1-10 mm. Ce schéma se retrouve exactement dans l'analyse conjointe de la série de blocs expérimentaux et des témoins (Figure 7-10 page 136).

caractéristiques des ingénieurs de l'écosystème : les structures qu'ils ont produites demeurent longtemps après la disparition des individus créateurs.

7.5. Conclusion du chapitre

Nous avons montré l'existence de relations très fortes entre les différents paramètres environnementaux mesurés et la composition de l'assemblage d'espèces de vers de terre. A travers un modèle, nos résultats démontrent que le patron d'organisation spatial des différents groupes fonctionnels de vers de terre imprime sa marque sur la structure du sol : la densité apparente comme la structure en classe d'agrégats.

8. Rythme saisonnier et variabilité spatiale de l'agrégation du sol et des populations de vers de terre

8.1. Introduction

La structure physique du sol est un paramètre d'importance primordiale dans le fonctionnement de l'écosystème et se trouve sous l'influence de nombreux paramètres. En particulier l'activité de la faune du sol. Les variations climatiques saisonnières constituent également un facteur de régulation de la structure du sol (Blanchart, 1990). On est donc logiquement conduit à s'interroger sur les influences respectives de la variabilité saisonnière du climat et de la faune des sols sur les rythmes saisonnier de l'agrégation du sol.

Par ailleurs, connaissant l'importante hétérogénéité spatiale de la composition de l'assemblage de vers de terre, avec en particulier une opposition entre zones dominées par le groupe des « compactants » et celui des « décompactants », il est intéressant de connaître l'importance de cette hétérogénéité en terme de fonctionnement du système. De cette organisation spatiale découle-t-il des dynamiques de la structure du sol localement différentes ? A une échelle spatiale inférieure à 100 mètres, la dynamique des populations d'ingénieurs de l'écosystème est-elle différentes suivant les sites ? Répondre à ces questions revient à rechercher une hétérogénéité spatiale dans la dynamique des processus régulant la structure du sol et les populations de vers de terre. Ceci correspond à l'hétérogénéité fonctionnelle au sens de Kolasa & Rollo, (1991)².

Nous avons montré qu'à une échelle de temps de 2 années l'assemblage de groupes fonctionnels présentait un patron d'organisation spatial stable en terme de distribution des effectifs dans l'espace. L'origine de la structure observée est-elle liée à des processus internes aux populations entraînant des dynamiques « locales » des populations telles que le suggèrent les simulations du modèle DRILOTROP (Martin S., 1991). Les simulations issues de ce modèle suggèrent que les populations de l'espèce *Millsonia anomala* sont organisées suivant une mosaïque de sous populations. « Dans cette hypothèse, les populations de *M. anomala* formeraient des mosaïques dont chaque motif constituerait une sous-population présentant une certaine homogénéité sur le plan de la démographie et du fonctionnement » S. Martin, (1991) p.144.

L'objectif de ce chapitre est d'analyser la variabilité spatiale et la variabilité saisonnière de l'agrégation du sol et des populations de vers de terre des deux groupes fonctionnels antagonistes, Eudrilidae et *M. anomala*. En particulier, nous testons l'hypothèse de l'existence de sous-populations locales caractérisées par des structures démographiques différentes proposé par S. Martin (1991).

A travers un suivi réalisé sur 4 sites durant 12 mois on a cherché à déterminer si la dynamique de la structure du sol et celle des populations de vers de terre étaient significativement différentes suivant le site d'étude. Les 4 sites d'étude ont été sélectionnés de sorte qu'ils soient situés à proximité de la parcelle étudiée aux chapitres 5, 6 et 7. A partir des informations apportées par l'analyse de la variabilité spatio-temporelle du peuplement de vers de terre réalisée au chapitre 6, on a mis en place un échantillonnage stratifié en fonction de la structure "moyenne" stable de l'assemblage d'espèces (2.2.2.1 page 17). Les zones d'étude sont cependant « relativement » éloignées de la parcelle, c'est à dire qu'il n'est pas possible de considérer qu'elles rendent compte de la dynamique des taches observées dans cette parcelle.

² L'hétérogénéité fonctionnelle correspond à la variabilité spatiale de l'intensité d'un processus, par exemple la dynamique d'un flux de matière.

L'objectif de ce chapitre est d'analyser la part respective de la variabilité de l'agrégation du sol liée aux fluctuations saisonnières et celle qui sont dues à un effet "stationnel" c'est à dire à la position des sites d'échantillonnage par rapport au patron d'organisation spatial du peuplement de vers de terre. La dynamique de l'agrégation du sol est-elle différente suivant que l'on se trouve dans un zone dominée par les vers décompactants (Eudrilidae) ou au contraire les vers compactants (*Millsonia anomala*)? Quelle est la part relative de cette variabilité totale de l'agrégation imputable aux rythmes saisonniers et celle, indépendante de la précédente liée à la position des sites d'échantillonnage par rapport à la structure spatiale commune aux différentes dates du peuplement de vers de terre?

Pour répondre à ces questions, nous avons soumis les données collectées durant une année à raison d'une série de prélèvements par mois et ceci dans quatre sites (§ 2.2.2.1 page 17) à une analyse multivariée de type inter-intra classes. Les résultats sont discutés après avoir rappelé les principes de l'analyse statistique, encore peu connue dans le domaine de l'écologie des sols.

8.2. Principe de l'ACP inter/intra

Lorsque l'objectif poursuivi est d'analyser l'évolution temporelle d'un système matérialisé par des sites d'échantillonnage disposés en fonction du système en question on est typiquement en face d'un tableau de données brutes du type SitesXtempsXvariables. Les variables peuvent être des variables environnementales ou des densité/biomasses d'espèces etc...

Dans notre cas, il s'agit de la distribution de la masse du sol à l'intérieur de 11 classes de taille d'agrégats d'une part et d'effectif de vers de terre dans des classes de poids variables.

8.2.1. Structure des données

Considérons un jeu de données constitué par l'enregistrement de p variables à s sites visités au cours de t campagnes d'échantillonnage.

On constitue un tableau à c colonnes (variables) et $n=s.t$ lignes.

On peut choisir deux types distincts de représentation des données brutes suivant que l'on réalise une partition des lignes en fonction des dates (on définit ainsi t classes; une classe par dates) ou en fonction des sites (on définit ainsi s classes; une classe par sites).

Une fois les classes définies (dans notre exemple le choix entre dates et sites), on procède à une analyse élémentaire (une ACP ou une AFC le plus souvent) dite inter- ou intra-classes.

Exécuter une ACP sur l'ensemble du tableau de données consiste à analyser l'information sans *a priori*. L'analyse permet ainsi de décrire simultanément rythmes saisonniers et composantes des stationnelles intervenant dans la dynamique spatio-temporelle du système étudié. Les analyses inter/intra permettent de privilégier ou au contraire d'éliminer l'effet de l'une ou l'autre classe (=composantes du plan d'expérience) c'est à dire l'effet site ou l'effet date.

On peut résumer l'objectif de ce type d'analyse à rechercher une partition de la variabilité totale en variabilité imputable à l'effet site (ou espace) et aux variations temporelles. Les analyses multivariées du type inter-intra sont associées à des tests statistiques semblables dans leur principe à ceux que nous avons évoqués plus haut dans le cadre des tests de Mantel et Mantel partiels.

8.2.2. Analyse intra-classes

Soit X le tableau constitué de p colonnes (1 colonne par variable), et $s.t$ lignes correspondant aux valeurs enregistrées aux s sites au cours des t campagnes d'échantillonnage. Deux analyses intra-classes sont possibles: l'analyse intra-dates et l'analyse intra-sites.

Considérons l'exemple d'une analyse intra-dates, on procède à l'ACP du tableau à p colonnes (p variables quantitatives) où les lignes sont rangées en t groupes de s correspondant aux t classes de date.

Le tableau est ensuite recentré par classe ce qui signifie qu'on calcule la moyenne de chaque variable dans chaque classe puis on soustraie la moyenne d'une variable pour une classe donnée aux valeurs de la variable correspondante dans la classe correspondante. Cette opération conduit à éliminer la variabilité inter-classes. Il n'existe plus de variabilité inter-classes dans le tableau soumis à l'analyse intra-classes dont l'inertie est dite intra-classes. Si les classes sont définies en fonction des dates, l'analyse intra-dates permettra de trouver la structure inter-sites par élimination de l'effet date.

On peut bien entendu effectuer l'analyse complémentaire basée sur l'intra-site où l'on définit les classes en fonction des sites (élimination de l'effet site) afin de privilégier l'analyse de la variabilité temporelle.

L'ACP³ intra-classes recherche les axes factoriels communs aux sous nuages constitués par les différentes classes. On associe à cette procédure l'analyse inter-classes qui privilégie les différences entre groupes en recherchant les axes principaux du nuage de points des centres de gravité de chaque classe.

8.2.3. Analyse inter-classes

L'analyse inter-classes est l'ACP du tableau à p colonnes (p variables) et c lignes où chaque lignes correspond à une classe et est constituée par la moyenne des valeurs de chaque variable pour la classe considérée.

On projette en éléments supplémentaires les lignes du tableau d'origine afin d'obtenir des cartes factorielles de variance inter-classes (Dolédec & Chessel, 1987, 1989).

Avant d'effectuer une analyse inter-classes il est nécessaire de vérifier sa pertinence c'est-à-dire tester la signification statistique de la dispersion des centres de gravité des différentes classes. On utilise un test par permutation (Manly, 1991) consistant à effectuer n permutations aléatoires des individus dans les groupes et à calculer l'inertie totale. Après n permutations, on compare l'inertie du tableau initial à la distribution de l'inertie issue des permutations. On estime la probabilité d'observer une valeur supérieure ou égale à la valeur observée ; si celle-ci est inférieure à 5% on considère l'inertie observée significative.

L'analyse inter-classes est complémentaire de l'analyse intra-classes. Elle est associée à un test statistique. Elle se focalise sur les variation des centre de gravités correspondant à chaque classe.

L'ensemble des analyses statistiques sur lesquelles repose ce chapitre ont été réalisées à l'aide du logiciel ADE-4 (modules Discrimin et coInertia) (Thioulouse et al., 1997).

8.3. Echantillonnage

Du mois d'avril 1996 au mois de mars 1997, on a échantillonné 4 sites situés à proximité immédiate de la parcelle étudiée dans les 3 chapitres précédents à raison d'une campagne d'échantillonnage par mois (Figure 2-6 page 17). Les sites sont représentés par rapport à la carte de distribution des coordonnées des 100 points d'échantillonnage des vers de terre dans l'ACP du tableau compromis (§ 6.2.7.1 page 113) (Figure 8-1). Les sites 1 et 3 correspondent à des zones proches des « taches » de concentration des espèces décompactantes formant le groupe des Eudrilidae. Les site 4 et 2 (de façon moins évidente cependant) jouxtent des zones dominées par le groupe des vers de terre compactants (*M. anomala*).

³ A l'ACP peut être substituée n'importe laquelle des analyses multivariées de première couche telle qu' AFC ou ACM

Pour chaque site, on a prélevé 4 monolithes de 50x50 cm de surface pour 40 cm de profondeur. La macrofaune a été triée manuellement et fixée dans une solution de formol à 4%. Les animaux ont été ensuite identifiés puis pesés. Le même jour, 5 blocs de 25x25 cm de surface sur 10 cm de profondeur ont été prélevés.

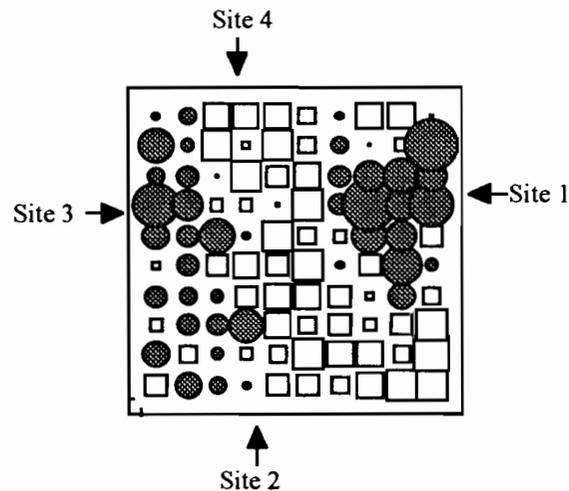


Figure 8-1 Position des sites d'échantillonnage par rapport à la parcelle principale. Les sites sont représentés par rapport à la carte de distribution des coordonnées des 100 points d'échantillonnage des vers de terre dans l'ACP du tableau compromis (chapitre 6).

Le sol est prélevé sur les profondeurs suivantes : 0 à 5 cm et 5 à 10 cm. Le sol, emporté au laboratoire est mis à sécher à l'air libre puis tamisé suivant la méthode mise au point par Blanchart (voir § 2.2.2.1.1 page 17 et Blanchart, (1990)). On dispose donc de la distribution de la masse de sol dans 11 classes d'agrégats et pour deux profondeurs.

8.4. Résultats

8.4.1. Variations saisonnières des effectifs et structures des populations de vers de terre

8.4.1.1. Effectifs totaux du groupes des Eudrilidae et de l'espèce *Millsonia anomala*

8.4.1.1.1. Les Eudrilidae

L'évolution des effectifs totaux des deux principaux groupes de vers de terre est caractérisée par d'importantes variations au cours de l'année (Figure 8-2 page 146). *A priori* ces variations d'effectifs sont considérées comme principalement rythmées par les cycles saisonniers des précipitations. Ici, les sites échantillonnés sont très proches dans l'espace et l'on peut considérer que les facteurs climatiques majeurs tels que les précipitations ou la température sont identiques. Cependant, le régime hydrique du sol par exemple pourrait parfaitement varier d'un site à l'autre sous l'effet de paramètres locaux tels que le couvert végétal ou la microtopographie.

Pour les Eudrilidae (Figure 8-2 page 146) on observe des variations d'effectifs considérables durant l'année mais aucun patron commun entre les sites n'est présent. Le mois d'août 1996 correspond à des pics d'effectifs très marqués dans les 4 sites. Cependant, on observe trois pics de fortes densités au site 3 tandis que les sites deux et 4 apparaissent comme ayant des

dynamiques opposés. A partir du mois d'août la taille de la population chute régulièrement au site 2 alors qu'une phase d'augmentation manifeste des effectifs se produit au site 4. Les spectres d'évolutions des effectifs apparaissent tous marqués par l'arrivée de la petite saison sèche au mois d'août mais sont totalement divergents par ailleurs.

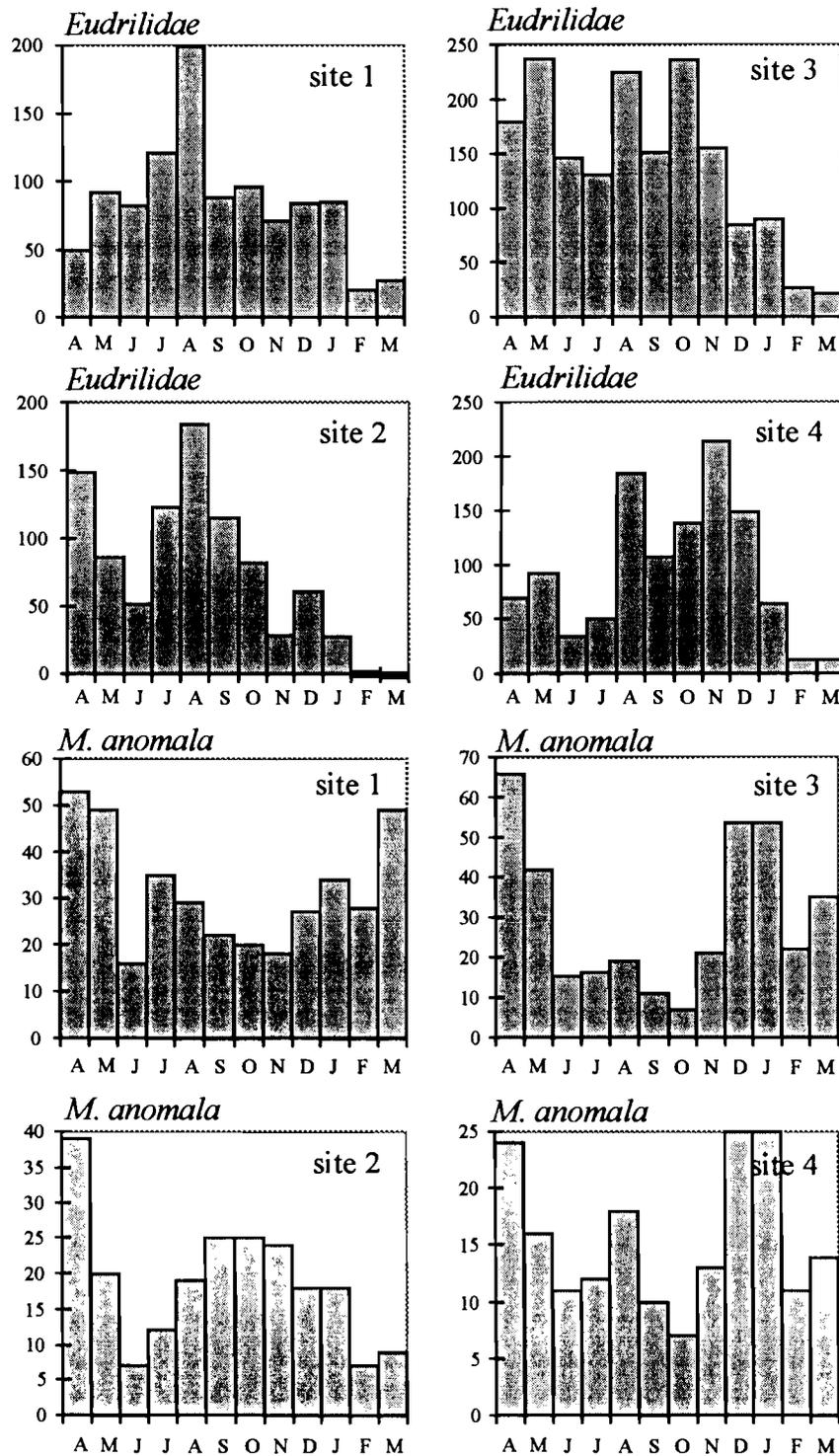


Figure 8-2 Variations des effectifs totaux de l'espèce *Millsonia anomala* et du groupe des Eudrilidae d'avril 1996 à mars 1997 dans les 4 sites étudiés.

8.4.1.1.2. *Millsonia anomala*

La Figure 8-2 page 146 montre des fluctuations d'effectifs totaux variant de façon très marquée durant l'année avec des patrons relativement proches pour les sites 1,3 et 4 tandis que le site 2 connaît une phase d'accroissement des effectifs très marquée entre juin 1996 et août 96 suivi d'une décroissance des effectifs tout aussi régulière dans les mois qui suivent. Ceci correspond à une dynamique absolument opposée à ce que l'on trouve dans les sites voisins. On note que le site 4 est caractérisé par des effectifs nettement plus faibles que les autres sites d'échantillonnage.

8.4.1.1.3. *Conclusions*

Pour les deux groupes étudiés on remarque une forte variabilité spatiale de la dynamique des effectifs.

Les processus internes aux populations apparaissent donc comme très variables dans l'espace et conduisent à des cinétiques d'effectif hétérogènes à une échelle spatiale locale.

L'effectif total traduit la taille de la population mais pas sa structure. Afin de décrire la structure interne des populations rencontrées dans les différents sites nous avons pesé chaque vers et conserver les individus intacts (une très large majorité) afin d'établir la structure des populations en terme d'effectif par classe de poids.

8.4.1.2. **Structure moyenne annuelle des populations**

8.4.1.2.1. *Les Eudrilidae*

Les deux espèces formant le groupe des Eudrilidae, *Stuhlmannia porifera* et *Chuniodrilus zielae* sont très proches par leur morphologie et de taille similaire (Lavelle, 1978). L'espèce *Chuniodrilus zielae* est par ailleurs actuellement placée dans le genre *Stuhlmannia* (*Stuhlmannia zielae*). Les tailles équivalentes de ces deux espèces nous assure de la signification biologique des classes de poids que nous avons établies.

La Figure 8-3 page 148 présente la distribution de fréquence par classe de poids d'amplitude 0.00625 g pour les 4 sites ainsi qu'une structure globale établie à partir de l'ensemble des données.

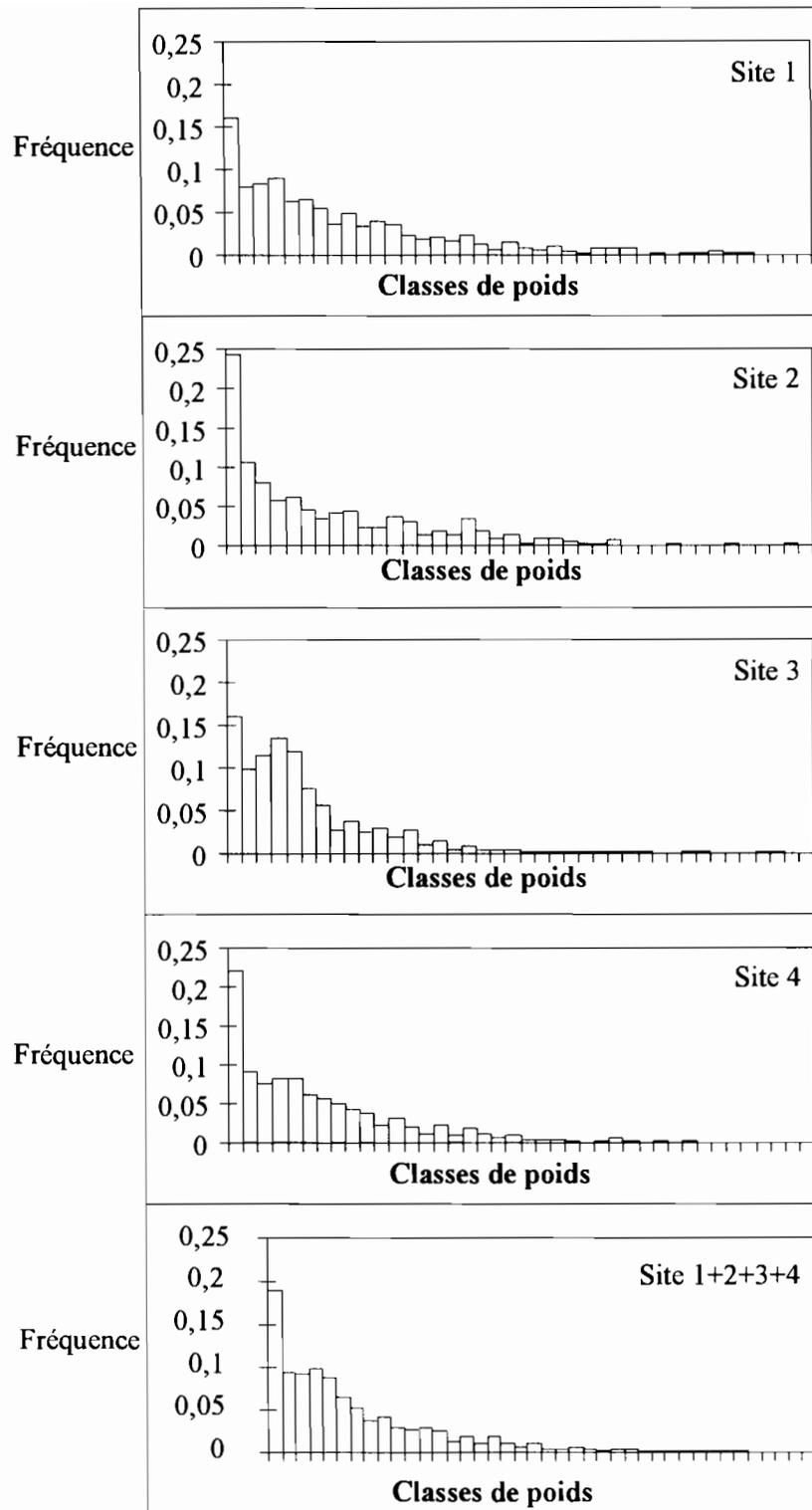


Figure 8-3 Distribution de fréquence des effectifs du groupe des Eudrilidae dans les sites échantillonnés. La distribution est déterminée sur l'ensemble des individus intacts collectés durant l'étude.

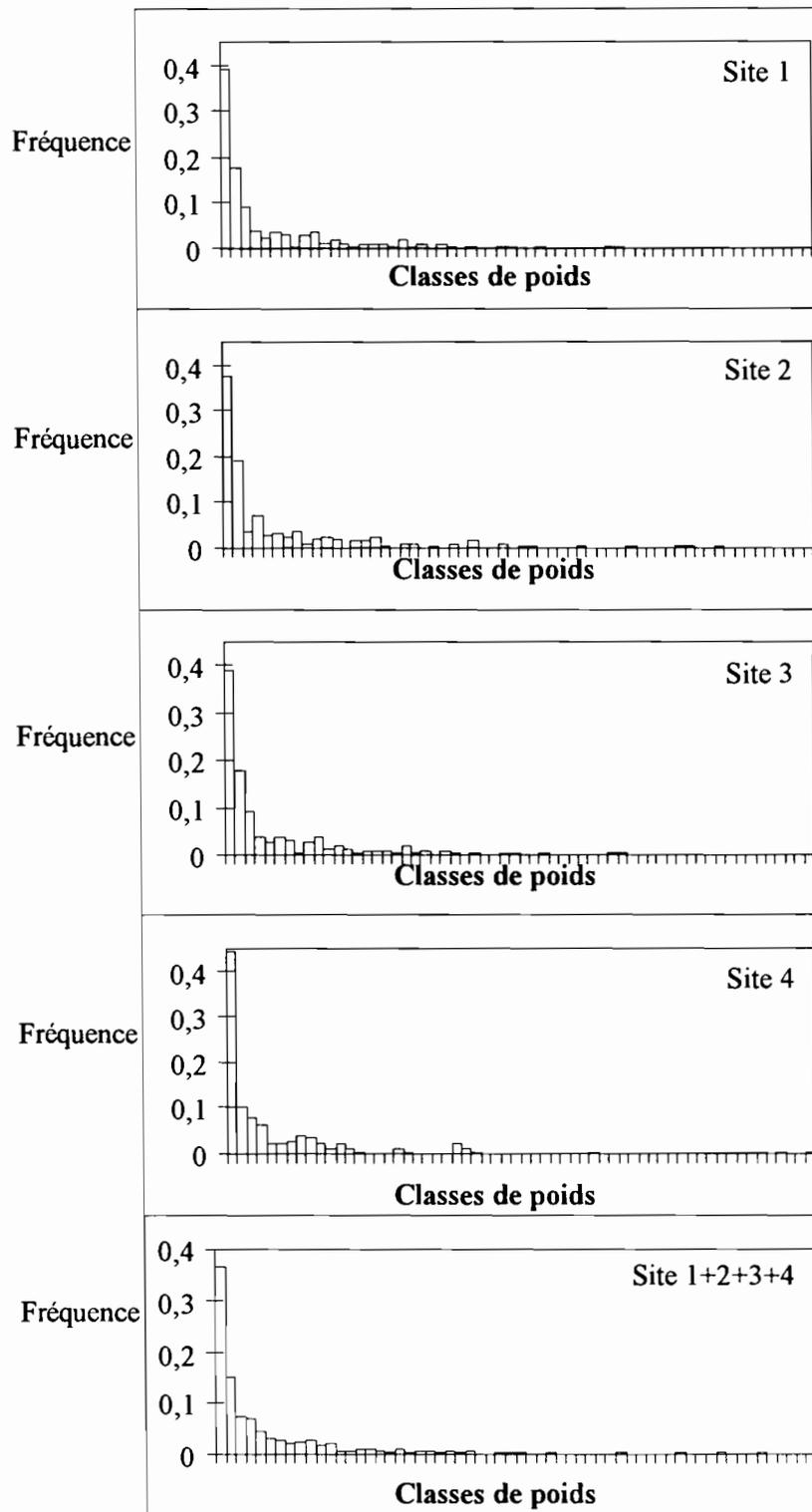


Figure 8-4 Distribution de fréquence des effectifs de l'espèce *Millsonia anomala* dans les 4 sites échantillonnés. Les distributions sont déterminées sur l'ensemble des individus intacts collectés durant les 12 mois d'étude.

Les histogrammes ont des formes variables suivant les sites. En particulier l'histogramme du site 3 qui présente un accroissement d'effectif pour les classes 2 à 4 suivi d'une décroissance régulière jusqu'à la classe de poids 8. On retrouve le même phénomène pour le site 1 avec cependant une distribution plus écrasée (Figure 8-3 page 148). On note la même tendance pour le site 4. Le site 2 est différent car la décroissance des effectifs est régulière depuis la première classe de poids jusqu'à la classe n°7. Les individus de poids compris entre environ 0.01 g et 0.04 sont moins fréquents au site 2 et si l'on considère que ces vers de terre forment une cohorte, celle-ci n'est pas visible dans la distribution en classe de poids des individus échantillonnés au site 2.

8.4.1.2.2. *Millsonia anomala*

Dans le cas de l'espèce *Millsonia anomala* nous avons procédé de la même manière que pour le groupe des Eudrilidae (Figure 8-4 page 149). L'amplitude des classes de poids utilisées est de 0.1 g. Les distributions de fréquence sont ici moins divergentes que ce que l'on a vu dans le cas de Eudrilidae. On observe une décroissance régulière des effectifs de la classe 1 jusqu'à la classe 3 qui se poursuit aux sites 1 et 3 mais pas au site 2. Il semble que la survie des individus appartenant à ces classes soit moindre dans les sites 1 et 3 que dans le site 2. Le site 4 est caractérisé par la présence de deux « cohortes » correspondant respectivement aux classes 5 à 10 et 15.

Globalement les structures en classe de poids sont moins nettes pour *Millsonia anomala* que dans le cas des Eudrilidae. Ceci étant probablement lié aux effectifs de cette espèce d'assez forte taille qui sont de très loin inférieurs aux effectifs des Eudrilidae filiformes.

8.4.1.2.3. Conclusions

Les données montrent l'existence de structures moyennes annuelles des populations différentes suivant les sites étudiés. Ceci est tout particulièrement marqué pour les Eudrilidae.

Du point de vue fonctionnel, c'est la dynamique des effectifs au sein des différentes classes de poids qui doit être envisagée.

8.4.1.3. Cinétique des effectifs de différentes classes de poids

On a déterminé 7 classes de poids d'amplitude variable calquées sur les structures observées sur les données cumulées à l'échelle de l'année (Figure 8-3 page 148 et Figure 8-4 page 149). Les bornes de ces classes de poids sont données dans le Tableau 8-1.

Tableau 8-1 Bornes des classes de poids (g) pour les Eudrilidae et *Millsonia anomala*.

Classe	<i>Eudrilidae</i>		<i>Millsonia anomala</i>	
	de:	à (<):	de:	à (<):
1	0	0,00625	0	0,1
2	0,00625	0,05	0,1	0,2
3	0,05	0,0875	0,2	0,4
4	0,0875	0,13125	0,4	0,8
5	0,13125	0,18125	0,8	1,2
6	0,18125	0,21875	1,2	2,6
7	0,21875	1	2,6	6

8.4.1.3.1. *Eudrilidae*

La distribution au cours du temps des effectif par classe de poids site par site est présentée à la Figure 8-5 page 152. Les trois dernières classes de poids sont caractérisées par de très faibles effectifs. A partir du moins de décembre 1996 ces classes de poids ont des effectifs quasi nul. La mortalité au début de la saison sèche apparaît particulièrement marquée ici de même que l'entrée en quiescence qui correspond à une perte de poids des individus qui changent alors de classe de poids.

8.4.1.3.2. *Conclusions*

Des différences importantes entre les sites sont visibles pour les 3 premières classes de poids. Deux pics de densité sont visibles en août et janvier au site 1, tendance que l'on ne retrouve pas dans les autres sites.

La classe de poids 4 est caractérisée par des effectifs distribués suivant une loi symétrique gaussienne à l'exception du site 4 dans lequel la distribution des effectifs dans cette classe évoque une loi binomiale positive avec un pic d'effectifs en novembre 1996.

8.4.1.3.3. *Millsonia anomala*

La cinétique des effectifs de *M. anomala* dans les différentes classes de poids diffère suivant les sites envisagés (Figure 8-6 page 153). La classe 1 est caractérisée par deux principales périodes de forts effectifs en fin de saison des pluies (août 1996) et en début de saison sèche novembre et décembre 1996). On note un pic d'effectif très marqué en novembre 1996 pour le site 1. Il y a des décalages dans le temps avec des pics d'effectifs de la classe de poids 2 entre les différents sites.

8.4.1.3.4. *conclusions*

La distribution des effectifs des différentes classes de poids varie fortement dans le temps pour tous les sites étudiés et ceci pour les *Eudrilidae* comme pour *M. anomala*. Il existe également d'importantes différences dans la cinétique des différentes classes de poids suivant les sites.

Ces résultats indiquent que les populations « fonctionnent » de manière sensiblement différente d'un site à un autre. Nous sommes en présence d'un effet site très marqué donnant l'image d'une juxtaposition de populations « locales » distinctes caractérisées par des cinétiques d'effectifs très différentes.

8.4.2. Variations spatio-temporelles de la structure des populations

L'analyse de la variabilité spatio-temporelle des effectifs de vers de terre des groupes compactants et décompactants consiste à réaliser une partition statistique de la variabilité générale entre variabilité expliquée par les rythmes saisonniers des populations et variabilité spatiale à l'échelle locale.

Nous avons analysé conjointement l'ensemble des données collectées concernant les *Eudrilidae* (vers décompactants) et l'espèce *M. anomala* (ver compactant) de sorte que nous explorons la dynamique dans le temps et dans l'espace des relations entre ces deux groupes fonctionnels.

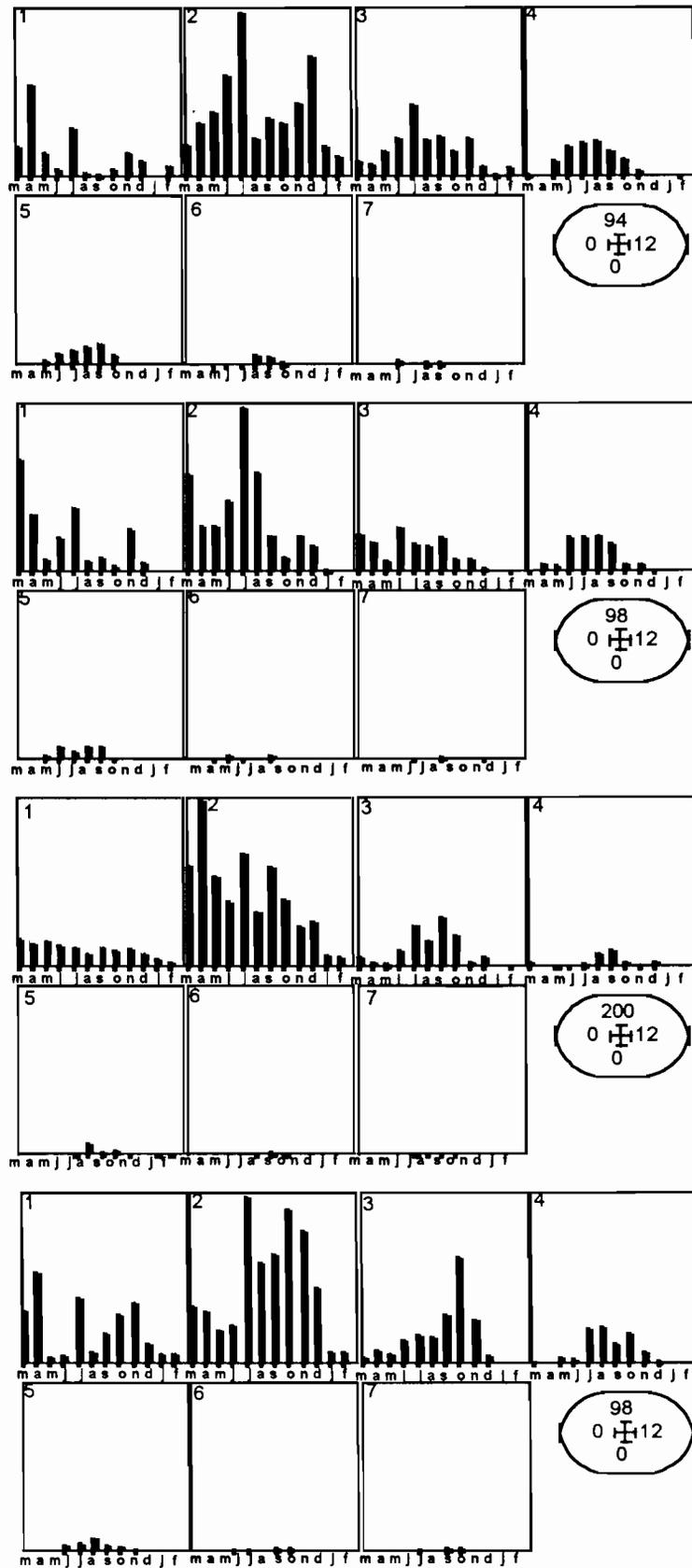


Figure 8-5 Fluctuations saisonnières des effectifs du groupe de Eudrilidae dans 7 classes de poids pour les 4 sites d'étude.

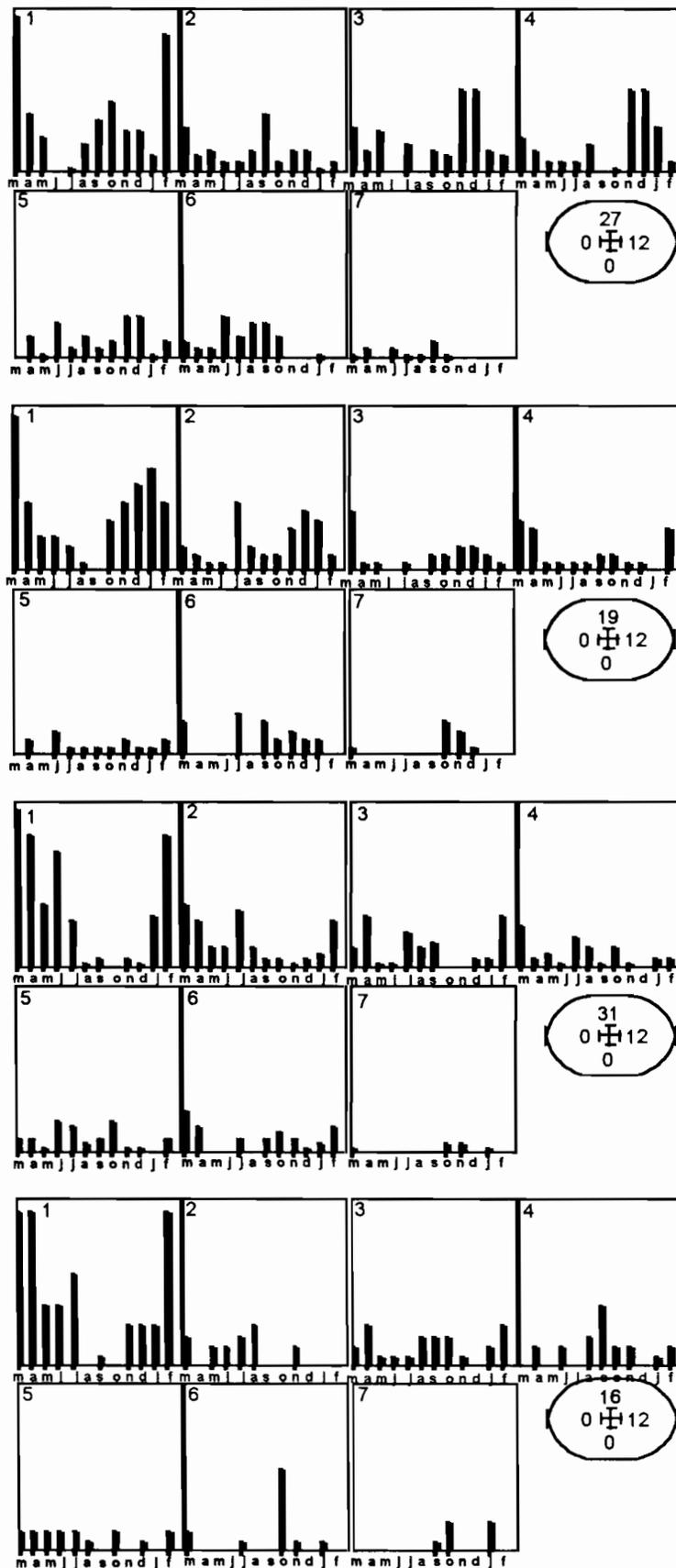


Figure 8-6 Fluctuations saisonnières des effectifs de l'espèce *Millsonia anomala* dans 7 classes de poids pour les 4 sites d'étude.

8.4.2.1. Mise en oeuvre

Les effectifs de chaque classe de poids (Tableau 8-1 page 150) ainsi que l'effectif total des deux groupes forment un tableau de données de 16 colonnes. Les 4 sites étudiés ont été échantillonnés chaque mois durant une année ce qui donne 48 mesures de chacune des 16 variables : le tableau analysé par la suite comporte par conséquent 16 lignes (variables) pour 48 colonnes (objets). Les objets doivent être compris comme des sites échantillonnés à certaines dates ou dates échantillonnées à certains sites suivant l'angle de vue adopté. Sachant que nous souhaitons analyser un tableau d'effectif (données quantitatives discrètes) nous avons procédé à une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC).

8.4.2.2. AFC générale en tant qu'analyse mélangée

8.4.2.2.1. Résultats

Une AFC (analyse factorielle des correspondances) a été effectuée sur le tableau brut des données. Cette analyse prend en compte à la fois la variabilité temporelle et la variabilité spatiale, dans ce sens on peut la considérer comme une analyse « mélangée » (Dolédec & Chessel, 1989). L'inertie (ou variabilité) totale du tableau de données peut être testée statistiquement par un test de permutation. Le test consiste à effectuer des permutations aléatoires dans le tableau de données et de calculer l'inertie qui en résulte. A la suite d'un grand nombre de permutations on détermine une distribution statistique de l'inertie sous l'hypothèse nulle « pas de structure dans le tableau de données ».

L'inertie observée est alors comparée à cette distribution et le nombre de permutations aléatoires donnant une valeur supérieure ou égale à l'inertie observée fournit un niveau de signification statistique associée au tableau initial. L'inertie totale est ici de 0.329694 considérée comme très hautement significative ($p=0$ à la suite de 1000 permutations ; c'est à dire qu'aucune permutation n'a fourni une inertie supérieure ou égale à l'inertie observée).

L'essentiel de l'information est résumé par l'axe 1 (41.8% de l'inertie totale) et dans une moindre mesure l'axe 2 (18.42%) (Figure 8-7 B page 155). L'axe 1 oppose les différentes variables décrivant les effectifs par classe de poids des Eudrilidae et de *M. anomala*. L'axe 2, traduit essentiellement une variabilité liée à la structure interne des populations d'Eudrilidae. Suivant cet axe on constate un étalement des variables décrivant les classes de poids des Eudrilidae selon un gradient de poids net (Figure 8-7 A page 155). L'examen de la distribution des objets dans le plan factoriel indique un étalement des objets regroupés par stations suivant l'axe 1. Cet axe prend donc en compte une part de variabilité spatiale (Figure 8-7 C page 155). On note également un étalement des objets regroupés par dates sur l'axe 1 ainsi que sur l'axe 2 : les deux premiers axes factoriels portent une part de variabilité temporelle (Figure 8-7 D page 155).

8.4.2.2.2. Conclusions

L'AFC générale traduit une variabilité spatiale associée à une variabilité temporelle.

L'axe premier de l'analyse traduit essentiellement une dispersion des centres de gravité des nuages de points-objets regroupés par sites. L'effet site est donc très marqué. L'effet date apparaît beaucoup plus modeste dans la mesure où la dispersion des centres de gravité des nuages de points groupés par dates est très limitée. Suivant l'axe 2 en revanche, l'étalement des

dates est bien marqué. Sachant que cet axe représente une part de variabilité plus faible, on peut conclure qu'une variabilité spatiale est largement dominante par rapport à la variabilité temporelle.

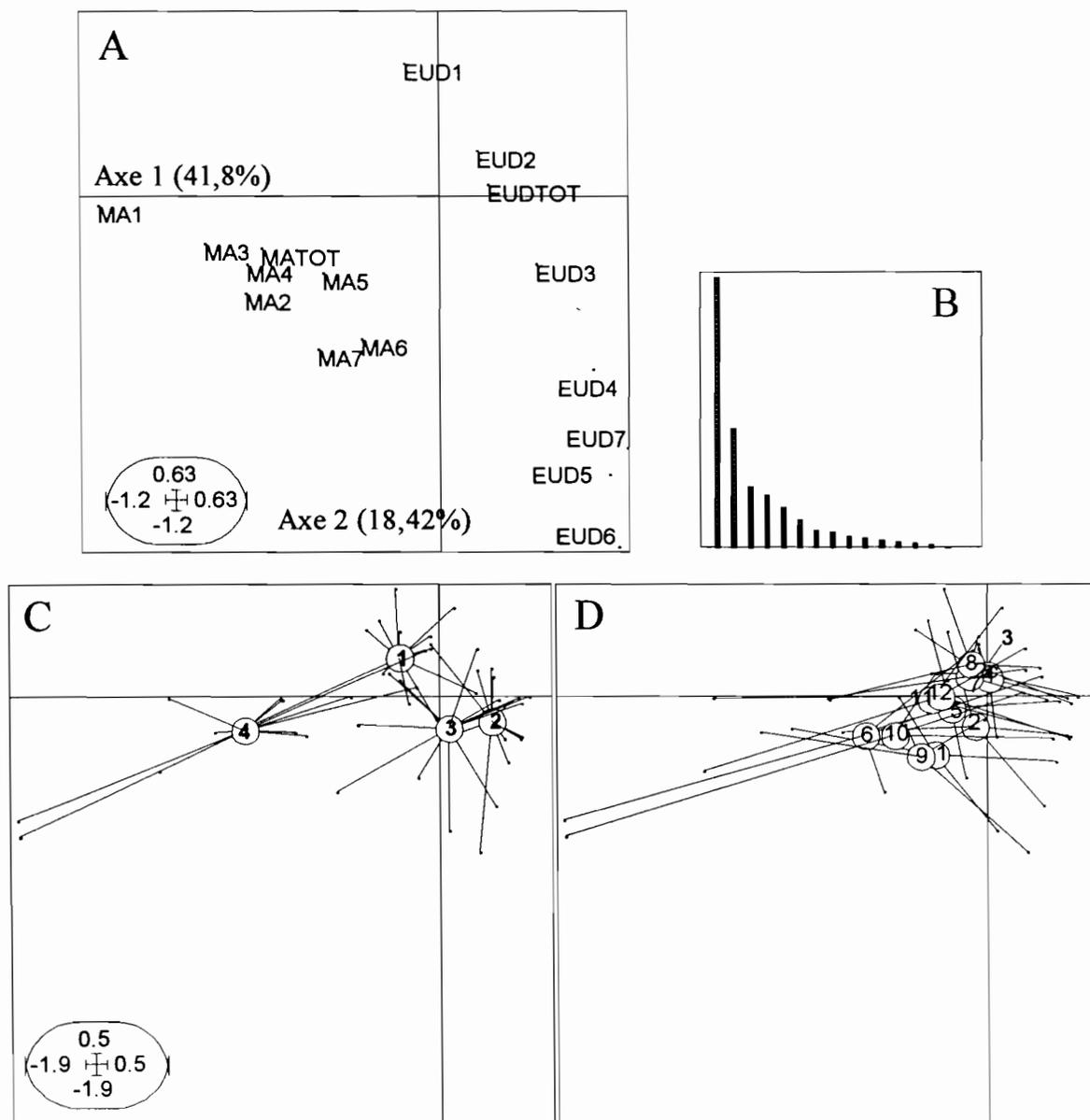


Figure 8-7 Analyse factorielle des correspondances (AFC) appliquée aux effectifs par classe de poids des Eudrilidae et de *Millsonia anomala*. **A** Position des variables dans le plan défini par les axes factoriels 1 et 2. **B** Valeurs propres. **C** Position des objets regroupés en fonctions des sites. **D** Position des objets regroupés en fonction des dates (les légendes sont dans le Tableau 8-2 page 156)

Tableau 8-2 Codes des abréviations utilisées pour les dates d'échantillonnage et les variables analysées.

Code	Dates	Code	Dates	Code	Effectif des classes de poids		
					(Eudrilidae)	Code	(<i>M. anomala</i>)
1	av_96	7	oct_96	EUD1	1	MA1	1
2	mai_96	8	nov_96	EUD2	2	MA2	2
3	juin_96	9	déc_96	EUD3	3	MA3	3
4	juil_96	10	jan_97	EUD4	4	MA4	4
5	août_96	11	fév_97	EUD5	5	MA5	5
6	sept_96	12	mar_97	EUD6	6	MA6	6
				EUD7	7	MA7	7
				EUDTOT	effectif total	MATOT	effectif total

8.4.2.3. Elimination de l'effet date : AFC intra-dates

L'AFC intra-dates résulte de la partition du tableau de données initial suivant les dates. On obtient ainsi une collection de structures stationnelles correspondant à chaque date (Figure 8-8 C page 157). L'information est ici résumée par l'axe 1 à raison de 47.07% de l'inertie totale et l'axe 2 avec 15.89% d'inertie, ces deux axes résument ainsi l'essentiel de l'information restante après extraction de l'effet date (Figure 8-8 B page 157). La distribution des variables dans le plan factoriel défini par les axes 1 et 2 montre une opposition marquée suivant l'axe premier entre les différentes classes de poids du groupe des Eudrilidae et celles de l'espèce *M. anomala* (Figure 8-8 A page 157).

Les variables EUD2 et EUDTOT décrivant respectivement l'effectif dans la seconde classe de poids et l'effectif total des Eudrilidae sont situées à proximité de l'origine des axes : ces variables ont un pouvoir explicatif très faibles concernant les variations spatio-temporelles de l'assemblage de vers de terre. Comme nous l'avons constaté avec l'AFC générale, l'axe second de l'AFC intra-dates traduit essentiellement un gradient de taille dans le groupe des Eudrilidae (Figure 8-8 A page 157). Cet axe est donc lié à la structure interne des populations de vers de terre décompactants.

La Figure 8-8 C page 157 représente les valeurs mesurées à chaque site et à chaque date projetées en individus supplémentaires sur le plan factoriel défini par les deux premiers axes de l'AFC intra-dates. Par soucis de lisibilité, on a juxtaposé les plans ainsi obtenus par date : on a donc une collection de structures stationnelles (ou spatiales). On constate que les structures stationnelles se caractérisent par une forte variabilité temporelle. Le site 4 apparaît immédiatement comme particulier. A partir août 1996 ce site est de plus en plus dissemblable des autres et ceci jusqu'en mars 1997, dernier mois d'échantillonnage. Ceci est lié à l'évolution des effectifs des Eudrilidae dans la classe de poids 2 (EUD2) en particulier à la date 6 c'est à dire septembre 1996. La variable MATOT (effectif total de *M. anomala*) semble avoir également un effet important. Dans cette station, nous avons déjà noté le décalage du cycle de cette espèce par rapport au site 1 et surtout 3.

Le site 3 a une dynamique des effectifs totaux de *M. anomala* semblable à ce que l'on observe au site 4 mais ces deux stations se trouvent séparées suivant l'axe 1 à partir de septembre 1996 car après cette date les effectifs totaux d'Eudrilidae diminuent au site 3 tandis qu'au contraire, on assiste à une augmentation des effectifs à la station 4.

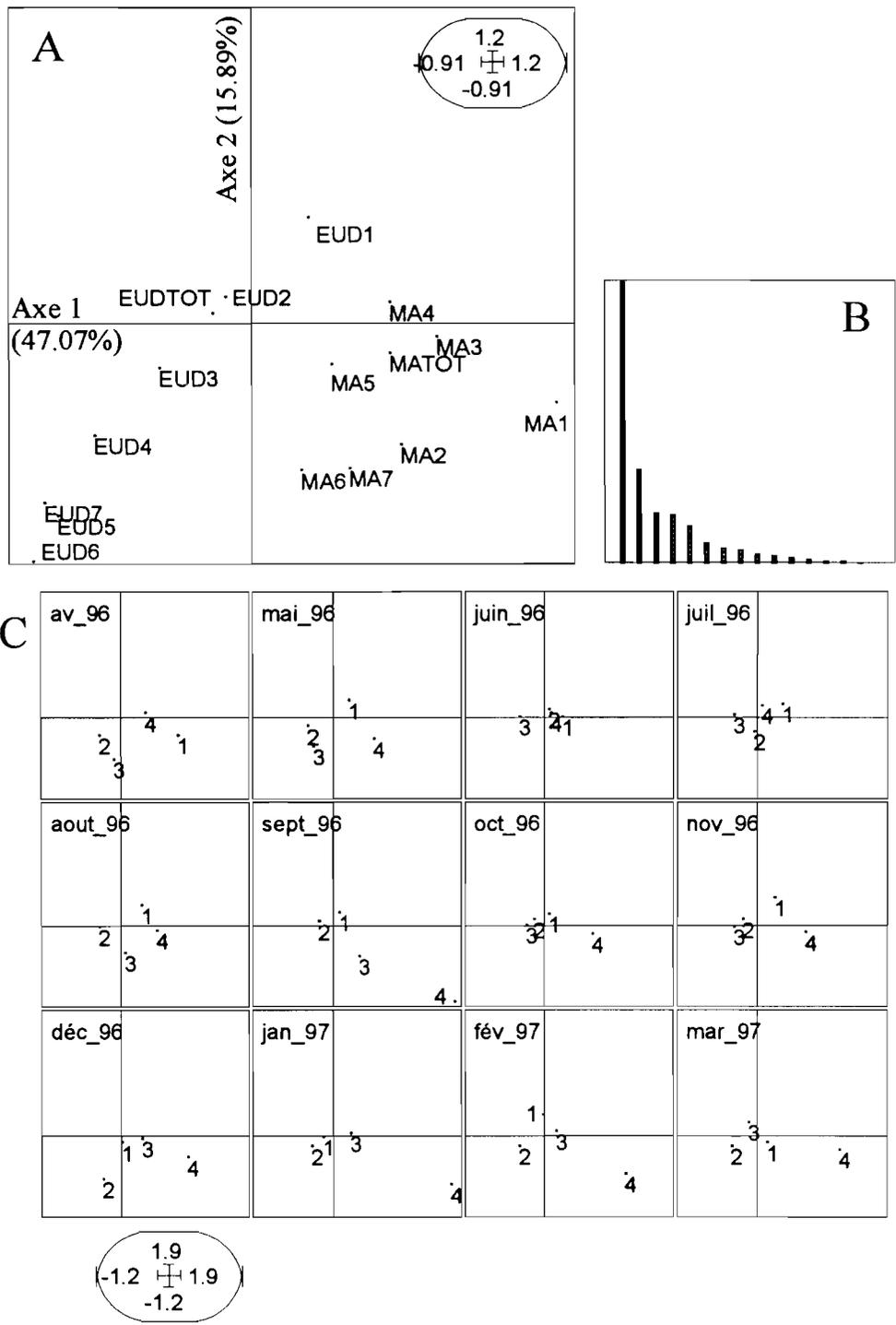


Figure 8-8 Analyse factorielle des correspondances (AFC) intra-dates. **A** Position des variables dans le plan défini par les axes factoriels 1 et 2. **B** Valeurs propres. **C** Plans factoriels des sites juxtaposés par dates (les légendes sont dans le Tableau 8-2 page 156).

8.4.2.4.Élimination de l'effet site : AFC intra-sites

Cette analyse est symétrique à la précédente. L'effet site est éliminé par partition du tableau initial. L'AFC intra-sites donne une ordination des variables très proche de celle obtenue à l'issue de l'AFC générale : les variables s'ordonnent de façon similaire (au signe près sur l'axe 1) sur le plan factoriel 1-2 de l'AFC intra-sites (Figure 8-9 A page 159) et sur le plan 1-2 de l'AFC générale (Figure 8-7 A page 155). Une large part de l'information est résumée à travers les axes factoriels 1 (32.33%) et 2 (16.78%) (Figure 8-9 B page 159). La Figure 8-9 C page 159 montre une collection de structures temporelles par stations. Le recouvrement est important entre les stations excepté la station 4. Seule cette dernière présente un étalement des dates suivant l'axe 1 ; les station 1, 2 et 3 sont caractérisées par un étalement des dates sur l'axe 2 essentiellement.

Le site 1 est caractérisé par des dates très regroupées vers l'origine des axes excepté à la date avril 1996 qui est caractérisée par une forte densité totale de *M. anomala*. Le site 2 présente un étalement sur l'axe 2 mais pas sur l'axe 1. Les dates sont ordonnées en fonction de la densité des classes d'âges les plus rares des Eudrilidae (les classes de poids les plus forts) en opposition avec les classes de poids d'Eudrilidae et de *M. anomala* les plus faibles. La variabilité ainsi traduite est cependant très limitée: l'étalement des dates se fait sur l'axe 2 qui représente une part d'information assez faible. L'étalement des dates sur l'axe 1 est plus marqué pour la station 3. Les dates septembre et décembre 1996 présentent à la fois des effectifs des classes de poids 5, 6 et 7 élevés et des effectifs totaux d'Eudrilidae plus faibles que les autres dates.

Enfin, le site 4 est le site pour lequel on constate un étalement marqué des différentes dates. Ceci signifie que pour ce site, la variabilité temporelle est marquée. Ceci est par ailleurs visible à travers l'AFC générale (Figure 8-7 C page 155) où le site 4 se caractérise par un étirement très fort suivant le premier axe. L'étalement des dates sur l'axe 1 de l'AFC intra-sites est progressif : les dates septembre 1996 et décembre 1996 à mars 1997 sont caractérisées par un accroissement des effectifs de la première classe de poids de *M. anomala* (MA1), et très faibles pour les classes 2, 3 et 4 d'Eudrilidae.

8.4.2.4.1.Conclusions

Les fluctuations saisonnières des effectifs des différentes classes de poids varient suivant les sites et ceci pour les deux groupes fonctionnels étudiés. Le site 4 est caractérisé par une différence marquée avec les autres sites et une grande variabilité temporelle.

A l'exception du site 4, l'essentiel des variations temporelles sont représentées par l'axe 2 de l'AFC intra-sites ; ceci implique qu'elles correspondent à une inertie faible au regard de ce que l'on observe dans l'AFC intra-dates.

L'ensemble des observations précédentes confirme la prépondérance de l'effet site sur la variabilité saisonnière commune aux différentes dates.

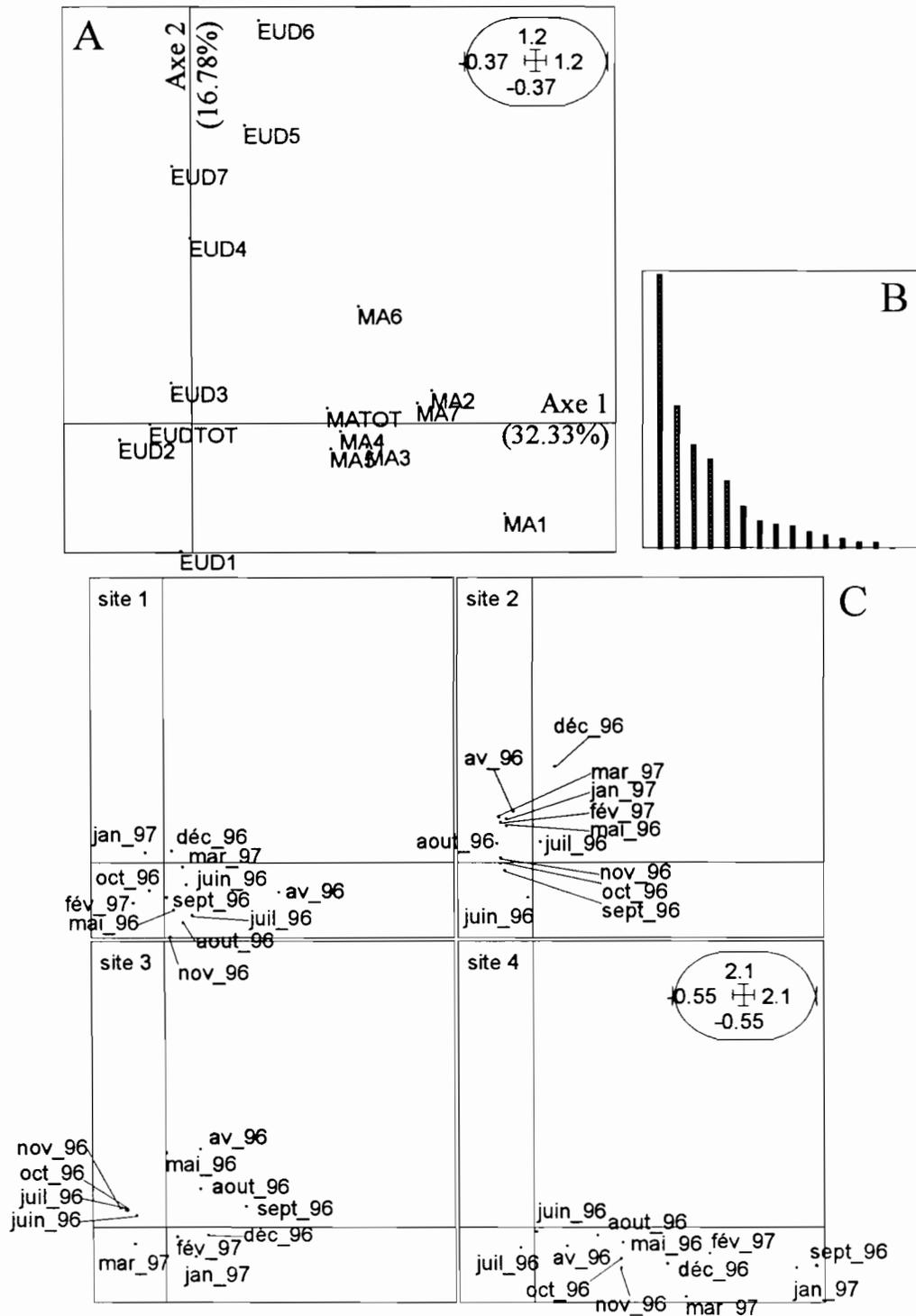


Figure 8-9 Analyse factorielle des correspondances (AFC) intra-sites. **A** Position des variables dans le plan défini par les axes factoriels 1 et 2. **B** Valeurs propres. **C** Plans factoriels des dates juxtaposés par sites dates (les légendes sont dans le Tableau 8-2 page 156).

8.4.2.5. Prise en compte de l'effet date : AFC inter-dates

Les analyses inter-classes se focalisent sur la mise en évidence et le test statistique de la variabilité entre les classes considérées. Ainsi, une AFC inter-dates recherche la part de variabilité temporelle commune aux différents sites. En d'autre terme l'analyse recherche une information commune aux différents sites et uniquement liée au facteur temps.

L'AFC inter-dates est l'AFC du tableau initial après somme pure et simple des lignes correspondant à la même date. Cette analyse recherche à maximiser la dispersion des dates. Elle est associée à un test par permutation reposant sur le principe de celui qui a été utilisé pour tester l'inertie totale de l'AFC générale (§ 8.4.2.2.1 page 154). Nous avons procédé à 10 000 permutations aléatoires pour tester le degré de signification statistique de l'inertie associée à la partition par dates (AFC inter-dates). L'inertie inter-dates observée est de 0.05482 et les résultats indiquent que 95.7% des permutations aléatoires donnent une inertie supérieure ou égale à la valeur observée. L'inertie inter-dates ne peut pas être considérée comme significative.

8.4.2.5.1. Conclusions

On a constaté que les fluctuations d'effectifs des différentes classes de poids des Eudrilidae comme de *M. anomala* connaissent de fortes variations au cours du temps. Ces fluctuations suivent des cycles qui sont globalement liées à l'alternance de périodes sèches et de périodes plus humides (§ 8.4.1 page 145). Cependant, l'effet du temps est perçu de façon très différente suivant les sites comme le montre l'AFC générale et l'AFC intra-sites. Du reste, les effectifs de vers de terre ont des cinétiques très différentes et ceci est tellement marqué qu'aucun effet saisonnier commun aux différents sites n'est extrait par l'AFC inter-dates. Ceci est un résultat tout à fait inattendu car il signifie qu'à une échelle d'espace inférieure à 100 mètres et dans un milieu apparemment homogène, les populations de vers de terre ont des dynamiques locales totalement différentes. Ceci correspond à une forme d'hétérogénéité spatiale dans les processus populationnels ; c'est ce que l'on a appelé plus haut une forme d'hétérogénéité fonctionnelle.

8.4.2.6. Prise en compte de l'effet site : AFC inter-sites

Symétriquement à l'analyse précédente, on peut tester l'inertie associée à une partition par sites. L'inertie inter-sites est de 0.099957. Le test par permutation (10 000 permutations) indiquent qu'aucune permutation n'a résulté en une inertie supérieure ou égale à l'inertie observée. On considère donc l'inertie inter-sites comme hautement significative ($p < 0.0001$). L'AFC inter-sites est l'AFC du tableau obtenu par fusion des lignes correspondant à un même site.

On projette ensuite l'ensemble des lignes d'origine en tant qu'individus supplémentaires sur les axes factoriels de l'AFC inter-sites. La typologie uniquement basée sur l'effet site commun aux différentes dates est présentée à la Figure 8-10 page 161. L'essentiel de l'inertie inter-sites est portée par l'axe factoriel 1 (77.91%), l'axe 2 ne correspondant qu'à 16.81% de cette inertie (Figure 8-10 B page 161). La distribution des variables dans le plan factoriel 1-2 (Figure 8-10 A page 161) est similaire à ce que l'on rencontre dans l'AFC générale (Figure 8-7 A page 155). On remarque de même que cette structure est très semblable à celle qui résulte de l'AFC intra-dates (Figure 8-8 A page 157).

L'axe 1 peut être interprété comme opposant les relevés à densité en *M. anomala* élevé, en particulier la classe de poids 1 (MA1) aux relevés à densité élevées en Eudrilidae des classes de

poids supérieures à la classe 3. De nouveau, on constate une forte variabilité temporelle du site 4 (Figure 8-10 C page 161). Globalement les résultats de l'AFC inter-sites recourent fortement ceux de l'analyse intra-dates et de l'AFC globale.

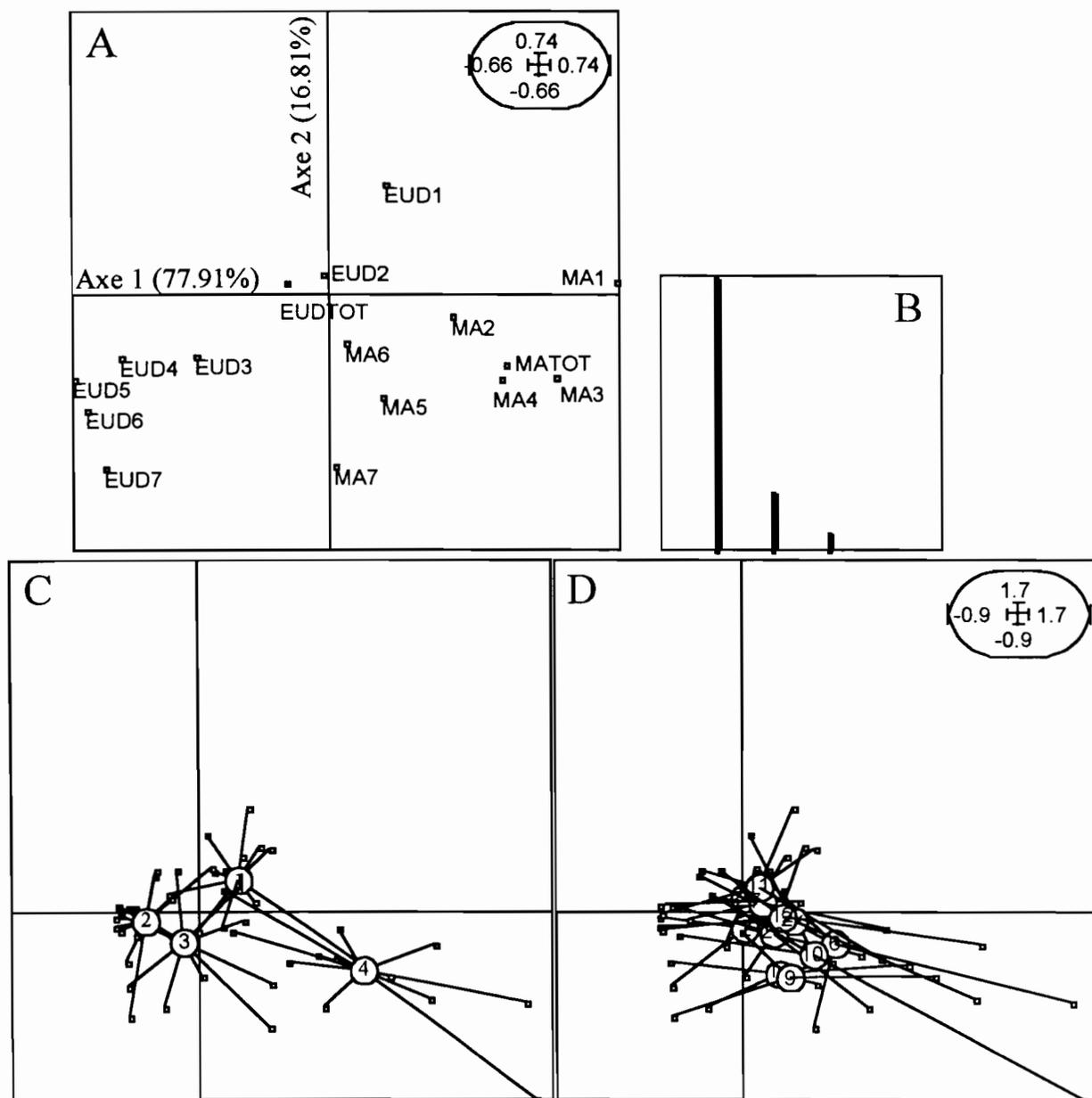


Figure 8-10 Analyse factorielle inter-sites. **A** position des variables dans le plan défini par les axes factoriels 1 et 2. **B** valeurs propres **C** Typologie des relevés regroupés en fonctions des sites de prélèvement. **D** Typologie des relevés regroupés en fonctions des dates de prélèvement (les légendes sont dans le Tableau 8-2 page 156).

8.4.2.6.1. Conclusions

L'élimination de l'effet temps (AFC intra-dates) ou la seule prise en compte de l'effet site (AFC inter-sites) sont des opérations semblables. Ceci résulte en outre en une ordination quasi identique des relevés comme des variables. L'élimination de l'effet temps n'engendre pas de différence importante par rapport à l'AFC générale. Ces résultats confirment la prépondérance de l'effet site sur l'effet temps. Ce qui est de plus démontré par l'absence de significativité statistique de l'AFC inter-dates.

8.4.2.7. Décomposition de la variabilité totale

Chacune des analyses précédentes décompose la variabilité totale en variabilité spatiale et en variabilité temporelle. De plus, dans chaque analyse, la première valeur propre (correspondant au premier axe factoriel) résume l'essentiel de l'information. On ainsi classer la première valeur propre de chaque analyse par ordre croissant (Figure 8-11 page 162). L'élimination de l'effet date (AFC intra-dates) ne correspond pas à une perte importante d'information car la première valeur propre de cette analyse est très proche de la première valeur propre de l'AFC générale. A l'opposé, l'élimination de l'effet « espace » induit une perte d'information beaucoup plus importante (AFC intra-sites). Cette prépondérance de l'effet site est matérialisée par la prise en compte d'une variabilité plus grande en inter-sites qu'en inter-dates.

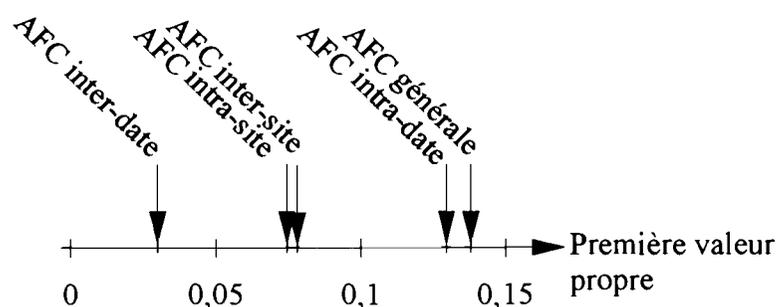


Figure 8-11 Valeurs des premières valeurs propres de chacune des analyses réalisées.

8.4.3. Variations spatio-temporelles de la structure du sol

La variabilité spatio-temporelle des dynamiques des populations de vers de terre est forte comme nous l'avons vu plus haut. Contre toute attente, on a observé une prédominance de la variabilité spatiale sur la variabilité temporelle, l'effet site étant la principale source de variabilité et la seule qui soit significative. Parallèlement à l'étude de la dynamique spatio-temporelle des ingénieurs de l'écosystème nous avons entrepris de suivre aux mêmes dates et naturellement dans les mêmes sites la structure du sol en terme de distribution de la masse de sol sous forme de diverses classes d'agrégats. L'objectif est de déterminer si la dynamique de la structure du sol connaît une dynamique liée à l'alternance des saisons sèches et humides ainsi qu'il est possible de mettre en évidence un effet site significatif.

In fine, l'objectif est de rechercher des facteurs de covariations entre la dynamique de l'assemblage de vers de terre et celle de la structure du sol qu'ils sont sensés entretenir, du moins partiellement, suivant nos hypothèses de travail. Si cette idée est étayée par les résultats du chapitre précédent et de nombreuses données de la littérature, on ignore la part du rythme de l'agrégation liée aux fluctuations climatiques et aux processus qui y sont associés (phénologie du peuplement végétal par exemple) et celle que l'on considère comme liée aux rythmes d'activité des vers de terre. Le problème revêt une importance toute particulière si l'on considère qu'à une

échelle locale on rencontre des « sous-populations » de vers de terre caractérisées par un fonctionnement complètement différents.

Dans ces conditions, établir une partition entre variabilité saisonnière et variabilité spatiale dans la dynamique de la structure du sol est d'un intérêt tout particulier.

8.4.3.1. Mise en oeuvre

Lors des prélèvements de faune, 5 prélèvements de sol ont été réalisés le même jour dans les mêmes sites. Le sol est ensuite traité suivant la procédure de Blanchart (cf. § 3 page 19) qui aboutit à la mesure de la quantité de sol sous la forme de 11 classes d'agrégats et ceci pour deux profondeurs : 0 à 5 cm et 5 à 10 cm.

On obtient finalement 22 variables dont l'unité de mesure est le gramme de sol séché à température ambiante durant 3 jours. Avant tout calcul les valeurs ont été converties en % de la masse sèche totale de sol prélevé. On a ensuite regroupé les 5 mesures pour n'en former qu'une seule en calculant la moyenne. On obtient finalement un tableau de 22 colonnes représentant les variables mesurées pour 48 lignes matérialisant les mesures réalisées aux 4 sites lors des 12 campagnes d'échantillonnage.

Compte tenu de la nature des données à analyser ici (données quantitatives continues), nous avons procédé à une Analyse en Composante Principale sur matrices de corrélations.

8.4.3.2. ACP générale en tant qu'analyse mélangée

L'ACP appliquée à l'ensemble des données sans effectuer de partition donne les résultats synthétisés à la Figure 8-12 page 164.

Les deux premières valeurs propres résument une forte part de la variabilité totale avec respectivement 42.03% et 20.09% de l'inertie totale Figure 8-12 B page 164. Le cercle des corrélations indique une opposition suivant l'axe 1 entre les macroagrégats (taille > 1 mm) et les agrégats de taille inférieure (Figure 8-12 A page 164). L'axe 2 traduisant une part de variabilité moins forte, oppose les agrégats de taille supérieure à 10 mm dans les deux couches de sol échantillonnées (0-5 et 5-10 cm) associés aux agrégats de tailles inférieures à 0.250 mm dans la couche 5-10 cm avec les agrégats de taille comprise entre 1 et 2 mm dans les deux couches 0-5 et 5-10 cm.

L'ordination des stations regroupées en fonctions des sites de prélèvement montre essentiellement un étalement du centre de gravité des nuages de points regroupés par sites de prélèvement suivant l'axe 2 de l'ACP générale (Figure 8-12 C page 164). Les centres de gravité des relevés groupés par dates de prélèvement présentent en revanche un étalement suivant les axes 1 et 2. Les sites apparaissent ici séparés par l'axe 2 qui oppose les macroagrégats aux agrégats de taille intermédiaire (1 à 2 mm).

Ici, contrairement aux résultats issus de l'analyse des populations de vers de terre, l'effet date apparaît prédominant sur l'effet site. L'effet site est traduit par l'axe 2, porteur d'une part de l'inertie totale de l'ordre de 20% tandis que l'effet date, beaucoup plus marqué est pris en compte par l'axe 1 (40% de la variabilité totale) ainsi que partiellement par l'axe 2.

Les analyses inter-dates et inter-sites permettent de déterminer le degré de significativité des effets date et site.

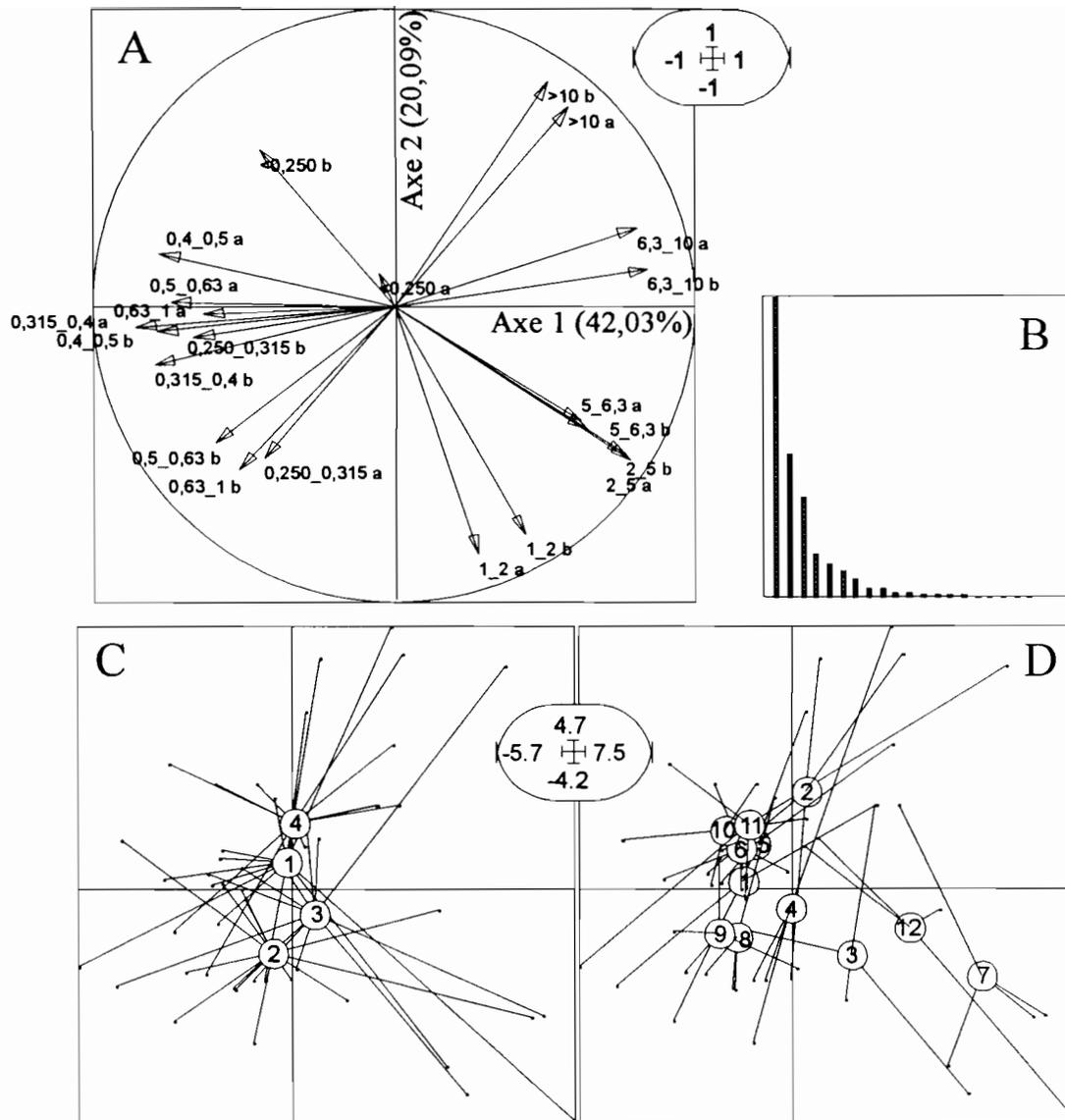


Figure 8-12 Analyse en composantes principales (ACP) des différentes classes d'agrégats du sol. **A** Cercle des corrélations pour les axes factoriels 1 et 2. Les variables correspondent à des tailles d'agrégat de sol exprimées en mm, les lettres a et b indiquent respectivement que les mesures sont réalisées aux profondeurs 0-5 cm et 5-10 cm. **B** Valeurs propres. **C** Position des relevés regroupés en fonctions des sites. **D** Position des relevés regroupés en fonctions des dates (les légendes sont dans Tableau 8-2 page 156).

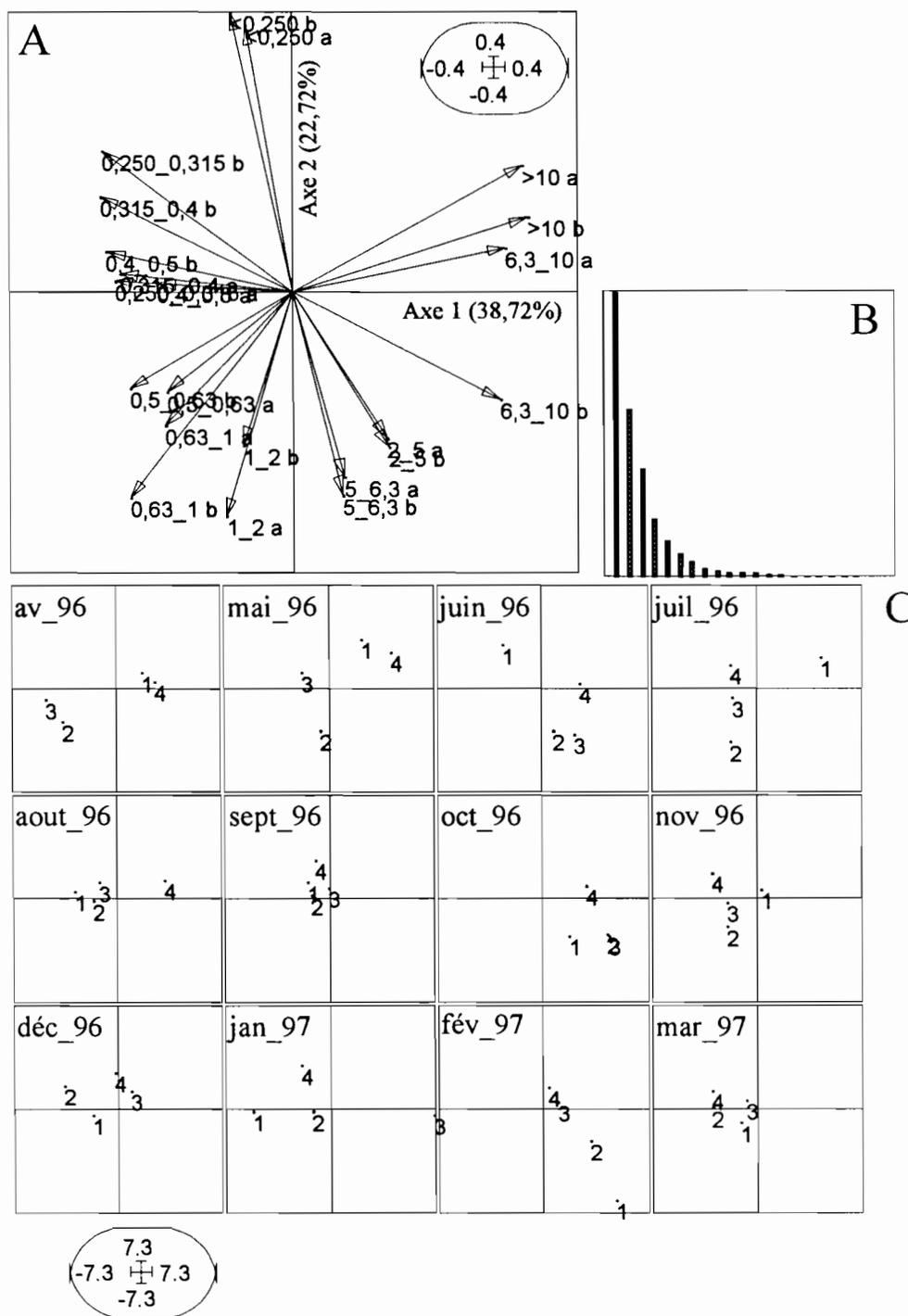


Figure 8-13 Analyse en composantes principales (ACP) intra-dates **A** Cercle des corrélations pour les axes factoriels 1 et 2. Les variables correspondent à des tailles d'agrégat de sol exprimées en mm, les lettres a et b indiquent respectivement que les mesures sont réalisées aux profondeurs 0-5 cm et 5-10 cm. **B** Valeurs propres. **C** Plans factoriels des sites juxtaposés par dates.

8.4.3.3. Elimination de l'effet date : ACP intra-dates

L'ACP intra-dates conduit à l'extraction de deux axes principaux porteurs respectivement de 38.72 et 22.72% de l'inertie intra-dates (Figure 8-13 A page 165). L'axe premier oppose les macroagrégats de taille 6.3 à 10 mm dans les deux couches de sol échantillonnées (corrélations

positives avec l'axe 1) aux agrégats de tailles inférieures en particulier la gamme de taille de 0.250-1 mm (corrélations négatives avec l'axe 1). L'axe 2 oppose les variables proportion de sol sous la forme d'agrégats de taille inférieure à 0.250 mm (entre 0 et 10 cm de profondeur) (corrélations positives avec l'axe 2) aux agrégats de taille supérieure 0.63 mm (corrélations négatives avec l'axe 2).

L'ordination des variables sur l'axe 1 montre une opposition classique entre les agrégats de taille inférieure à 2mm et ceux de taille supérieure. Sur l'axe 2 en revanche, les macroagrégats de taille supérieure à 10mm sont corrélés positivement avec l'axe de même que les agrégats de taille la plus faible (<0.250mm). On retrouve une telle ordination dans l'ACP générale. La projection des stations d'échantillonnage aux différentes dates indique que les structures stationnelles évoluent au cours des saisons (Figure 8-13 C page 165). On observe une nette séparation entre les stations 1 et 4 d'une part et 2 et 3 d'autre part. Le sol des stations du premier groupe est plus agrégé en avril et mai 1996. Entre avril et juin 1996 l'agrégation s'accroît progressivement dans les sites 2 et 3 et se réduit pour les sites 3 et 4 en juin et juillet 1996. La Figure 8-13 page 165 indique que les stations 1 et 4 s'opposent de la même manière aux stations 2 et 3 dans l'AFC intra-dates décrivant la composition et l'abondance de l'assemblage de vers de terre. Les stations 1 et 4 plus agrégées sont parallèlement plus riches en *M. anomala*. En août et septembre 1996 les stations se regroupent vers l'origine des axes dans l'ACP intra-dates. En octobre 1996 l'ensemble des sites présente une agrégation du sol plus forte, tendance qui s'inverse le mois suivant. A partir de décembre 1996, la variabilité devient forte d'un mois à l'autre et on ne retrouve plus l'opposition entre les stations 3-2 et 1-4.

8.4.3.3.1. Conclusions

L'extraction de l'effet date ne modifie par l'ordination des variables par rapport aux résultats de l'ACP générale. La collection de structures stationnelles obtenues par l'ACP intra-dates indiquent une assez forte variabilité au cours du temps. On note une certaine similitude avec les résultats obtenus avec l'AFC intra-dates.

8.4.3.4. Elimination de l'effet site : ACP intra-sites

L'élimination de l'effet site conduit à une ordination des variables proche de celle que donne l'ACP intra-dates avec des signes opposés sur les deux axes (Figure 8-14 A page 168 et Figure 8-13 A page 165). L'inertie intra-sites est largement prise en compte par l'axe 1 de l'ACP (46.63%) et l'axe 2 (19.9%) (Figure 8-14 A page 168). La collection de structures temporelles par site indique des typologie de dates différentes d'un site à l'autre. Le site 1 a une macroagrégation (agrégats de taille >10 mm) maximale en juillet 1996, date à laquelle les effectifs de *M. anomala* se reconstituent après un mois de faible niveau suivant deux mois de forte densité de cette espèce (Figure 8-2 page 146). Février 1997 et dans une moindre mesure octobre 1996 sont des mois caractérisés par une bonne représentation des classes d'agrégats de taille comprise entre 2 et 5 mm. Ce sont par ailleurs des périodes de densité moyenne en Eudrilidae et d'augmentation de la densité de l'espèce *M. anomala* (Figure 8-2 page 146). La typologie des dates pour le site 2 est différente dans la mesure où juillet avril et mai 1996 ne présentent pas de macroagrégation particulière ; on retrouve cependant que les mois d'octobre et février sont également des périodes où la macroagrégation est plus marquée. Le mois d'octobre correspond dans le site 2, à une période de plein développement de la population de *M. anomala* et de décroissance marquée des Eudrilidae (Figure 8-2 page 146). Le site 3 est caractérisé par une macroagrégation particulièrement forte au mois de janvier 1997, date de forte densité de *M. anomala* et d'effectifs réduits d'Eudrilidae. Dans le cas du site 4, les mois de

mai, juin, août et octobre 1996 correspondent à une agrégation plus marquée et sont caractérisés par des effectifs de l'espèce *M. anomala* moyens pour des effectif d'Eudrilidae faibles.

8.4.3.4.1. Conclusions

L'extraction de l'effet site conduit à une collection de structures saisonnières différentes suivant les sites. L'ordination des variables reste fondamentalement identique à celle qui a été obtenue par l'ACP intra-dates. La collection de structures temporelles est variable d'un site à l'autre et peut être dans ses grandes ligne rapprochée des tendances observées au cours de l'analyse des populations de vers de terre.

L'agrégation du sol apparaît ainsi suivre les cycles des populations de vers de terre, les vers ayant des dynamiques tout à fait différentes selon les sites, l'ACP inter-dates permettra de déterminer si il existe un effet « temps » commun à tous les sites et se superposant donc avec le rythme saisonnier de l'agrégation imposé par la dynamique locale des vers de terre qui est propre à chaque site.

8.4.3.5. Prise en compte de l'effet date : ACP inter-dates

L'effet date a été testé à l'aide de 10 000 permutation suivant la procédure employée pour les analyses inter-groupes associées à l'AFC (voir § 8.4.2.5 page 160). L'inertie inter-dates est 7.556305 associée à une probabilité de 0.0076 à l'issue de 10 000 permutations. L'effet dates commun aux différents sites est donc hautement significatif.

L'inertie inter-dates est essentiellement résumée par le premier axe de l'ACP qui porte 64.2% de cette variabilité (Figure 8-15 B page 169). Le cercle des corrélations (Figure 8-15 A page 169) oppose typiquement les macroagrégats du sol de taille supérieure à 1 mm aux autres structures (à l'exception des agrégats de taille <0.250 mm qui présentent une corrélation positive avec le facteur principal mais de valeur absolue faible). La Figure 8-15 C page 169 montre la distribution des relevés regroupés en fonction des dates de mesure sur le plan factoriel 1-2. Les centres de gravité des nuages de relevés s'étalent sur l'axe 1 qui représente une opposition entre relevés à forte agrégation et relevés riches en agrégats de petite taille. Suivant cet axe, les relevés août 1996, juin 1996 et février 1997 s'opposent à l'ensemble des autres. On note une certaine dispersion des centres de gravité sur l'axe 2. Suivant cet axe, les mois de mars 1997 et novembre 1996 s'opposent au mois de mai et août 1996. Cet axe, représentant une part d'inertie modeste (14.20%), oppose les stations à forts taux en agrégats de taille supérieure à 10 mm au stations caractérisées par l'ensemble des autres classes de taille.

8.4.3.5.1. Conclusions

L'effet date commun aux différents sites concerne le rythme saisonnier des agrégats de tailles supérieure à 1mm opposés aux agrégats de taille inférieure. On n'a pas mis en évidence de cinétique annuelle claire telle qu'une succession clairement ordonnée des saisons (Figure 8-15 page 169). Ceci est apparemment lié à l'existence de particularité au niveau de chaque site. Dans ce cas, on doit trouver un effet site significatif se superposant à un effet date commun à tous les sites dépendant des variations climatiques saisonnières. L'ACP inter-sites fournit la réponse à cette question.

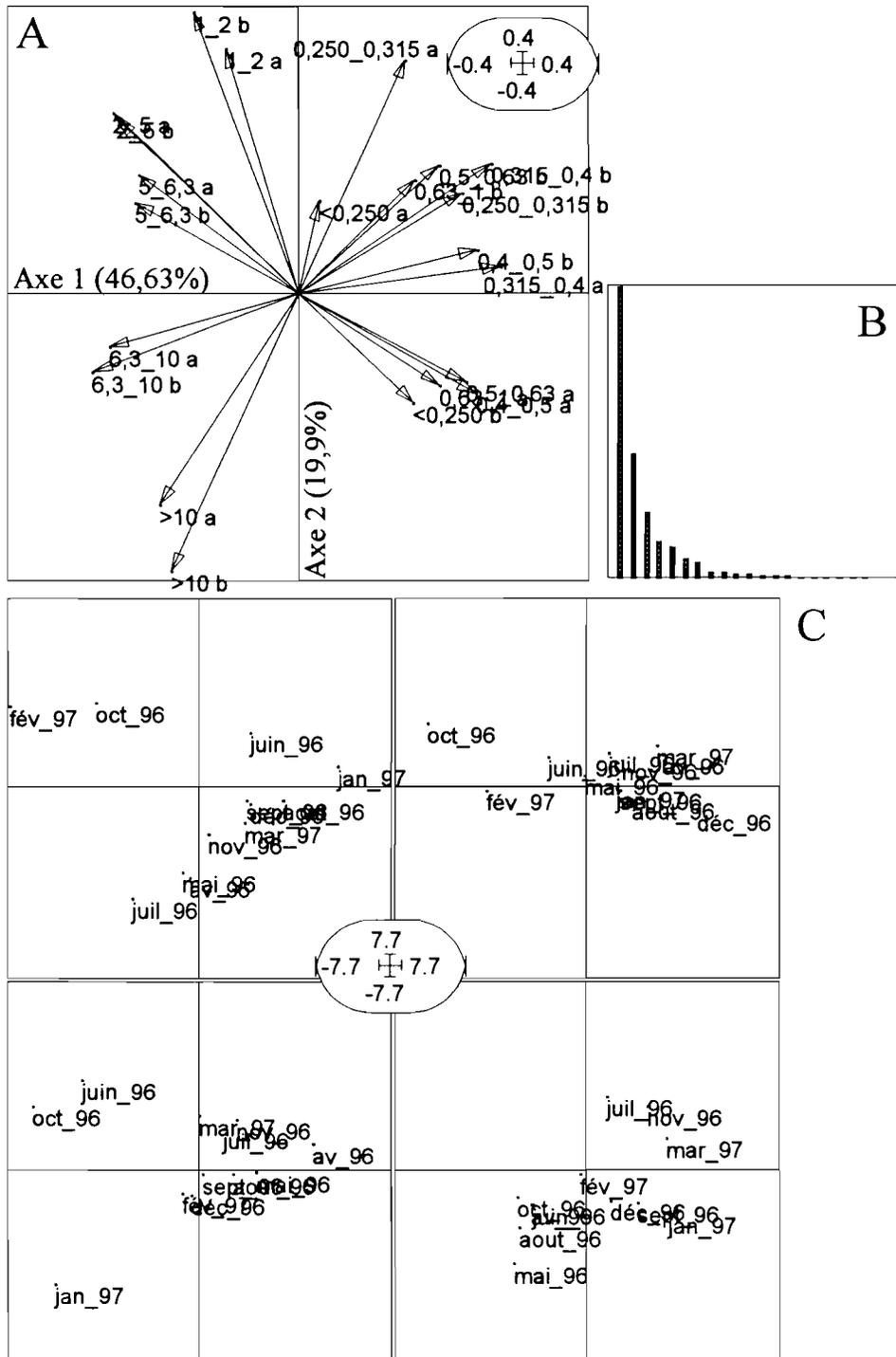


Figure 8-14 Analyse en composantes principales (ACP) intra-sites. **A** Cercle des corrélations pour les axes factoriels 1 et 2. Les variables correspondent à des tailles d'agrégat de sol exprimées en mm, les lettres a et b indiquent respectivement que les mesures sont réalisées aux profondeurs 0-5 cm et 5-10 cm. **B** Valeurs propres. **C** Plans factoriels des dates juxtaposés par sites.

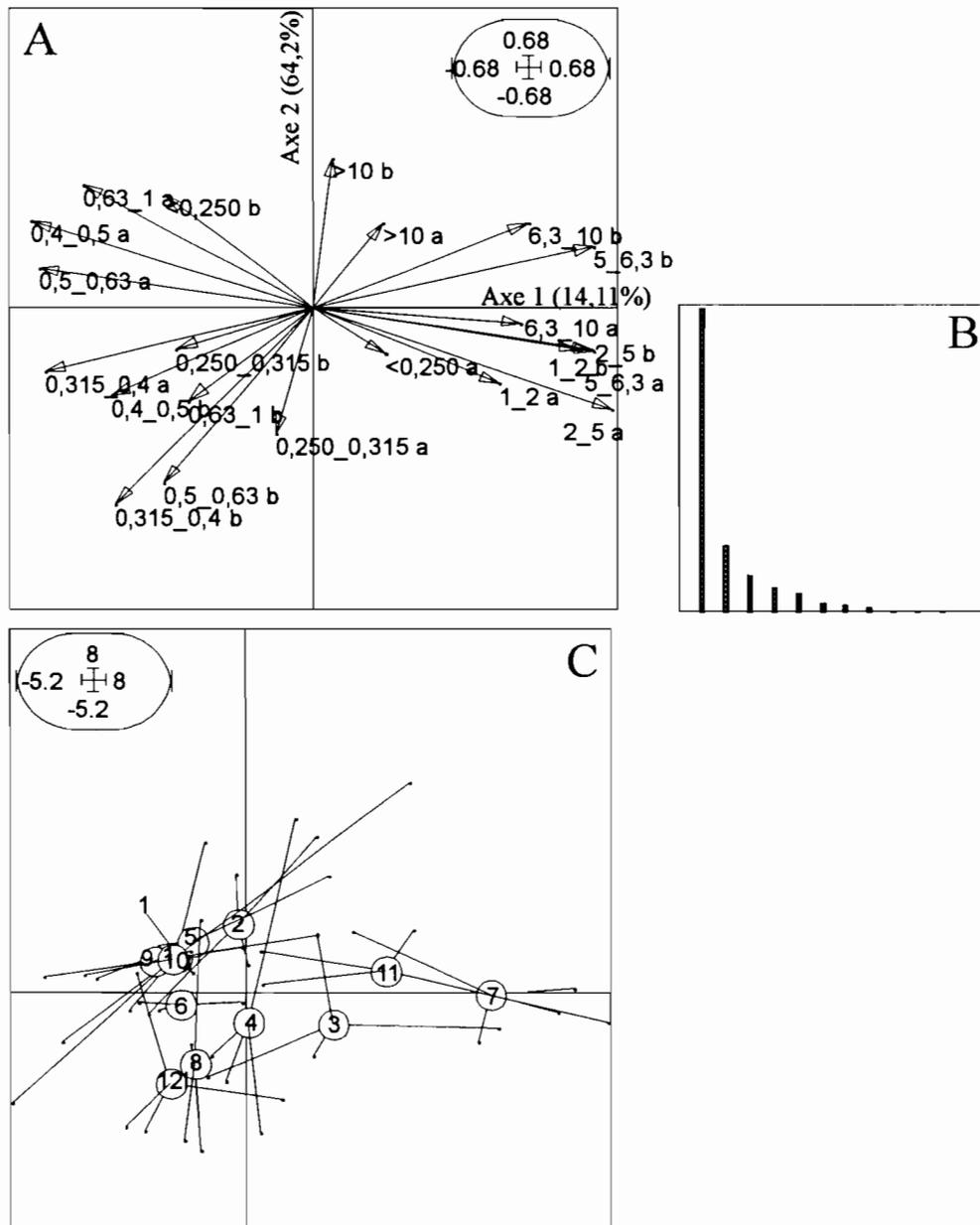


Figure 8-15 Analyse factorielle inter-dates **A** Cercle des corrélations pour les axes factoriels 1 et 2. Les variables correspondent à des tailles d'agrégat de sol exprimées en mm, les lettres a et b indiquent respectivement que les mesures sont réalisées aux profondeurs 0-5 cm et 5-10 cm. **B** valeurs propres **C** Typologie des relevés regroupés en fonctions des sites de prélèvement. **D** Typologie des relevés regroupés en fonctions des dates de prélèvement (pour les codes voir Tableau 8-2 page 156).

8.4.3.6. Prise en compte de l'effet site : ACP inter-sites

L'inertie de l'ACP inter-sites est de 2.486804 associée à une probabilité de 0.0385 à l'issue de 10 000 permutation. L'effet site commun à toutes les dates est ainsi considéré comme significatif. L'essentiel de l'information est portée par les axes 1 et 2 avec respectivement 68.8 et 24.34% de l'inertie inter-sites (Figure 8-16 B page 170). Suivant l'axe 1, les agrégats de taille supérieure à 6.3 mm sont associés aux structures les plus petites (<0.250 mm) et s'opposent aux agrégats de tailles intermédiaires (1 à 6.3 mm notamment).

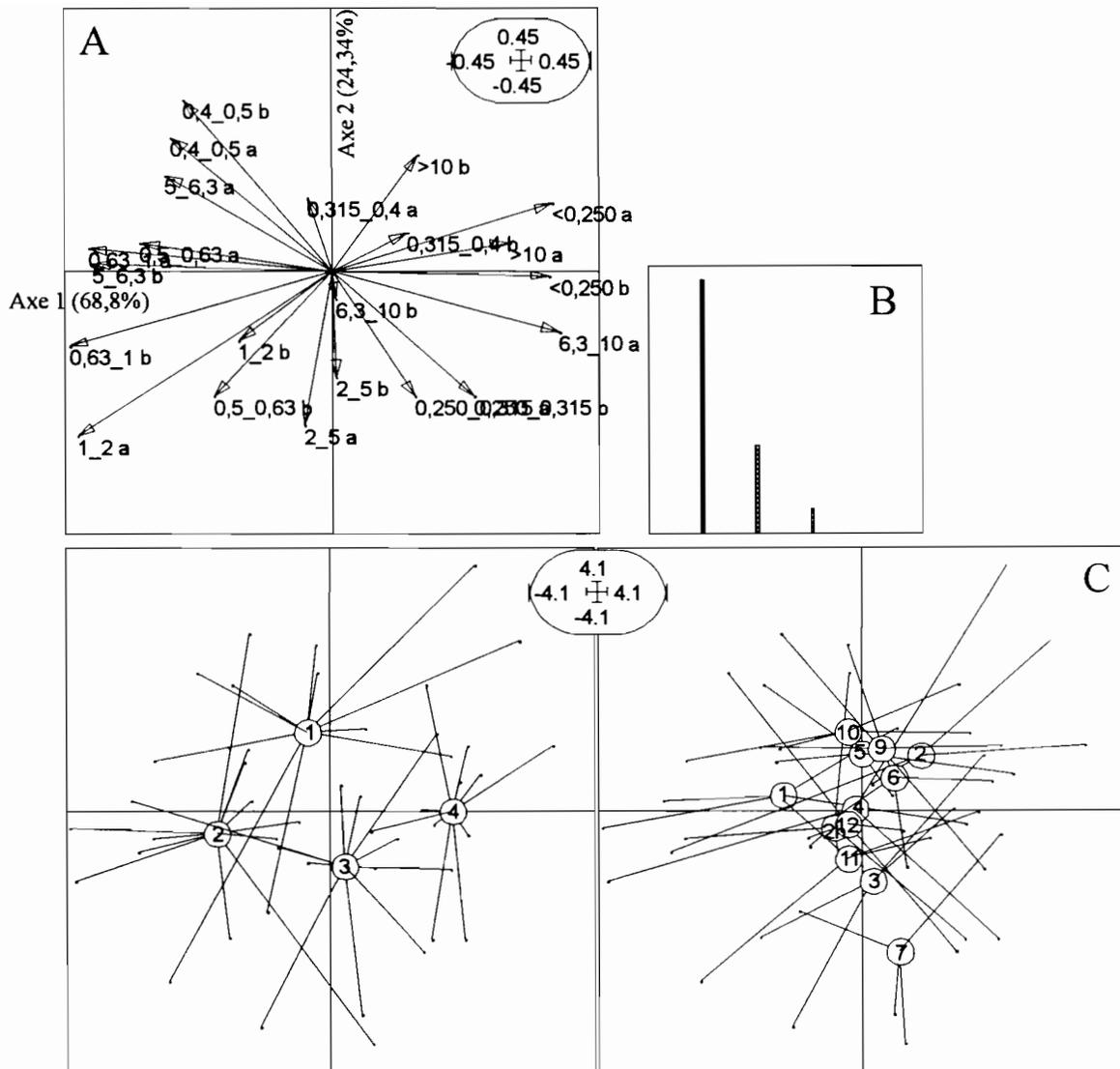


Figure 8-16 Analyse factorielle inter-sites. **A** Cercle des corrélations pour les axes factoriels 1 et 2. Les variables correspondent à des tailles d'agrégat de sol exprimées en mm, les lettres a et b indiquent respectivement que les mesures sont réalisées aux profondeurs 0-5 cm et 5-10 cm. **B** valeurs propres **C** Typologie des relevés regroupés en fonctions des sites de prélèvement. **D** Typologie des relevés regroupés en fonctions des dates de prélèvement (les abréviations sont dans le Tableau 8-2 page 156).

L'effet site commun à toutes les dates rend compte de l'existence de stations qui présentent un sol plus riche en agrégats de taille supérieure à 10 mm combinés à une proportion en particules fines plus élevée en moyenne. Ces stations sont opposées aux sites dont le sol est caractérisé par une distribution en classe d'agrégats plus équilibrée (Figure 8-16 A page 170). La typologie des sites en fonction de cette ordination des variables (Figure 8-16 C page 170) indique une bonne discrimination entre les 4 zones étudiées. Bien que la dispersion des relevés soit relativement forte autour des centres de gravité des points regroupés par sites, ceux-ci restent bien « séparés » par l'analyse. Suivant l'axe premier, le site 4 est opposé au site 2. Les sites 1 et 3 se présentent comme des intermédiaires entre les précédents. Selon l'axe second (qui soulignons-le ne reflète qu'une part d'information faible par rapport à l'axe 1), ce sont ces deux sites (1 et 3) qui sont séparés. La typologie des sites, hors fluctuations de la structure du sol liée à la saisonnalité est alors la suivante (Figure 8-16 page 170):

Le site 4 est globalement plus riche en agrégats de taille comprise entre 6.3 et 10 mm dans les 5 premiers centimètres de profondeur associés aux particules fines (<0.250 mm) dans les 10 premiers centimètres du sol. On remarque ici un effet profond.

Le site 2 est opposé au précédent et présente une structure dominée par des agrégats de tailles intermédiaires (1 à 2 mm dans les 5 premiers cm de sol, et 0.63 à 6.3 mm dans les 10 premiers cm). Les sites 1 et 3 sont des intermédiaires situés entre les précédents du point de vue des variables citées plus haut mais se différencient de la façon suivante :

Le site 1 a la particularité de présenter plus d'agrégats de taille supérieure à 10 mm dans la couche 5-10 cm en association à la classe de taille 0.4-0.5 mm dans les 10 premiers cm de sol.

Le site 3 enfin, est plus particulièrement caractérisé par la classe d'agrégats 2-5 mm dans les 10 premiers cm de sol.

8.4.3.6.1. Conclusions

On a mis en évidence un facteur « site » commun à toutes les dates d'échantillonnage révélant une hétérogénéité spatiale dans la dynamique de la structure du sol. Cette variabilité spatiale est superposée à dynamique saisonnière de la structure du sol.

On remarque que l'ordination des sites suivant l'ACP inter-sites positionne les centres de gravité des relevés groupés par sites (Figure 8-16 page 170) de façon identique à celle que l'on obtient avec l'AFC inter-sites (Figure 8-10 C page 161). L'effet propre à la position dans l'espace des sites étudiés, c'est à dire l'effet stationnel est significatif en ce qui concerne la composition en classe de poids de l'assemblage d'espèces de vers de terre et le même phénomène se retrouve lors de l'analyse de la structure du sol. Le site 4 présente un assemblage dominé quelle que soit la saison considérée par l'espèce *M. anomala* et se caractérise par une structure déséquilibrée associant des agrégats de taille forte avec des structures fines et proportionnellement peu de sol sous formes d'agrégats de taille intermédiaire. Ce site s'oppose au site 2 dont la structure du sol est plus équilibrée et où les Eudrilidae sont plus abondants.

8.4.3.7. Décomposition de la variabilité totale

La partition de l'inertie totale du tableau de données initial en fonction des facteurs temps et espace et la série d'ACP inter et intra-groupes effectuée en fonction de ces partitions permettent d'établir une hiérarchie dans les effets liés à la saisonnalité et ceux qui sont propres aux sites d'étude (Figure 8-17 page 172). Le classement des premières valeurs propres de chaque analyse montre que l'élimination de l'effet site (première valeur propre de l'ACP intra-sites) entraîne une perte d'information faible par rapport à la part de l'inertie totale prise en compte par l'ACP générale. En revanche, l'élimination de l'effet date (ACP intra-dates) représente une chute beaucoup plus marquée de variabilité. Ceci montre la prépondérance de l'effet des saisons sur la dynamique de la structure du sol par rapport aux particularités de chaque site. Cette prépondérance de l'effet date est traduite par ailleurs à travers une prise en compte plus forte de variabilité par la première valeur propre de l'ACP inter-dates que par la première valeur propre de l'ACP inter-sites (Figure 8-17 page 172).

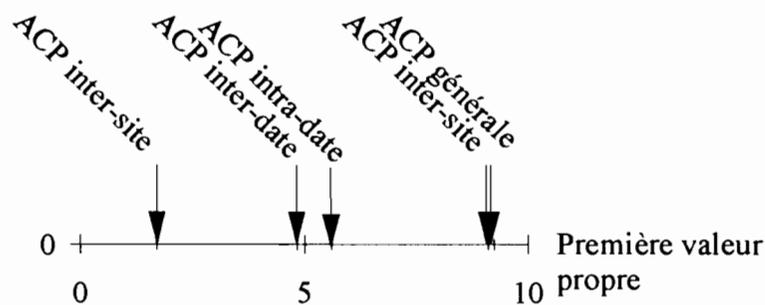


Figure 8-17 Valeurs des premières valeurs propres de chacune des analyses réalisées.

8.4.4. Relations entre la dynamique spatio-temporelle de la structure du sol et de la composition de l'assemblage de vers de terre

A l'issue de la série d'analyses statistiques exposées plus haut on a pu mettre en évidence l'existence conjointe de deux facteurs de variabilité de l'agrégation du sol : un facteur temporel traduisant les rythmes saisonniers marqués du climat de Lamto et un facteur spatial représentant une forme d'hétérogénéité fonctionnelle exprimée à l'échelle locale.

D'un autre côté, on a montré la surprenante prépondérance de l'effet site dans la dynamique de l'assemblage de vers de terre. L'alternance des saisons, si elle est naturellement perçue par les organismes, l'est de façon fort différente suivant les sites échantillonnés et entraîne des cinétiques d'effectif différentes d'un site à un autre. La variabilité est telle qu'aucun effet saisonnier **commun** aux différents sites ne ressort.

Enfin, les résultats précédents suggèrent qu'il existe une relation forte entre la composition de l'assemblage de vers de terre spécifique des différents sites et la composition du sol en classe d'agrégats de ces mêmes sites car ceux-ci s'ordonnent de façon identique dans les analyses inter-sites (Figure 8-10 C page 161 et Figure 8-16 C page 170) réalisées indépendamment à partir des jeux de données faunistiques (8.4.2.6 page 160) et pédologiques (8.4.3.6 page 169). Les analyses séparées que nous venons d'évoquer appellent à une approche globale, capable de tester statistiquement la covariation entre rythmes de l'agrégation du sol et dynamique de l'assemblage d'espèces de vers de terre dont on sait qu'ils régulent, au moins partiellement, la structure du sol.

L'effet site démontré pour la structure du sol est-il lié à l'hétérogénéité fonctionnelle mise en évidence dans le cas des vers de terre ?

Il est clair que la structure du sol dépend avant tout des fluctuations climatiques saisonnières cependant la part de variabilité de la dynamique de l'agrégation du sol d'origine spatiale commune aux différentes dates peut-elle être reliée à la composition locale de l'assemblage d'espèces de vers de terre ?

Dans cet esprit, nous avons soumis l'ensemble des données faunistiques et pédologiques à une analyse de co-inertie (Dolédec & Chessel, 1994) dont les principes ont été résumés au chapitre précédent (7.2.1 page 121).

8.4.4.1. Mise en oeuvre

Deux tableaux de données sont confrontés lors de l'analyse de co-inertie : un tableau d'effectif par classe de poids et d'effectifs totaux comportant 16 colonnes et 48 lignes. Ce tableau est celui qui est analysé lors de l'AFC générale préalable aux analyses inter-intra. Il porte l'ensemble de l'information relative à la variabilité spatio-temporelle de l'assemblage de vers de terre. Le second tableau représente le même type d'information mais relative à la dynamique de la

structure du sol et à été soumis à l'ACP générale préalable aux analyses inter-intra. Chaque tableau comporte 48 lignes, soit 4 sites échantillonnés à 12 dates.

8.4.4.2.Résultats

8.4.4.2.1.Tableau croisé

L'analyse de co-inertie est associée à un test par permutations qui autorise le test de significativité de la costructure entre les deux tableaux de données à l'étude. La co-inertie observée est de 0.583569 et sur 10 000 permutation seules 29 simulations ont donné une valeur supérieure ou égale à l'inertie observée. Les deux tableaux de données sont donc considérés comme covariant significativement ($p=0.0029$).

Le couplage entre un tableau de données continues traité en ACP normée et d'un tableau d'effectif traité par AFC passe par la diagonalisation d'un tableau croisé de terme général t_{kj} correspondant à la moyenne pondérée des valeurs normées prises par la variables continue k dans les relevés où l'espèce (ou classe de poids) j est présente (Mercier, 1991). Ce tableau est représenté graphiquement à la Figure 8-18 page 174.

On note de fortes valeurs pour les couples de variables associant les différentes classes de poids de l'espèce *M. anomala* et les agrégats d'une taille supérieure à 10 mm pour les deux profondeurs échantillonnées ainsi que pour les particules les plus fines (<0.250 mm). Ces mêmes variables faunistiques engendrent en revanche des valeurs négatives lorsqu'on les couple avec les autres classes d'agrégats et particulièrement pour les gammes de tailles comprises entre 0.4 et 6.3 mm.

Le cas du groupe des Eudrilidae est différent, les différentes classes de poids étant négativement liées aux classes d'agrégats de taille supérieures à 10 mm ainsi qu'aux particules les plus fines (<0.250 mm). On observe à l'inverse une relation positive avec les agrégats de tailles 1-2 mm et 2-5 mm.

8.4.4.2.2.Diagonalisation du tableau croisé

L'analyse de co-inertie correspond à proprement parler à la diagonalisation du tableau croisé présenté plus haut. La co-inertie totale est décomposée suivant 16 axes factoriels dont les deux premiers portent l'essentiel de l'information avec respectivement 69.34 et 24.37 % de la co-inertie (Figure 8-19 B page 175).

L'analyse de co-inertie fournit deux jeux de coordonnées correspondant à l'espace des variables faunistiques et l'espace des variable environnementales. Les axes sont déterminés de sorte que les coordonnées des relevés soient maximales tout comme la corrélation entre les axes principaux associés aux 2 tableaux. Il en résulte deux cartes factorielles (Figure 8-19 page 175).

L'espace des variables faunistiques est caractérisé par une nette ségrégation entre *M. anomala* et le groupe des Eudrilidae suivant l'axe 1. Cette opposition explique l'essentiel de l'information présente. Cependant, l'axe 2 reflète l'inégale distribution des différentes classes de poids des Eudrilidae.

Dans l'espace des variable pédologiques (Figure 8-19 page 175), on retrouve les tendances observées précédemment : les variables corrélées négativement à l'axe 1 (les classes d'agrégats de taille comprise entre 1 et 6.3 mm) sont fortement associées aux différentes classes de poids des Eudrilidae. A l'inverse, les classes de poids de *M. anomala* sont associées aux agrégats de taille >10mm ainsi qu'aux agrégats les plus petits (<0.250 mm).

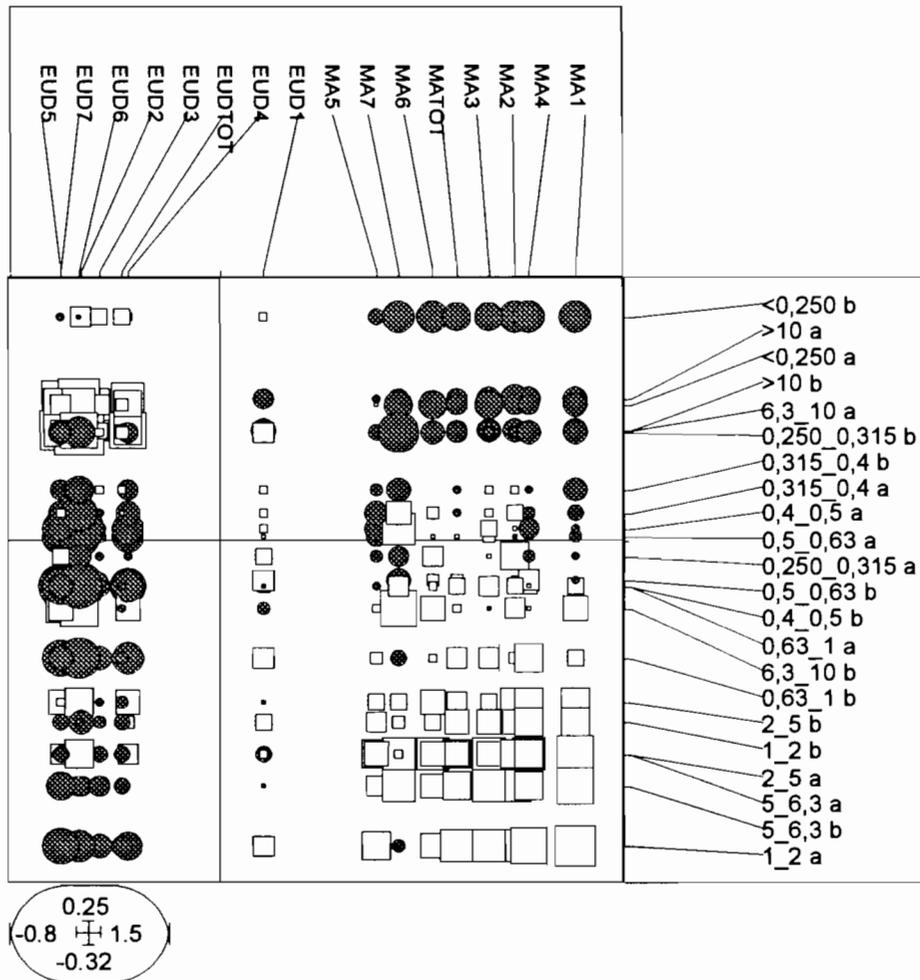


Figure 8-18 Représentation graphique du tableau croisé synthétisant l'information portée par les deux tableaux initiaux : le tableau de données sur l'agrégation et le tableau de effectifs des vers de terre par classe de poids. Les points sont ordonnés en abscisse et en ordonnée en fonction de leur coordonnées sur l'axe principal de l'analyse de coinertie. Les valeurs positives sont symbolisées par des cercles et les valeurs négatives par des carrés. La surface de chaque symbole est proportionnelle à la valeur absolue observée pour le couple de variable considéré (voir texte pour les détails de calcul). Les variables correspondent à des tailles d'agrégat de sol exprimées en mm, les lettres a et b indiquent respectivement que les mesures sont réalisées aux profondeurs 0-5 cm et 5-10 cm ; les légendes des variables biologiques sont indiquées dans le Tableau 8-2 page 156).

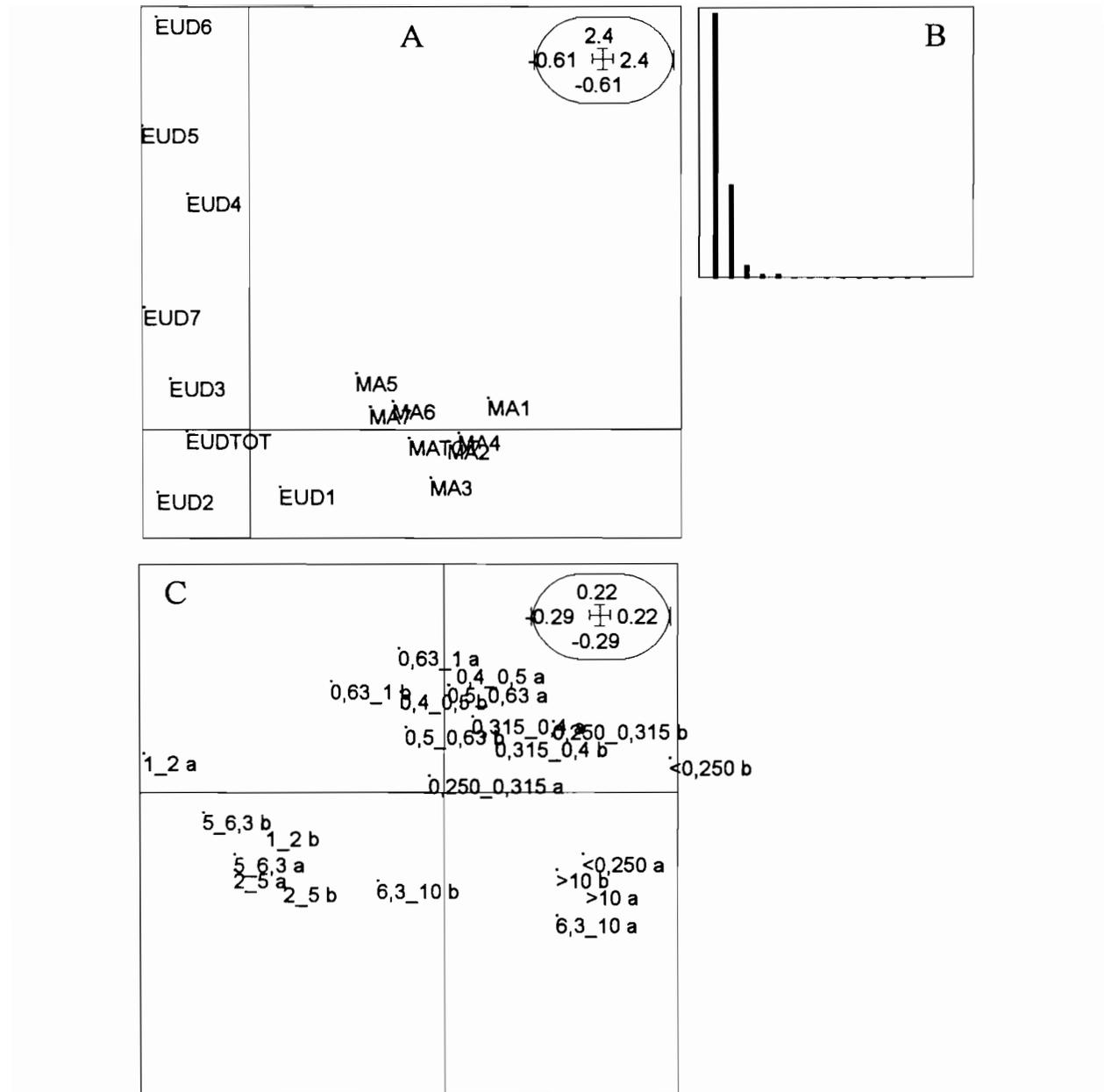


Figure 8-19. Résultats de l'analyse de co-inertie. **A** Représentation des variables faunistiques dans le plan défini par les axes principaux 1 (horizontal) et 2 (vertical) de l'analyse de co-inertie (les légendes sont dans le Tableau 8-2 page 156). **B** valeurs propres. **C** Représentation des variables correspondant aux tailles d'agrégat de sol exprimées en mm, les lettres a et b indiquent respectivement que les mesures sont réalisées aux profondeurs 0-5 cm et 5-10 cm classes d'agrégats (variables environnementales) dans le plan défini par les axes principaux 1 et 2 de l'analyse de co-inertie.

Les relevés, au nombre de 48, peuvent être projetés sur les axes factoriels dans l'espace des variables faunistiques (Figure 8-20 A & B page 176) ou environnementales (Figure 8-20 C & D page 176). La projection des relevés groupés par sites de prélèvement dans l'espace des variables biologiques (Figure 8-20 A page 176) montre un étalement des sites suivant l'axe 1 qui correspond à la composition de l'assemblage d'espèces en classe de poids. Le site 4 s'oppose au site 2 avec les sites 1 et 3 comme intermédiaires. La dispersion des relevés autour du centre de

gravité du site 4 est forte, ce qui indique une variabilité intra site assez élevée. Nous avons pu rapprocher celle-ci de la variabilité saisonnière très marquée à cette station (8.4.2.4 page 158). Le regroupement des relevés par date dans le plan factoriel de la faune (Figure 8-20 B page 176) montre des centres de gravité fortement rassemblés autour de l'origine des axes et caractérisés par une grande dispersion. Ceci reflète l'absence d'effet date commun au différents sites (8.4.2.5 page 160).

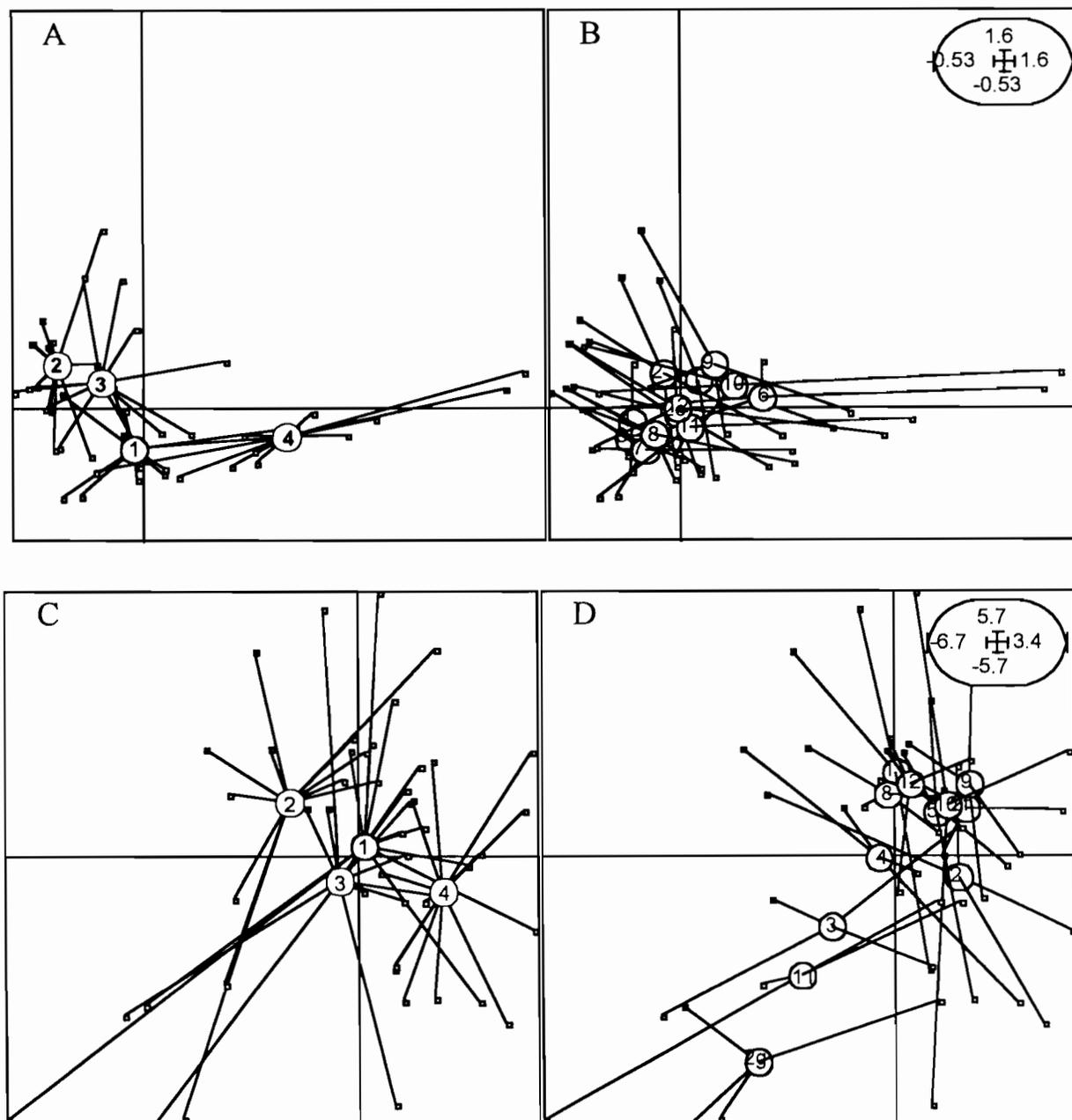


Figure 8-20. Projection des relevés dans les plans factoriels des variables faunistiques et pédologiques. **A** projection des relevés regroupés par sites de prélèvement sur le plan factoriel 1 (horizontal) et 2 (vertical) de l'espace des variables faunistiques. **B** projection des relevés regroupés par dates de prélèvement sur le plan factoriel 1-2 de l'espace des variables faunistiques. **C** projection des relevés regroupés par sites de prélèvement sur le plan factoriel 1-2 de l'espace des variables pédologiques **D** projection des relevés regroupés par dates de prélèvement sur le plan factoriel 1-2 de l'espace des variables pédologiques (les abréviations sont dans le Tableau 8-2 page 156).

Enfin, la projection des relevés groupés par sites dans le plan factoriel des variables pédologiques montre une plus forte dispersion des relevés autour de leur centre de gravité et en particulier sur l'axe 2. Cet axe prend en compte une part importante de la variabilité saisonnière de la structure du sol, bien que suivant l'axe 1 les relevés groupés par dates présentent également une dispersion marquée (Figure 8-20 D page 176).

L'ordination des sites (Figure 8-20 C page 176) dans l'espace des variables est proche de ce que l'on trouve en se basant sur les données faunistiques : la station 4 s'oppose à la station 2 et les stations 1 et 3 constituent des intermédiaires.

8.4.4.2.3. Conclusions

A l'issue de l'analyse de co-inertie, on retrouve les conclusions établies lors des analyses inter-intra des jeux de données faunistiques et pédologiques. On montre de plus qu'il existe une relation très hautement significative entre ces deux tableaux de données. L'analyse de co-inertie aboutit à l'établissement d'une typologie des sites et des dates sur les deux jeux de données analysés simultanément. Les sites s'ordonnent de façon très proche dans l'espace des variables pédologiques et faunistiques.

La part de variabilité de la dynamique de l'agrégation du sol liée à l'effet site est moins forte que celle que l'on relie à la saisonnalité des variations climatiques. Pour les vers de terre, cette dernière n'est pas perçue de façon homogène dans l'espace et de fait, aucune variabilité significative n'est imputable à l'effet temps. L'ensemble de la variabilité des jeux de données faunistiques est associée à un effet site. La variabilité inter-sites de la dynamique de l'agrégation du sol est directement liée à l'hétérogénéité fonctionnelle de l'assemblage de vers de terre.

8.5. Conclusions du chapitre

Dans ce chapitre on a mis en évidence l'existence d'un effet site dominant dans la dynamique des effectifs par classes de poids des deux groupes fonctionnels de vers de terre. Suivant les sites, on observe une structure en classe d'âge des populations très variable. A l'inverse, la dynamique de la distribution du sol sous forme de classes d'agrégats est à la fois rythmée par un facteur saisonnier global commun à tous les sites et par des facteurs locaux, c'est-à-dire propres à chaque site que nous rapprochons de la composition de l'assemblage d'espèces de vers de terre et de la dynamique des effectifs dans les différentes classes de poids de chaque groupe fonctionnel.

Localement, les rythmes d'activité et les fluctuations d'effectifs des populations de vers de terre sont responsables d'une part significative de la dynamique de la structure du sol. Cet effet est superposé à une dynamique commune aux divers sites qui dépend de l'alternance des saisons. On a donc mis en évidence une hétérogénéité spatiale fonctionnelle avec des sous-populations caractérisées par des fonctionnements différents à une échelle spatiale locale. La dynamique de la structure du sol répond à un schéma semblable tout en étant avant tout régulée par les variations climatiques saisonnières.

9. Discussion générale et conclusions

Les résultats acquis au cours de cette étude permettent d'apporter des informations sur le mode d'organisation spatiale de l'assemblage d'espèces de vers de terre des savanes herbeuses de Lamto et de son rôle fonctionnel vis-à-vis de la dynamique de la structure du sol.

9.1. Approche méthodologique

9.1.1. Géostatistiques

L'étude du mode de distribution spatial des populations de vers de terre et des variables environnementales soulèvent divers problèmes méthodologiques.

La détection et la description des patrons d'organisation dans l'espace peuvent être réalisées à l'aide des géostatistiques qui constituent un groupe de techniques de plus en plus fréquemment utilisées en écologie (Robertson, 1987; Schotzko & O'Keeffe, 1989; Jackson & Caldwell, 1993; Legendre, 1993; Liebhold, Rossi & Kemp, 1993; Rossi, Delaville & Quénéhervé, 1996). Loin de constituer un outil simple à utiliser, la géostatistique requiert l'application de plans d'échantillonnage adaptés à l'échelle de variabilité de la, ou des, variable(s) étudiée(s). Notre approche est basée sur des données collectées lors d'un pré-échantillonnage qui nous a apporté les données de base permettant d'établir une stratégie d'échantillonnage adaptée, sinon optimale du point de vue statistique, à l'objet de notre étude. Si la méthode géostatistique permet de décrire des distributions spatiales à l'aide de cartes précises et optimales du point de vue statistique, elle n'en demeure pas moins une méthode entièrement descriptive. La comparaison de patrons d'organisation spatiaux demande l'emploi d'outils différents relevant de la statistique inférentielle.

9.1.2. Tests de Mantel et analyse des coefficients de direction

Au cours de cette étude nous avons rapidement pris conscience des problèmes statistiques liés au traitement de données autocorrélées (Rossi, Lavelle & Tondoh, 1995; Rossi, 1996). Il est remarquable de constater à quel point ces problèmes restent largement ignorés des biologistes. Nous avons pu montrer à travers le présent mémoire tout le parti que l'on peut tirer de l'approche matricielle basée sur les tests de Mantel (Mantel, 1967) et le test de Mantel partiel (Smouse, Long & Sokal, 1986). L'approche classique des coefficients de direction constitue un formidable outil d'investigation (Legendre & Legendre, 1984b; Kerdelhué, Rossi & Rasplus, soumis) mais ne peut être appliquée à des variables autocorrélées. Nous avons utilisé une méthode dérivée de la précédente dans laquelle les coefficients de direction sont remplacés par des corrélations de Mantel partielles ce qui autorise alors le traitement de données autocorrélées. Cette idée initialement proposée par (Leduc et al., 1992) nous semble particulièrement riche de promesses dans le domaine de l'écologie des sols. Pour le moins permet-elle d'éviter au chercheur de baser ses conclusions sur de fausses (spurious) corrélations (Legendre & Troussellier, 1988; Rossi & Quénéhervé, 1998).

9.1.3. Analyse Triadique Partielle

L'Analyse Triadique Partielle (Thioulouse & Chessel, 1987; Kroonenberg, 1989) constitue une méthode remarquablement puissante pour extraire des structures spatiales communes à

différents tableaux de données. C'est une façon de faire un bilan inter-dates d'une série de cartes de distribution. La nature multivariée de cette méthode permet d'analyser la structure interne d'un assemblage d'espèces et d'identifier un éventuel patron d'organisation stable à travers la période d'étude. Pour cela il nous semble que cet outil a sa place dans le domaine de l'écologie des sols où, à notre connaissance, il n'a jamais été utilisé.

9.1.4. Couplage analyses multivariées-analyses spatiales

L'analyse de grands tableaux de données passe nécessairement par des analyses multivariées. Nous avons montré qu'on pouvait analyser les coordonnées des stations d'échantillonnage (les objets dans la terminologie habituelle en analyses multivariées) avec les outils de la géostatistique et constituer des matrices de distances pour appliquer les test de Mantel. Le couplage de ces deux types d'approche ne pose aucun problème théorique dans la mesure où les coordonnées des points sont obtenues par une simple combinaison linéaire des réalisations des variables initiales. Il en découle que les coordonnées des objets sont elles-mêmes des variables aléatoires et peuvent donc à ce titre être traitées par n'importe quelle méthode d'analyse de données.

9.1.5. Analyses inter et intra-classes

Ces méthodes que nous avons présentées au chapitre 8 de réaliser une partition de la variabilité d'un tableau de données en fonction des différentes classes. Si, comme c'est le cas dans notre étude, la partition concerne un facteur espace et un facteur temps, on dispose d'un outil parfaitement adapté pour juger des effets respectifs des variations saisonnières et des variations spatiales. Ces techniques sont idéales pour étudier l'hétérogénéité fonctionnelle de systèmes complexes décrits par un nombre important de variables.

9.1.6. Conclusions

La prise en compte de la présence de structures spatiales est indispensable car c'est une propriété intrinsèque des systèmes écologiques. Les problèmes soulevés par l'autocorrélation spatiale sont résolus par les méthodes d'analyse présentées plus haut qui forment un ensemble cohérent et adapté à l'étude des systèmes écologiques complexes.

9.2. Structure spatiale des populations vers de terre

9.2.1. Echelles de variabilité spatiale

Notre étude a mis en évidence l'existence d'un mode de distribution spatial complexe, caractérisé par des structures imbriquées exprimées suivant différentes échelles. Nous distinguons trois niveaux d'organisations. Des agrégats, sortes de microstructures forment le premier niveau d'organisation spatial des populations. L'intensité de l'agrégation semble indépendante de la densité et de la composition en classes d'âge des populations. Certains auteurs (Taylor, 1971; Taylor et al., 1988) suggèrent que l'agrégation est une caractéristique intrinsèque des espèces. Sans être aussi catégoriques, nous pensons que l'agrégation reflète

certaines caractéristiques biologiques telles que les capacités de déplacement, la démographie, le mode de dispersion des pontes etc. Ces paramètres étant liés, on trouve une forte relation entre l'agrégation moyenne d'une espèce établie à partir de données collectées dans différents milieux et les principales caractéristiques bio-démographiques des espèces (chapitre 4). Ceci est une observation intéressante et nouvelle mais il nous semble que seule une approche plus détaillée, basée sur la description du patron d'organisation de la population permettra de conclure.

Le second niveau d'organisation spatiale mis en évidence concerne des structures de l'ordre de quelques dizaines de mètres que nous avons souvent appelées « taches ». Ces structures sont très bien identifiées par les semi-variogrammes (chapitre 5) et semblent se retrouver dans de nombreuses situations pour des espèces différentes (Poier & Richter, 1992 ; Charpentier et al., 1995; Rossi, Lavelle & Albrecht, 1997 ; Nuutinen et al., sous presse; Jimenez et Rossi, en préparation).

Enfin, un troisième niveau d'organisation met en jeu la distribution des taches les unes par rapport aux autres. Il reflète l'hétérogénéité spatiale des populations naturelles. Cette structure est exprimée à l'échelle de quelques dizaines de mètres et constitue ainsi un facteur d'organisation local de l'écosystème.

9.2.2. Organisation de l'assemblage d'espèces de vers de terre

Les résultats exposés aux chapitres 5 et 6 de ce mémoire démontrent que les différentes populations de vers de terre forment un assemblage structuré dans l'espace, avec en particulier une opposition nette entre groupes fonctionnels de nature différente. Cette organisation spatiale est stable à l'échelle de deux années. Ces résultats confirment les observations de Lavelle (1978) qui remarquait l'existence de zones de forte densité alternant avec des zones de faible abondance et ceci pour diverses espèces de vers de terre des savanes herbeuses de Lamto.

Nos résultats permettent de rejeter l'hypothèse selon laquelle les différentes espèces auraient des distributions spatiales indépendantes. Au contraire, les espèces de vers de terre semblent être distribuées de façon très structurée et former des assemblages de groupes fonctionnels organisés en « taches ». Des « taches » de vers de terre compactants s'opposent à des « taches » de vers de terre décompactants.

9.3. Les vers de terre compactants et décompactants

9.3.1. Rôle des vers dans la dynamique de la structure du sol

Les groupes fonctionnels de vers de terre compactants et décompactants agissent de façon opposée sur la structure physique du sol. L'espèce *M. anomala* tend à compacter le sol en produisant d'importantes quantités de macroagrégats stables tandis que les Eudrilidae produisent de petites structures peu stables et détruisent les macroagrégats (Blanchart, 1990; Blanchart et al., 1997). Ces mécanismes observés au niveau d'unités expérimentales de petite taille ou en élevage au laboratoire (Derouard et al., 1997) se retrouvent à l'échelle de notre parcelle de savane et en condition naturelles. Les expériences réalisées à l'intérieur de la parcelle ont montré que l'élimination des vers de terre modifie la structure physique du sol, quel que soit son état initial (chapitre 7).

Les résultats confirment les mécanismes décrits à petite échelle. Le transfert d'échelle consistant à tester ces mécanismes à l'échelle d'une savane en conditions naturelles confirme l'effet des fonctions compactantes et décompactantes sur le sol en milieu naturel.

9.3.2. Rôle fonctionnel de la distribution spatiale des vers de terre

La structure interne de l'assemblage de vers de terre, caractérisée par des zones « à vers compactants » opposées à des zones « à vers décompactants » imprime sa marque sur la densité apparente du sol de façon nette (chapitre 7). Nos résultats indiquent une signification fonctionnelle du patron d'organisation des vers de terre. L'hétérogénéité spatiale des vers de terre que nous avons caractérisée a un sens en termes de dynamique de la structure du sol. Il s'agit d'une hétérogénéité fonctionnelle sensu Kolasa & Rollo (1991). Les processus de régulation de la dynamique de la structure physique du sol sont profondément conditionnés par la composition du peuplement de vers de terre. Celle-ci est très variable dans l'espace et on peut voir le système sol comme une juxtaposition de zones caractérisées par des dynamiques de structure du sol variant suivant le groupe fonctionnel de vers de terre dominant.

Un effet aussi spectaculaire tient en partie au fait que nous avons étudié une savane herbeuse avec un sol pauvre en matière organique et sableux. Dans ces conditions, le niveau dominant la régulation des processus de décomposition de la matière organique et de la structure physique est celui des systèmes biologiques de régulation (Lavelle et al., 1993). Nous nous sommes ainsi placés dans la situation idéale pour tester l'effet des groupes fonctionnels de vers de terre sur la régulation de fonctionnement du système sol.

Le modèle que nous avons établi au chapitre 7 (Figure 7-6 page 132) montre que les vers de terre ne constituent pas l'unique facteur de régulation de la densité apparente du sol. Les racines jouent un rôle important de même que d'autres facteurs non explicitement pris en compte dans le modèle. On peut supposer que parmi ces facteurs figurent d'autres groupes zoologiques dont les termites qui sont également des ingénieurs de l'écosystème *sensu* Jones, Lawton & Shachak (1994) et qui peuvent avoir un impact important sur la structure physique du sol (Lee & Foster, 1991). De même, la topographie et la distribution du couvert végétal sont des facteurs potentiels de régulation de la structure du sol.

Notre modèle indique un résultat surprenant : l'absence d'effet directe de la texture du sol sur la densité apparente. La texture apparaît comme le facteur structurant l'organisation de l'assemblage de vers de terre qui à son tour influence la densité apparente mais l'effet de la texture est complètement indirect.

9.4. Cinétique des populations de vers de terre et structure du sol en classes d'agrégats

9.4.1. Variabilité spatiale de la cinétique des effectifs

Le suivi mensuel durant une année complète des populations de vers de terre (chapitre 8) nous apporte des informations quant à la variabilité spatiale à petite échelle de la cinétique des effectifs des populations de vers de terre. Les résultats tendent à confirmer l'hypothèse émise par S. Martin (1991) qui suggère l'existence d'un patron d'organisation des populations de *M.*

anomala formé d'une mosaïque de sous-populations hétérogènes sur le plan de la démographie. Nos résultats ne permettent pas de tester cette hypothèse mais confirment l'existence de cinétique d'effectifs absolument différentes à l'échelle de sites séparés par des distances de 20-60 mètres. Nous avons obtenu ce types de résultats pour les deux groupes fonctionnels étudiés. Finalement nous obtenons l'image d'un peuplement de vers de terre composé de sous-unités différant par leur composition spécifique (zones à compactants et zones à décompactants) et dont la dynamique des populations est également différente. Chaque zone imprime sa « marque » sur la dynamique de la structure du sol qui dépend de la composition locale de l'assemblage d'espèces.

9.4.2. Dynamiques locales de la structure du sol en classe d'agrégats

L'analyse de la structure physique du sol montre une forte influence des facteurs climatiques saisonniers dans la régulation de ce processus. Ces résultats confirment les observations de Blanchart (1990). On a en revanche mis en évidence l'existence de différences dans la dynamique de l'agrégation du sol à l'échelle de sites très proches. A l'effet régulateur dominant des saisons vient se greffer un facteur local, moins fort en termes de variabilité expliquée (chapitre 8) mais néanmoins significatif. Ces spécificités locales de la dynamique de la structure du sol apparaissent liées à la composition et la dynamique des assemblages d'espèces de vers de terre présents.

9.4.3. Conclusions

Les vers de terre sont des organismes qui répondent à la définition des ingénieurs de l'écosystème. Ils modifient la structure physique de leur environnement, le sol. Il existe différents groupes fonctionnels de vers de terre, caractérisés par des effets contrastés sur la structure physique du sol. Ces groupes fonctionnels sont distribués dans l'espace suivant des patrons d'organisation complexes qui intègrent plusieurs échelles emboîtées, du mètre à la cinquantaine de mètres et forment un assemblage d'espèces stable à l'échelle de deux années. L'organisation interne de l'assemblage d'espèces est caractérisée par une mosaïque dont les motifs représentent des zones de l'espace dominées par l'un ou l'autre des groupes fonctionnels. La résultante de ce système en terme de fonctionnement est une dynamique de la structure physique du sol variant sensiblement à une échelle spatiale locale. Nos résultats ne permettent pas de discuter la stabilité de telles structure au-delà de deux années, durée de nos suivis sur le terrain.

9.5. Perspectives

Les résultats exposés dans ce mémoire soulèvent de nouvelles questions. En particulier une estimation de la stabilité temporelle des patrons d'organisation de l'assemblage d'espèces de vers de terre. Nous ne pouvons en effet considérer qu'il est stable, même si cela semble être le cas à l'échelle de deux ans. L'hypothèse de la structure en mosaïque des populations de *M. anomala* proposée par S. Martin (1991) fait mention d'une stabilité des différentes composantes de la structure de l'ordre de l'année et propose d'expliquer l'hétérogénéité spatiale de la population par des facteurs démographiques c'est à dire intrinsèques à la population. Nous pensons qu'à ces facteurs internes aux populations s'ajoutent des facteurs externes et en particulier le taux d'agrégation du sol. En effet *M. anomala* ne consommant pas de gros

agrégats de sol, l'espèce dépend complètement des facteurs de décompactation de ces structures lorsqu'ils se sont accumulés en raison de leur activité. Ainsi, on peut supposer que le principal facteur limitant des populations soit l'accessibilité de la matière organique qui est, ou n'est pas, disponible suivant la classe d'agrégats de sol dans laquelle elle se trouve. Dans cette hypothèse, les populations de vers de terre décompactants ont un rôle important sur ce paramètre en fractionnant les macroagrégats produits par *M. anomala*. Les Eudrilidae sont présents partout, seule leur densité varie dans l'espace de façon marquée. La fonction décompactante de ce groupe est donc exprimée dans toutes les zones, seule son intensité varie. Un suivi à moyen ou long terme permettrait de déterminer si les zones à vers compactants sont réellement stables ou si il y a des phénomènes d'extinction locale lorsque une trop forte proportion de sol se trouve sous forme de macroagrégats inaccessibles. Une telle étude permettrait en outre de déterminer si la présence de vers décompactants, même en faible densité, ainsi que les autres agents de fragmentation des macroagrégats, constituent des facteurs suffisamment puissants pour éviter l'extinction locale de l'espèce *M. anomala*.

D'une manière générale la littérature comporte un grand nombre de références sur l'effet d'organismes modifiant ou adaptant leur habitat. En revanche, on sait fort peu de chose sur la dynamique des populations d'ingénieurs de l'écosystème. On peut supposer que l'équilibre entre les populations d'ingénieurs et la structure de leur habitat dépend des taux de production et de destruction des structures qu'ils produisent. Dans le cas du ver compactant *Millsonia anomala*, l'accessibilité de la matière organique du sol, sa ressource trophique, dépend des facteurs de déstructuration des agrégats constitutifs du sol. Une surexploitation pourrait conduire à des oscillations de l'abondance de l'espèce comme de la structure du sol. Une autre situation pourrait être envisagée, un équilibre stable en abondance des populations et structure de l'habitat. Ce qui sous-entendrait un taux de production de macroagrégats et un taux de désagrégation comparables. Dans ce cas, la dynamique des populations de vers de terre décompactants devient un facteur de première importance.

On peut supposer qu'il existe des relations intimes entre la dynamiques des populations de ces deux ingénieurs de l'écosystème. Cette aspect pourrait être aborder sous l'angle de la modélisation de la dynamique des populations des deux groupes fonctionnels et ceci dans un cadre plus large intégrant la dynamique de la structure du sol, facteur conditionnant l'accessibilité des ressources trophiques pour ces animaux.

Enfin, il apparaît clairement que la prise en compte de la structure spatiale des populations est primordiale pour comprendre le fonctionnement du système sol-vers de terre, en termes de flux de matière comme en terme de dynamique des populations. Le système écologique que nous avons étudié s'impose donc comme un modèle biologique passionnant dans une optique de modélisation de la dynamique des populations des ingénieurs de l'écosystème. Ces modèles devront intégrer une composante spatiale explicite ce qui constitue le seul moyen de rendre compte des structures observées dans la nature.

10. References bibliographiques

- Aboufirassi, M. & Marino, M.A. (1984). Cokriging of aquifer transmissivities from field measurements of transmissivity and specific capacity. *Mathematical geology*, 16, 19-35.
- Allen, T.F.H., & Starr, T.B., (1982). *Hierarchy, perspectives for ecological complexity*. Chicago : The University of Chicago Press.
- Anderson, J.M., (1995). Soil organisms as engineers: microsite modulation of macroscale processes. In: C.G. Jones and J.H. Lawton, *Linking species and ecosystems*. New York: Chapman & Hall, 94-106.
- Anscombe, F.J., (1950). Sampling theory of the negative binomial and logarithmic series distributions. *Biometrika*, 37, 358-382.
- Armstrong, M., & Jabin, R., (1981). Variogram models must be positive-definite. *Mathematical geology*, 13, 455-459.
- Athias, F., Josens, G., Lavelle, P. & Schaefer, R., (1974). Les organismes endogés in *Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte d'Ivoire)*. Bulletin de liaison des chercheurs de Lamto, 5, 1-187.
- Barbour, A.D., (1987). Values in Taylor's law of spatial distribution. *Nature*, 327, 664.
- Barnes, R.J., (1991). The variogram sill and the sample variance. *Mathematical geology*, 23, 673-678.
- Barois, I., Angeles, A., Blanchart, E., Brossard, M., Fragoso, C., Jimenez, J.J., de los Angeles Martinez, M., Moreno, A., Lattaud, C., Lavelle, P., Rossi, J.P., Senapati, B., Giri, S. & Tondoh, J., (sous presse). Ecology of species with large environmental tolerance and/or extended distributions. In: P. Lavelle (Ed.). *Earthworm management in tropical agroecosystems*. CAB international.
- Blanchart, E., (1990). Rôle des vers de terre dans la formation et la conservation de la structure des sols de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Thèse de Doctorat, Université Rennes I.
- Blanchart, E., Bruand, A., & Lavelle, P., (1993). The physical structure of casts of *Millsonia anomala* (Oligochaeta: Megascolecidae) in shrub savanna soils (Côte d'Ivoire). *Geoderma*, 56, 119-132.
- Blanchart, E., Lavelle, P. & Spain, A., (1989). Effects of two species of tropical earthworms (Oligochaeta: Eudrilidae) on the size distribution of aggregates in an african soil. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 26, 417-425.
- Blanchart, E., Lavelle, P. & Spain, A., (1990). Effect of biomass and size of *Millsonia anomala* (Oligochaeta: Acanthodrilidae) on particle aggregation in a tropical soil in the presence of *Panicum maximum* (Gramineae). *Biology and Fertility of Soils*, 10, 113-120.
- Blanchart, E., Lavelle, P., Braudeau, E., LeBissonnais, 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.
- Bliss, C.I., & Fisher, R.A., (1953). Fitting the binomial distribution to biological data and a note on the efficient fitting of the negative binomial. *Biometrics*, 9, 176-200.
- Boag, B. & Topham, P.B., (1984). Aggregation of plant parasitic nematodes and Taylor's power law. *Nematologica*, 30, 348-357.
- Boag, B., Legg, R.K., Neilson, R., Palmer, L.F. & Hackett, C.A., (1994). The use of Taylor's Power Law to describe the aggregated distribution of earthworms in permanent pasture and arable soil in Scotland. *Pedobiologia*, 38, 303-306.
- Bouché, M.B., (1977). Stratégies lombriciennes. In : Lohm, U. & Persson, T. (Eds), *Soil organisms as components of ecosystems*. *Ecological Bulletins*, 25, 23-32.
- Burgess, T.M. & Webster, R., (1980a). Optimal interpolation and isarithmic mapping of soil properties. 1 The semi-variogram and punctual kriging. *Journal of Soil Science*, 31, 315-331.
- Burgess, T.M. & Webster, R., (1980b). Optimal interpolation and isarithmic mapping of soil properties. 2 Block kriging. *Journal of Soil Science*, 31, 333-341.

- Burgess, T.M., Webster, R. & McBratney, A.B., (1981). Optimal interpolation and isarithmic mapping of soil properties. 4 Sampling strategy. *Journal of Soil Science*, 32, 643-659.
- Burgman, M.A., (1987). An analysis of the distribution of plants on granite outcrops in southern western Australia using Mantel tests. *Vegetatio*, 71, 79-86.
- Burrough, P.A., (1983). Multiscale sources of spatial variation in soil. 1: The application of fractal concepts to nested levels of soil variation. *Journal of Soil Science*, 34, 577-597.
- Burrough, P.A., (1983). Problems of superimposed effects in statistical study of the spatial variation in soil. *Agricultural Water Management*, 6, 123-143.
- Burrough, P.A., (1987). Spatial aspects of ecological data. In: R.H. Jongman, C.J.F. ter Braak & O.F.R. van Tongeren (Eds), *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc, Wageningen, pp. 213-251.
- Cadet, P., Thioulouse, J. & Albrecht, A., (1994). Relationships between ferrisol properties and the structure of plant parasitic nematode communities on sugarcane in Martinique (French West Indies). *Acta Oecologica*, 15, 767-780.
- Campbell, C.L. & Noe, J.P., (1985). The spatial analysis of soilborne pathogens and root diseases. *Annual review of Phytopathology*, 23, 129-148.
- Cancela Da Fonseca, J.P., (1965). L'outil statistique en biologie du sol I Distributions de fréquences et tests de signification. *Revue d'écologie et de biologie du sol*, 2, 299-332.
- Cancela Da Fonseca, J.P., (1966). L'outil statistique en biologie du sol III Indices d'intérêt écologique. *Revue d'écologie et de biologie du sol*, 3, 381-407.
- Cancela Da Fonseca, J.P. & Stamou, G.P., (1982). L'outil statistique en biologie du sol VII. L'indice d'agrégation de Strauss et son application aux populations édaphiques. *Revue d'écologie et de biologie du sol*, 19, 465-484.
- Cancela Da Fonseca, J.P., (1966). L'outil statistique en biologie du sol III. Indices d'intérêt écologique. *Revue d'écologie et de biologie du sol*, 3, 381-407.
- Centofanti, M., Chessel, D. & Doledec, S., (1989). Stabilité d'une structure spatiale et compromis d'une analyse statistique multi-tableaux: application a la physico-chimie d'un lac reservoir. *Revue des Sciences de l'Eau*, 2, 71-93.
- Charpentier, F., Grandval, A., Leroy-Guillaume, C., Rossi, J.P. & Lavelle, P., (1995). Single-tree effect on soil fauna communities in a tropical forest of French Guyana. In Cadisch, G. & Giller, K., (Eds) *Driven by nature: plant litter quality and decomposition* London : Wye College.
- Chessel, D., (1978). Description non-paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. In J.M. Legay & R. Tomassone (Eds.) *Biométrie et écologie*. Société Française de Biométrie, pp 45-135.
- Chessel, D. & Mercier, P., (1993). Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement. In: J.D. Lebreton and B. Asselain (Eds). *Biométrie et Environnement*. Paris: Masson, 15-44.
- Cliff, A.D. & Ord, J.K., (1981). *Spatial processes: models and applications*. London: Pion.
- Clifford, P., Richardson, S. & Hémon, D., (1989). Assessing the significance of the correlation between two spatial processes. *Biometrics*, 45, 123-134.
- Cline, M.G., (1944). Principles of soil sampling. *Soil Science*, 58, 275-288.
- Cressie, N., (1985). Fitting variogram models by weighted least squares. *Mathematical geology*, 17, 563-586.
- Delaville, L., (1995). Etude des structures spatio-temporelles de la nématofaune phytoparasite associée à la canne à sucre. Relations avec les caractéristiques physico-chimiques du sol. Thèse de doctorat, Paris 6.
- Delaville, L., Rossi, J.P. & Quénéhervé, P. (1995). Microspatial structure of sugarcane nematode community on ferrisol in Martinique. *Nematologica*, 41, 295.
- Delaville, L., Rossi, J.P. & Quénéhervé, P., (1996). Plant row and soil factors influencing the microspatial patterns of plant-parasitic nematodes on sugarcane in Martinique. *Fundamental and Applied Nematology*, 19, 321-328.

- Derouard, L., Tondoh, J., Vilcosqui, L. & Lavelle, P., (1997). Effects of earthworm introduction on soil processes and plant growth. *Soil Biology and Biochemistry*, 29, 541-545.
- Dolédec, S. & Chessel, D., (1987). Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique I.- Description d'un plan d'observation complet par projection de variables. *Acta Oecologica Oecologia Generalis*, 8, 403-426.
- Dolédec, S. & Chessel, D., (1989). Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique II.- Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta Oecologica Oecologia Generalis*, 10, 207-232.
- Dolédec, S. & Chessel, D., (1994). Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology*, 31, 277-294.
- Downing, J.A., (1986). Spatial heterogeneity: evolved behaviour or mathematical artefact? *Nature*, 323, 255-257.
- Dudley, S.A., (1996a). Differing selection on plant physiological traits in response to environmental water availability: A test of adaptive hypotheses. *Evolution*, 50, 92-102.
- Dudley, S.A., (1996b). The response to differing selection on plant physiological traits: evidence for local adaptation. *Evolution*, 50, 103-110.
- Elliott, J.M., (1971). Some methods for statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwater Biological Associates, The Ferry House, Ambleside, UK.*
- Elliott, E.T., Anderson, R.V., Coleman, D.C. & Cole, C.V., (1980). Habitable pore space and microbial trophic interactions. *Oikos*, 35, 327-335.
- Elliott, E.T., & Coleman, D.C., (1988). Let the soil work for us. *Ecological Bulletins*, 39, 23-32.
- Elliott, E.T., Coleman, D.C., Ingham, R.E., Trofymov, J.A., (1984). Carbon and energy flow through microflora and microfauna in the soil subsystems of terrestrial ecosystems. In: Klug, M.J. & Reddy, C.A. (eds), *Current perspectives in Microbial Ecology*. American Society of Microbiology, Washington, pp. 424-433.
- Ferris, H., Mullens, T.A., & Foord, K.E., (1990). Stability and characteristics of spatial description parameters for nematode populations. *Journal of Nematology*, 22, 427-439.
- Fortin, M.J. & Gurevitch, J., (1993). Mantel tests: spatial structure in field experiments. In Scheiner S.M. & Gurevitch J. (Eds.) *Design and analysis of ecological experiments*. New York: Chapman & Hall, pp. 342-359.
- Freckman, D.W., (1988) Bacterivorous nematodes and Organic-matter decomposition. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 24: 195-217.
- Geary, R.C., (1954). The contiguity ratio and statistical mapping. *Incorporated Statistician*, 5, 115-145.
- Goodey, J. B., 1957. Laboratory methods for work with plant and soil nematodes. *Technical Bulletin 2 Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, London.*
- Gower, J.C. & Legendre, P., (1986). Metric and euclidean properties of dissimilarity coefficients. *Journal of Classification*, 3, 5-48.
- Grandval, A., (1993). Mise en évidence d'une structure spatiale du système de décomposition en relation avec la qualité de la litière en forêt guyanaise. DEA, Université Paris 6.
- Hutchinson, G.E., (1953). The concept of pattern in ecology. *Proc Acad Nat Sci Philed*, 105, 1-12.
- Isaaks, E.H. & Srivastava, R.M., (1989). *Applied geostatistics*. Oxford: Oxford University Press.
- Jackson, R.B. & Caldwell, M.M., (1993). Geostatistical patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants. *Journal of Ecology*, 81, 683-692.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M., (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373-386.
- Journel, A. & Huijbregts, C., (1978). *Mining geostatistics*. London : Academic Press.
- Keck, T.J., Quimby, W.F. & Nielsen, G.A., (1993). Spatial distribution of soil attributes on reconstructed minesoils. *Soil Science Society of America Journal*, 57, 782-786.
- Kerdelhué, C., Rossi, J.P. & Rasplus, J.Y., (soumis). Non pollinating fig wasp communities and their impact on fig-pollinator mutualisms. *Ecology*.

- Koenning, S. R., Walters, S. A. & Barker, K. R., (1996). Impact of soil texture on the reproductive and damage potentials of *Rotylenchulus reniformis* and *Meloidogyne incognita* on cotton. *Journal of Nematology*, 28, 527-536.
- Kolasa, J. & Rollo, C.D., (1991). Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary. In: J. Kolasa & S.T.A. Pickett (Eds). *Ecological heterogeneity*. New-York : Springer-Verlag, pp. 1-23.
- Kretschmar, A., (1982). Description des galeries de vers de terre et variations saisonnières des réseaux (observations en conditions naturelles). *Revue d'écologie et de biologie du sol*, 19, 579-591.
- Kroonenberg, P.M., (1989). The analysis of multiple tables in factorial ecology. III Three-mode principal component analysis: "analyse triadique complète". *Acta Oecologica Oecologia Generalis*, 10, 245-256.
- Lal, R., (1987). Termites. In: *Tropical ecology and physical edaphology*. Wiley, Chichester: 337-422.
- Laurent, J.Y. & Rossi, J.P., (1997). Stratégies d'échantillonnage au champ. Détermination du nombre et de la disposition spatiale des points de prélèvements. In: D. Rambaud (Ed). *L'échantillonnage. Du prélèvement à l'analyse*. ORSTOM éditions, Paris, 43-52.
- Lavelle, P., (1973). Peuplement et production des vers de terre dans les savanes de Lamto *Annales de l'Université d'Abidjan, série E, Tome VI*: 79-98.
- Lavelle, P., (1978). Les Vers de Terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Thèse d'Etat, Université Paris VI, Publication du Laboratoire de Zoologie de l'ENS n° 12, 301 p.
- Lavelle, P., (1979). Relations entre types écologiques et profils démographiques chez les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 16: 85-101.
- Lavelle, P., (1981). Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecologica*, 2, 117-133.
- Lavelle, P., (1987). Interactions, hiérarchies et régulations dans le sol: à la recherche d'une nouvelle approche conceptuelle. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 24, 219-229.
- Lavelle, P., (1988). Assessing the abundance and role of invertebrate communities in tropical soils: aims and methods. *Journal of African Zoology*, 102, 275-283.
- Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Martin, S., Spain, A., Toutain, F., Barois, I. & Schaefer, R., (1993). A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: Application to soils of the humid tropics. *Biotropica*, 25, 130-150.
- Lavelle, P., (1996). Diversity of Soil Fauna and Ecosystem Function. *Biology International*, 3-16.
- Lavelle, P., (1997). Faunal activities and soil processes : adaptive strategies that determine ecosystem function. *Advances in Ecological Research*, 27, 93-132.
- Leduc, A., Drapeau, P., Bergeron, Y. & Legendre, P., (1992). Study of components of forest cover using partial Mantel tests and path analysis. *Journal of Vegetation Science*, 3, 69-78.
- Lee, K.E., (1985). *Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use*. Sidney : Academic Press.
- Lee, K.E. & Foster, R.C., (1991). Soil fauna and soil structure. *Australian Journal of soil research*, 29, 745-775.
- Legendre, P., (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74, 1659-1673.
- Legendre, P. & Fortin, M.J., (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80, 107-138.
- Legendre, L. & Legendre, P., (1984a). *Ecologie numérique. Tome 1: Le traitement multiple des données écologiques*. Masson et les Presses de l'Université du Québec.
- Legendre, L. & Legendre, P., (1984b). *Ecologie numérique. Tome 2: La structure des données écologiques*. : Masson et les Presses de l'Université du Québec.
- Legendre, P., Oden, N.L., Sokal, R.R., Vaudor, A. & Kim, J., (1990). Approximate analysis of variance of spatially autocorrelated regional data. *Journal of Classification*, 7, 53-75.
- Legendre, P. & Troussellier, M., (1988). Aquatic heterotrophic bacteria: Modeling in the presence of spatial autocorrelation. *Limnology and Oceanography*, 33, 1055-1067.

- Legendre, P. & Vaudor, A., (1991). The R Package: Multidimensional analysis, spatial analysis. Montréal: Département des Sciences Biologiques, Université de Montréal.
- Liebhold, A.M., Rossi, R.E. & Kemp, W.P., (1993). Geostatistics and geographic information systems in applied insect ecology. *Annual Review of Entomology*, 38, 303-327.
- Lloyd, M., (1967). Mean crowding. *Journal of Animal Ecology*, 36, 1-30.
- Lopes-Assad, M.L., (1987). Contribution à l'étude de la macroporosité lombricienne de différents types de sols de France. Thèse de l'Université de Montpellier.
- Manly, B.F.J., (1991). Randomisation and Monte Carlo methods in biology. London, Chapman & Hall.
- Mantel, N., (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27, 209-220.
- Martin, A., (1991). Short-term and long-term effect of the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (Megascolecidae, Oligochaeta) of a tropical savanna, on soil organic matter. *Biology and Fertility of Soil*, 11, 234-238.
- Martin, S., (1991). Modélisation de la dynamique et du rôle d'une population de vers de terre *Millsonia anomala* dans les savanes humides de Côte d'Ivoire. Thèse de l'Université Paris VI.
- Matheron, G., (1965). Les variables régionalisées et leur estimation. Masson, Paris.
- Matheron, G., (1971). The theory of regionalized variables and its applications. Cahiers du centre de Morphologie Mathématique de Fontainebleau no 5.
- McBratney, A.B. & Webster, R., (1983). How many observations are needed for regional estimation of soil properties? *Soil Science*, 135, 177-183.
- McBratney, A.B. & Webster, R., (1983). Optimal interpolation and isarithmic mapping of soil properties. 5- Co-regionalization and multiple sampling strategy. *Journal of Soil Science*, 34, 137-162.
- McBratney, A.B. & Webster, R., (1986). Choosing functions for variograms of soil properties and fitting them to sampling estimates. *Journal of Soil Science*, 37, 617-639.
- McBratney, A.B., Webster, R. & Burgess, T.M., (1981). The design of optimal sampling schemes for local estimation and mapping of regionalized variables. 1. Theory and method. *Computers and Geosciences*, 7, 331-334.
- McSorley, R. & Dickson, D.W., (1991). Determining consistency of spatial dispersion of nematodes in small plots. *Journal of Nematology*, 23, 65-72.
- Mercier, P., (1991). Analyses des relations espèces-environnement et étude de la co-structure d'un couple de tableaux. Thèse de l'Université Lyon 1.
- Moran, P.A.P., (1950). Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37: 17-23.
- Morisita, M., (1959). Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem Fac Sci Kyushu Univ Ser E biol*, 2, 215-235.
- Myers, D.E., (1982). Matrix formulation of co-kriging. *Mathematical geology*, 14, 249-257.
- Nicot, P.C., Rouse, D.I. & Yandell, B.S., (1984). Comparison of statistical methods for studying spatial patterns of soilborne plant pathogens in the field. *Phytopatology*, 74, 1399-1402.
- Noe, J.P. & Campbell, C.L., (1985). Spatial pattern of plant-parasitic nematodes. *Journal of Nematology*, 17, 86-93.
- Nuutinen, V., Pitkänen, J., Kuusela, E., Wildbom, T. & Lohilahti, H., (sous presse). Spatial variation of earthworm community in relation to soil properties and yield on a grass-clover field. *Applied Soil Ecology*.
- Oden, N.L., (1984). Assessing the significance of spatial correlograms. *Geographical Analysis*, 16, 1-16.
- Oliver, M.A. & Webster, R., (1987). The elucidation of soil pattern in the Wyre Forest of the West Midlands, England. I Multivariate distribution. *Journal of Soil Science*, 38, 279-291.
- Poier, K.R. & Richter, J. (1992). Spatial distribution of earthworms and soil properties in an arable loess soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 24, 1601-1608.

- Quénéhervé, P. & Chotte, J.L., (1996). Distribution of nematodes in vertisol aggregates under a permanent pasture in Martinique. *Applied Soil Ecology*, 4, 193-200.
- Robertson, G.P., (1987). Geostatistics in ecology : interpolating with known variance. *Ecology*, 68, 744-748.
- Robertson, G. P., (1994). The impact of soil and crop management practices on soil spatial heterogeneity. In: Pankhurst, C.E., Doube, B.M., Gupta, V.V.S.R. & Grace, P. R. (eds), *Soil Biota. Management in Sustainable Farming Systems*. CSIRO, Melbourne, pp. 156-161.
- Robertson, G.P., Crum, J.R. & Ellis, B.G., (1993). The spatial variability of soil resources following long-term disturbance. *Oecologia*, 96, 451-456.
- Robertson, G.P. & Freckman, D., (1995). The spatial distribution of nematode trophic groups across a cultivated ecosystem. *Ecology*, 76, 1425-1432.
- Robertson, G.P. & Gross, K.L., (1994). Assessing the heterogeneity of belowground resources: Quantifying pattern and scale. In: Caldwell M. & Percy R. (Eds.) *Plant exploitation and environmental heterogeneity*. New York Academic Press, pp. 237-253.
- Robertson, G.P., Huston, M.A., Evans, F.C. & Tiedje, J.M., (1988). Spatial pattern in a successional plant community : Patterns of nitrogen availability. *Ecology*, 69, 1517-1524.
- Rossi, J.P., (1994). The use of cross-correlation to improve sampling strategy. In: P. Lavelle (Ed.). *Conservation of soil fertility in low agricultural systems of the humid tropics by manipulating earthworm communities. (Macrofauna project 2)*. Bondy: ORSTOM, pp. 94-102.
- Rossi, J.P., (1996). Statistical tool for soil biology .11. Autocorrelogram and Mantel test. *European Journal of Soil Biology*, 32, 195-203.
- Rossi, J.P., Delaville, L. & Quénéhervé, P., (1996). Microspatial structure of a plant-parasitic nematode community in a sugarcane field in Martinique. *Applied Soil Ecology*, 3, 17-26.
- Rossi, J.P., Lavelle, P. & Albrecht, A., (1997). Relationships between spatial pattern of the endogeic earthworm *Polypheretima elongata* and soil heterogeneity. *Soil Biology and Biochemistry*, 29, 485-488.
- Rossi, J.P., Lavelle, P. & Tondoh, J.E., (1995). Statistical tool for soil biology X. Geostatistical analysis. *European Journal of Soil Biology*, 31, 173-181.
- Rossi, J.P. & Quénéhervé, P., (1998). Relating species density to environmental variables in presence of spatial autocorrelation: A study case on soil nematodes distribution. *Ecography*, 21, 117-123.
- Rossi, R.E., Mulla, D.J., Journel, A.G. & Franz, E.H., (1992). *Geostatistical Tools for Modeling and Interpreting Ecological Spatial Dependence*. *Ecological Monographs*, 62, 277-314.
- Routledge, R.D. & Swartz, T.B., (1991). Taylor's power law re-examined. *Oikos*, 60, 107-112.
- Schotzko, D.J. & Knudsen, G.R. (1992). Use of Geostatistics to Evaluate a Spatial Simulation of Russian Wheat Aphid (Homoptera, Aphididae) Movement Behavior on Preferred and Nonpreferred Hosts. *Environmental Entomology*, 21, 1271-1282.
- Schotzko, D.J. & O'Keefe, L.E., (1989). Geostatistical description of the spatial distribution of *Lygus hesperus* (Heteroptera: Miridae) in lentils. *Journal of Economic Entomology*, 82, 1277-1287.
- Seinhorst, J.W., (1950). De betekenis van de toestand van de grond voor het optreden van aanstasting door het stengelaaltje (*Ditylenchus dipsaci* (Khün) Filipjev). *Tidschrift over Plantenziekten*, 56, 289-348.
- Seinhorst, J.W., (1962). Modifications of the elutriation method for extracting nematodes from soil. *Nematologica*, 8, 117-128.
- Siddiqui, M.R. & Brown, K.F., (1964). *Helicotylenchus retusus* n.sp. (Nematoda: Hoplolaiminae) found around sugar cane roots in Negros Oriental, Phillipines. *Proceeding of the Helminthological Society of Washington*, 31, 209-211.
- Simard, Y., Legendre, P., Lavoie, G. & Marcotte, D., (1992). Mapping, Estimating Biomass, and Optimizing Sampling Programs for Spatially Autocorrelated Data - Case Study of the Northern Shrimp (*Pandalus-Borealis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 32-45.
- Smouse, P.E., Long, J.C. & Sokal, R.R., (1986). Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoology*, 35, 627-632.

- Sokal, R.R. & Oden, N.L., (1978). Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 10, 199-228.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J., (1995). *Biometry : the principles and practice of statistics in biological research*. 3rd Ed. New York: W.H. Freeman and company.
- Southey, J.F., (1986). *Laboratory methods for work with plant and soil nematodes reference book*. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food N° 402, Her Majesty's Stationery Office, London.
- Starr, J.L., Heald, C.M., Robinson, A.F., Smith, R.G. & Krausz, J.P., (1993). *Meloidogyne incognita* and *Rotylenchulus reniformis* and associated soil textures from some cotton production areas of Texas. *Journal of Nematology*, 25: 895-899.
- Taylor, L.R., (1961). Aggregation, variance and the mean. *Nature*, 189, 732-735.
- Taylor, L.R., (1971). Aggregation as a species characteristic. In: G.P. Patil, E.C. Pielou & W.E. Waters (Eds), *Statistical Ecology Volume 1: Spatial patterns and statistical distributions*. Pennsylvania University press, University park, pp. 357-377.
- Taylor, L.R., (1984). Assessing and interpreting the spatial distributions of insect populations. *Annual review of entomology*, 29, 321-357.
- Taylor, L.R., Perry, J.N., Woiwod, I.P. & Taylor, R.A.J., (1988). Specificity of the spatial power-law exponent in ecology and agriculture. *Nature*, 332, 721-722.
- Taylor, L.R., Woiwod, I.P. & Perry, J.N., (1978). The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *Journal of Animal Ecology*, 47, 383-406.
- Taylor, L.R., Woiwod, I.P. & Perry, J.N., (1979). The negative binomial as a dynamic ecological model for egggregation, and the density-dependence of k. *Journal of Animal Ecology*, 48, 289-304.
- Thioulouse, J., (1989). Statistical analysis an graphical display of multivariate data on the Macintosh. *CABIOS*, 5: 287-292.
- Thioulouse, J., (1990). Macmul and Graphmu: two Macintosh programs for the display and analysis of multivariate data. *Computers and Geosciences*, 16: 1235-1240.
- Thioulouse, J. & Chessel, D., (1987). Les analyses multitableaux en écologie factorielle I.-De la typologie d'état à la typologie de fonctionnement par l'analyse triadique. *Acta Oecologica Oecologia Generalis*, 8, 463-480.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. & Olivier, J.M., (1997). ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, 7, 75-83.
- Tucker, L.R., (1958). An inter-battery method of factor analysis. *Psychometrika*, 23, 111-136.
- Voltz, M., (1986). Variabilité spatiale des propriétés physiques du sol en milieu alluvial. Thèse de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier.
- Wallace, M.K. & Hawkins, D.M., (1994). Applications of geostatistics in plant nematology. *Journal of Nematology*, 26, 626-634.
- Wallace, M.K., Rust, R.H., Hawkins, D.M. & MacDonald, D.H., (1993). Correlation of edaphic factors with plant-parasitic nematode population densities in a forage field. *Journal of Nematology*, 25, 642-653.
- Wardle, D.A., (1995). Impacts of disturbance on detritus food webs in argo-ecosystems of contrasting tillage and weed management practices. *Advances in Ecological Research*, 26, 105-185.
- Warrick, A.W., Myers, D.E. & Nielsen, D.R., (1986). Geostatistical methods applied to soil science. In Klute, A. (Ed.) *Methods of soil analysis Part 1. Physical and mineralogical methods*. Second ed., Agronomy Monograph no.9, 53-82.
- Webster, R., (1985). Quantitative spatial analysis of soil in the field. *Advances in Soil Science*, 3, 2-70.
- Webster, R. & Boag, B., (1992). Geostatistical analysis of cyst nematodes in soil. *Journal of Soil Science*, 43, 583-595.
- Webster, R. & Oliver, M.A., (1990). *Statistical methods in soil and land resource survey*. Oxford : Oxford University Press.
- Webster, R. & Oliver, M.A., (1992). Sample adequately to estimate variograms of soil properties. *Journal of Soil Science*, 43, 177-192.

- Yeates, G. W., (1979). Soil nematodes in terrestrial ecosystems. *Journal of Nematology*, 11, 213-229.
- Yost, R.S., Trangmar, B.B., Ndiaye, J.P. & Yoshida, N.S., (1989). Geostatistical software for PC-DOS and MS-DOS. Department of Agronomy and Soil Science, University of Hawaii, Honolulu.
- Yost, R.S., Uehara, G. & Fox, R.L., (1982a). Geostatistical analysis of soil chemical properties of large land areas. 1 Semi-variograms. *Soil Science Society of America Journal*, 46, 1028-1032.
- Yost, R.S., Uehara, G. & Fox, R.L., (1982b). Geostatistical analysis of soil chemical properties of large land areas. 2 Kriging. *Soil Science Society of America Journal*, 46, 1033-1037.
- Ziegler, F. & Zech, W., (1992). Formation of Water-Stable Aggregates Through the Action of Earthworms Implications from Laboratory Experiments. *Pedobiologia*, 36, 91-96.

11. Annexes

ANNEXE A

Agrégation et distribution horizontale : un exemple mêlant les approches basées sur les indices d'agrégation et les géostatistiques.

ANNEXE B

Variogrammes observés et leurs modèles théoriques obtenus pour les densités de diverses espèces de vers de terre.

ANNEXE A

**Agrégation et distribution horizontale : un exemple mêlant les approches
basées sur les indices d'agrégation et les géostatistiques.**

Reprinted from

Applied Soil Ecology

A section of Agriculture, Ecosystems & Environment

Applied Soil Ecology 3 (1996) 17–26

Microspatial structure of a plant-parasitic nematode community in a sugarcane field in Martinique

J.-P. Rossi^{a,*}, L. Delaville^b, P. Quénéhervé^b

^a*Laboratoire d'Ecologie des Sols Tropicaux, ORSTOM Ile de France/Université Paris 6, 32 Av. Varagnat, 93 143 Bondy Cedex, France*

^b*Laboratoire de Nématologie, ORSTOM, BP 8006, 97259 Fort-de-France Cedex, Martinique*

Accepted 27 April 1995



Microspatial structure of a plant-parasitic nematode community in a sugarcane field in Martinique

J.-P. Rossi^{a,*}, L. Delaville^b, P. Quénéhervé^b

^aLaboratoire d'Ecologie des Sols Tropicaux, ORSTOM Ile de France/Université Paris 6, 32 Av. Varagnat, 93 143 Bondy Cedex, France

^bLaboratoire de Nématologie, ORSTOM, BP 8006, 97259 Fort-de-France Cedex, Martinique

Accepted 27 April 1995

Abstract

The spatial pattern of four species of plant-parasitic nematodes in a sugarcane crop in Martinique was analysed using geostatistics. Aggregation of populations was first described with the variance to mean ratio and Morisita's index. The indices showed that nematodes had clumped distributions. Geostatistical analysis demonstrated that the nematode data were autocorrelated and allowed a fine description of the species density patterns. Correspondence analysis was used to ordinate the data and showed the presence of an antagonism between *Criconemella onoensis* and the other species. A cross semi-variogram indicated a negative cross correlation between the pattern of *Criconemella onoensis* and the pattern of the sum of the other species present at the study site.

Keywords: Nematode community; Microspatial structure; Soil; Geostatistics; Sugarcane

1. Introduction

Assessing the spatial variability of nematode community is useful in understanding the ecology of the species encountered and their population dynamics in relation to their habitat and food resources. Furthermore, from an economical point of view, the knowledge of existing patches of plant parasites should allow to define more efficient sampling strategies perhaps necessary to apply tailored inputs.

Ferris et al. (1990) defined two components in the spatial pattern of plant-parasitic nematode populations: (i) a macro-distributional component occurring at the field scale; (ii) a micro-distributional component occurring at a smaller spot scale. The macro-distribution is affected by (i) environmental parameters such

as soil texture, soil moisture or drainage pattern that constitute major factors of habitat suitability and (ii) external factors such as cropping history and selection pressure of differential host plant distribution. The micro-distribution is linked to life history and feeding strategy of the different species. However, nematode micro-distribution is primarily mediated by food resource distribution. Thus the spatial pattern of plant-parasitic species is strongly affected by host plant spacing (Ferris et al., 1990), root system architecture (Quénéhervé, 1990) and plant physiology (Yeates, 1987). These combined phenomena lead to the presence of more or less clumped distributions for most of the soil dwelling nematodes.

Traditional methods for spatial pattern analysis are based on the calculation of frequency distributions and indices of dispersion (Elliot, 1971; Campbell and Noe, 1985).

*Corresponding author: Tel. 48 02 55 01; Fax. 48 47 30 88.

Methods based on frequency distributions consist in fitting a discrete probability distribution to sample count frequency data to indicate whether the distribution is random or not. Agreement with Poisson distribution is used to indicate a random spatial pattern. Contagious spatial patterns are often well described by the negative binomial model (reviewed by Campbell and Noe, 1985).

Another approach uses indices of dispersion. Various indices have been proposed as measures of spatial aggregation. Among them, the variance to mean ratio is compared with 1 with a χ^2 test to indicate departure from randomness (Elliot, 1971). This index is less than 1 for a regular distribution, equal to 1 for a random pattern and higher than 1 for a clumped pattern. The variance to mean ratio increases with increasing aggregation but is affected by sampling unit size and the total number of individuals in the sample (Elliot, 1971).

Taylor's (1961, 1984) power law is based on the non-linear relationship between sample mean and variance. The method yields an index of dispersion that is a quantitative measure of population aggregation (Boag and Topham, 1984; McSorley and Dickson, 1991) and can be used to determine normalizing transformations (Merny and Déjardin, 1970; Duncan et al., 1989). The use of that index may be costly in terms of time and labor as it requires repeated estimates of mean and variance.

Comparing aggregation tendency of populations with largely diverging mean densities implies the use of an index insensitive to variation in mean density. Morisita (1971) has developed such an index of dispersion independent of the sample mean and the total number of individuals in samples (x) but which is strongly linked to the total number of sampling units. It is defined as

$$I_{\delta} = n \left(\sum_{i=1}^n (Z_i^2) - \sum_{i=1}^n Z_i \right) / \left[\left(\sum_{i=1}^n Z_i \right)^2 - \sum_{i=1}^n Z_i \right]$$

where n is the number of sampling units and Z_i the count for the i th sampling unit.

Morisita's index is a good comparative index of dispersion for samples containing the same number of sampling units. It equals 1 for random distributions, is less than 1 for regular distributions and greater than 1 for clumped distributions. Departure from randomness can be tested by comparison with a χ^2 value (Elliot, 1971).

Both frequency distribution methods and indices of aggregation provide limited information on the spatial pattern since information on the actual location of samples with respect to each other is ignored. The number of patches (if any), their shapes, the presence of density gradient and other characteristics of the distribution pattern remain unknown (Nicot et al., 1984; Debouzie and Thioulouse, 1986).

The available literature indicates that animal populations currently exhibit spatial pattern at various scales (see review in Liebhold et al., 1993). Several authors used geostatistics to examine the spatial pattern of nematodes at the field scale (Webster and Boag, 1992; Robertson, 1994; Wallace and Hawkins, 1994). Robertson (1994) showed the presence of a spatial structure of various nematode feeding groups ranging from 2 to 75 m. The resulting vast ranges of spatial dependence justify the use of geostatistics to quantify spatial autocorrelation over a wide range of scales, in contrast to conventional methods (dispersion indices), which are limited to sampling unit scale (Nicot et al., 1984).

If the observation made at one spot gives information regarding the values of a neighbouring point, the variable is said to be spatially dependent, i.e. regionalized or autocorrelated. In this case, classical statistics are no longer appropriate and specific methods, such as geostatistics should be applied. The geostatistics were primarily developed in geology (Matheron, 1963) and used later in soil science (Burgess and Webster, 1980a,b). Their application in soil ecology is even more recent (Robertson, 1987; Webster and Boag, 1992; Wallace and Hawkins, 1994; Rossi et al., 1995). The semi-variogram is the central tool of geostatistics. It quantifies both the scale and the intensity of the spatial variation and is the basis for optimal interpolation by kriging. The kriging estimation technique allows values at unsampled site to be estimated and hence, to draw accurate isarithmic maps of the considered variable in the sampled area.

Furthermore, autocorrelation among data carries statistical problems. The relationship between two autocorrelated variables cannot be investigated through the Pearson correlation coefficient because sample independence is not met if data are spatially correlated. Legendre (1993) underlines that in the case of two positively autocorrelated variables, the confidence interval around the Pearson correlation coefficient is underestimated by the classical method.

Estimation of the cross semi-variogram constitutes a way of investigating spatially cross correlated variables, i.e. co-regionalized variables. Its shape reveals the presence of a cross correlation, either negative (negative slope of the cross semi-variogram) or positive (positive slope of the graph).

The aim of the present work was to describe the spatial pattern of a plant-parasitic nematode community in a sugarcane field at the fine scale of the inter-row spacing. Geostatistics were used in addition to conventional approaches based on aggregation indices.

2. Materials and methods

Most studies using dispersion indices (Shaukat and Khan, 1993) and geostatistics (Webster and Boag, 1992) in relation to nematode distribution in soil have been conducted either on bare soils just before replanting or after harvest, or with plants of sufficiently high density that their root systems may be regarded as entirely mixed up. Another point to mention is the necessity of using plants which are either in pure stands or where there is an even mix of species in order to avoid misinterpretation of results due to nematode host specificity. When considering cultivated plants the parameter to consider first is the space between plants, this being especially the case with perennials.

In northeast Martinique, the plant-parasitic nematode community of sugarcane crop cv. B5992 in the ninth ratoon was investigated between two sugarcane rows. The soil type is an Ultisol (ferrallitic soil) developed on volcanic ashes. A regular grid (1.6 m long, 1.2 m wide) with a sampling interval of 20 cm was located between two sugarcane rows (separating distance 1.2 m) where 63 (9 × 7) undisturbed samples were taken. At each sampling spot, soil and roots were collected using a 5.5 cm diameter coring tool (volume 237 cm³) in the 0–10 cm soil layer. Roots were separated from soil by wet-sieving before elutriation. Nematodes were extracted from the soil by the elutriation–sieving technique (Seinhorst, 1962) while a mist chamber (Seinhorst, 1950) was used to extract the nematodes from the roots. Nematode density was expressed as the number of individuals per 100 cm³ soil + roots.

2.1. Correspondence analysis

Correspondence analysis (CA) was used for ordination of nematode data and to investigate the relationships between the different species. Data analysis was performed using ADE 3.6 software developed by the University of Lyon I (France) (Chessel and Dolédec, 1992).

2.2. Graphical displays

Sampling points were displayed graphically using squares, the sizes of which were proportional to the numbers of nematodes using GRAPHMU software written by J. Thioulouse (1989, 1990) (Fig. 1).

2.3. Geostatistics

The central tool of spatial analysis with geostatistics is the semi-variogram which describes the evolution of the semi-variance with the inter-sample distance.

The semi-variance is estimated using the formula

$$\gamma(h) = 1/2M(h) \sum_{i=1}^{M(h)} \{ [Z(x_i) - Z(x_i + h)]^2 \}$$

where $M(h)$ is the number of sample pairs at each distance interval h and $Z(x_i)$ and $Z(x_i + h)$ are the values of the variable at any two places separated by distance h .

The semi-variogram is the plot of the semi-variance against the distance. Its shape indicates whether the variable is spatially dependent. The more alike the values separated by a given distance, the lower the semi-variance. Thus, generally the semi-variance increases with increasing distance as similarity between points decreases. If the variable is not spatially dependent, the semi-variance fluctuates around the sample variance and the semi-variogram is 'flat'.

A theoretical model is fitted to the semi-variogram calculated from sample values. The model must be positive definite (Armstrong and Jabin, 1981; McBratney and Webster, 1986) and generally only authorized functions are used in semi-variogram modelling (for a review see Webster, 1985). There are two classes of models, bounded and unbounded models. In bounded models, the semi-variance increases with increasing distance until it reaches a certain value (the sill variance) for a given distance interval (the range,

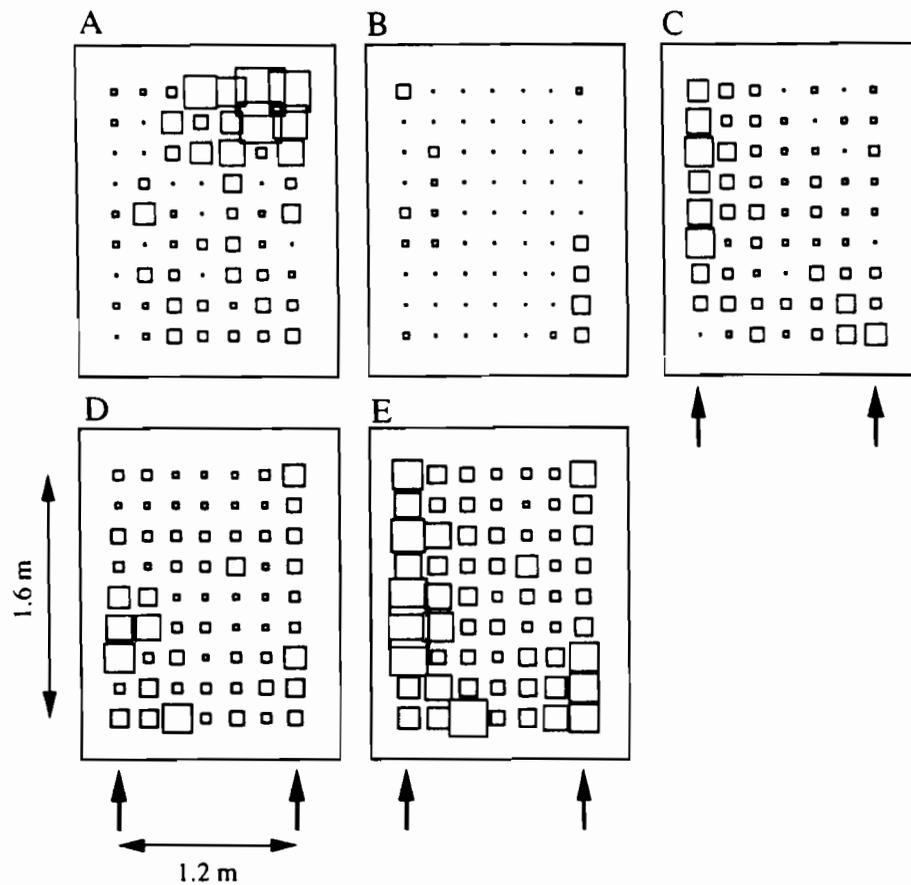


Fig. 1. Maps of the sampled plot with square sizes proportional to the number of nematodes per 100 cm³ soil at each sampling point. (A) *Criconemella onoensis*; (B) *Helicotylenchus erythrinae*; (C) *Hemicriconemoides cocophillus*; (D) *Pratylenchus zeae*; (E) sum of *Helicotylenchus erythrinae*, *Hemicriconemoides cocophillus* and *Pratylenchus zeae*. Arrows indicate the direction of the sugarcane rows.

a). Points separated by a distance larger than the range are statistically independent. For distances larger than the range the semi-variance remains fixed, leading to a plateau in the semi-variogram. The intercept of the semi-variogram is generally a non-zero value called the nugget variance (C_0). It accounts for measurement errors (human nugget) and variability due to unseen patterns (occurring at scales shorter than the minimum inter-sample distance). The sill variance minus the

nugget variance is the spatial variance (C). This term accounts for the part of the total variance that can be modeled by the spatial structure. In unbounded models, the semi-variance does not reach a plateau and appears to increase without limit.

The simplest unbounded model is the linear model where the semi-variance increases with distance and is modeled by the following linear relationship

$$\gamma(h) = C_0 + wh \text{ for } h > 0$$

Table 1
Sample statistics and cluster indices from samples of plant-parasitic nematodes

Species	Mean	Variance	Variance to mean	Morisita's index
<i>Criconemella onoensis</i>	316.7	208370.8	119.9*	3.04*
<i>Helicotylenchus erythrinae</i>	53.4	6405.1	284.19*	3.20*
<i>Hemicriconemoides cocophillus</i>	212.3	42871.8	201.9*	1.93*
<i>Pratylenchus zeae</i>	233.2	39771.5	404.24*	1.72*

Means are expressed in numbers of nematodes per 100 cm³ soil. Asterisks indicate significant clumped distribution ($P < 0.05$).

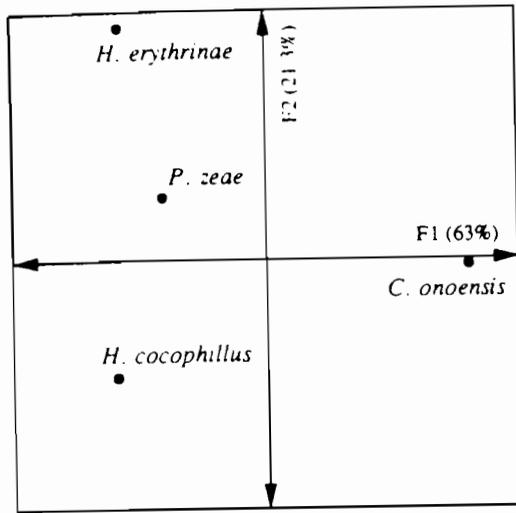


Fig. 2. Plane of first two axes of CA. The first axis represents 63% of the total inertia and the second 21.3%.

$$\gamma(h) = 0 \text{ for } h = 0$$

where h is distance, C_0 is the nugget variance and w is slope. A straight line is fitted to the observed values, the intercept being the nugget variance (C_0).

In this study we met bounded sample semi-variograms which were modeled by the exponential model. Its formula is

$$\gamma(h) = C_0 + C[1 - \exp(-h/r)] \text{ for } h > 0$$

where r is a distance parameter that defines the spatial scale of the variation. The sill is approached asymptotically and there is no strict range. Therefore, a common rule of thumb is to regard the effective range as $a' = 3r$ which is the distance at which the semi-variance reaches approximately $C_0 + 0.95C$ (Webster, 1985).

Once the semi-variogram model is determined, the kriged estimate of a variable Z at location X_0 is calculated using the formula

$$Z^*(x_0) = \sum_{i=1}^n \lambda_i Z(x_i)$$

where λ_i represents weights applied to each of the i neighboring samples $Z(x_i)$. The weights λ_i are chosen to ensure (i) absence of bias and (ii) minimum estimation variance. The weights λ_i are derived from a set of equations determined by the semi-variogram model and the location and orientation of the sample points

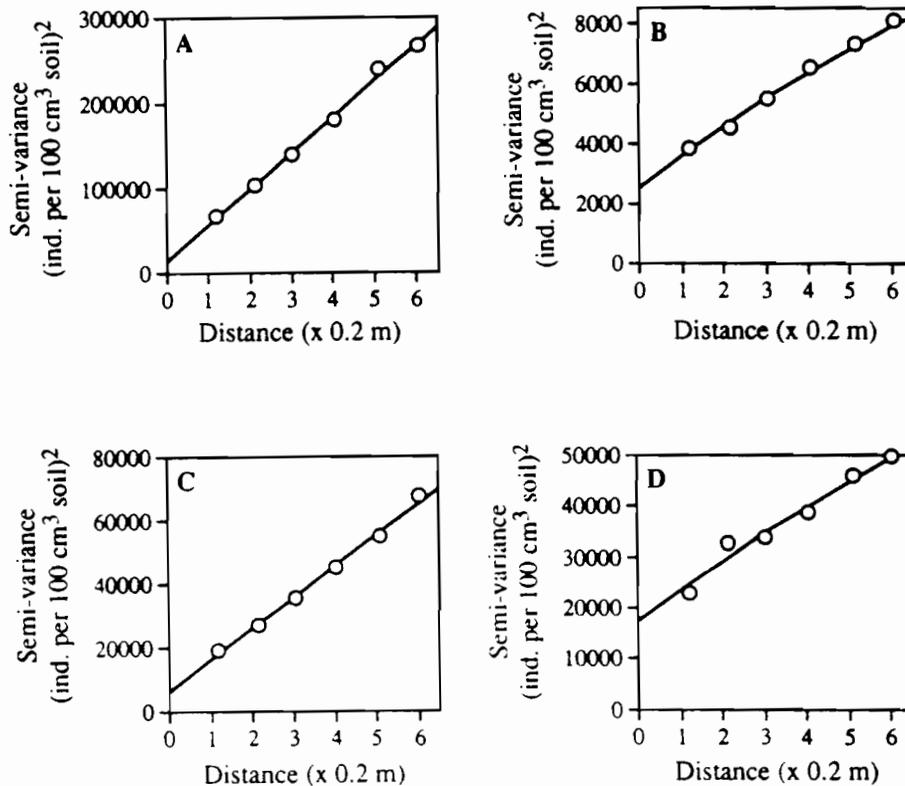


Fig. 3. Semi-variograms for plant-parasitic nematode density per 100 cm³ soil. (A) *Criconebella onoensis*; (B) *Helicotylenchus erythrinae*; (C) *Hemicriconemoides cocophillus*; (D) *Pratylenchus zaeae*. Distance unit is the minimum inter-sample distance (20 cm).

Table 2
Model parameters of theoretical semi-variograms of four plant-parasitic nematode species

Species	Model	C_0	Slope	C	$C + C_0$	r	Range
<i>Criconemella onoensis</i>	Linear	14203.2	42436.5	–	–	–	–
<i>Helicotylenchus erythrinae</i>	Exponential	2510.4	–	14510.7	17021.2	13.1	39.3
<i>Hemicriconemoides cocophyllus</i>	Linear	6037.4	9808.6	–	–	–	–
<i>Pratylenchus zeae</i>	Exponential	17338.3	–	135360.9	152699.2	22.3	66.9

C_0 and C are expressed in (number of nematode per 100 cm³ soil)²; r and the range are expressed in distance units of 20 cm.

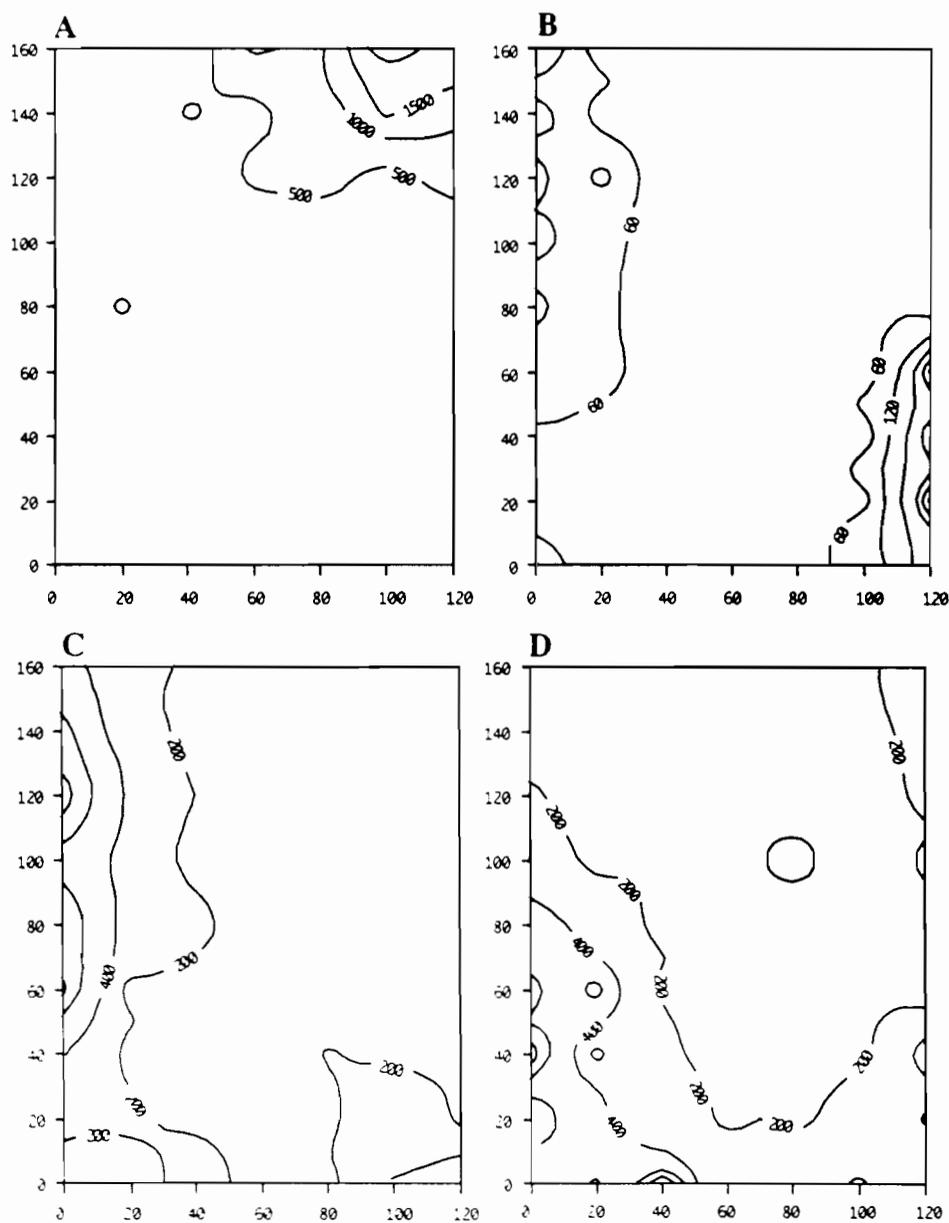


Fig. 4. Contour maps of the estimates by kriging of the nematode density per 100 cm³ soil. (A) *Criconemella onoensis*; (B) *Helicotylenchus erythrinae*; (C) *Hemicriconemoides cocophyllus*; (D) *Pratylenchus zeae*.

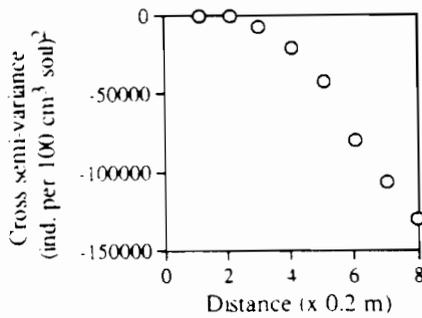


Fig. 5. Cross semi-variogram for *Criconemella onoensis* and the sum of the other species. Distance unit is the minimum inter-sample distance (20 cm).

relative to each other and the points where estimation is needed.

Kriged estimates of soil volume can be made for unsampled points of the same size as those on which measurements were done (punctual kriging) for larger blocks of a given area (block kriging). The advantage of kriging is to provide minimum estimation error (estimation variance) that can be used to build maps of estimate reliability.

Spatial correlation (i.e. coregionalization) between pairs of variables was evaluated with cross semi-variance analysis. Cross semi-variance between the variables V and W is estimated using the formula

$$\gamma_{vw}(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [V(x_i) - V(x_i + h)] [W(x_i) - W(x_i + h)]$$

where $N(h)$ is the number of data pairs separated by distance h .

The cross semi-variogram is the plot of cross semi-variance against the distance h . It shows the same features as the semi-variogram except that cross semi-variance may be negative if there is a negative correlation between variables.

In this study, the semi-variograms were computed for each species using the program VAR5 (Yost et al., 1989), part of a geostatistical package developed by the University of Hawaii. VAR5 provides both semi-variogram and an automatic fitting procedure based on modified least squares procedure (Cressie, 1985). Cross semi-variograms between different nematode densities were calculated again with VAR5 in order to find possible spatial correlation between species distributions.

3. Results

At the study site the plant-parasitic nematode community comprised four main species: one endoparasite, *Pratylenchus zaei* (Graham, 1951) and three ectoparasites, *Criconemella onoensis* (Luc, 1959) Luc and Raski, 1981, *Helicotylenchus erythrinae* (Zimmermann, 1904) Golden, 1956 and *Hemicriconemoides cocophillus* (Loos, 1949), Chitwood and Birchfield, 1957 (Table 1). The three species *Paratrichodorus anthurii* (Baujard and Germani, 1985), *Paratylenchus elachistus* (Steiner, 1949) and *Xiphinema setariae* (Luc, 1958) were encountered at very low density (respectively 1.1, 0.4 and 0.6 individuals per 100 cm³ soil) and were not taken into account in the analysis.

The variability of the recorded density in each sample unit was high and led to high variance values (Table 1) which are common in nematology. The variance to mean ratios were significantly higher than 1 ($P < 0.05$, χ^2 test, see Elliot, 1971) indicating clumped spatial distributions for each species (Table 1). Morisita's index of dispersion was calculated (Table 1) and this also showed the aggregative nature of the species pattern ($P < 0.05$).

The first axis of the CA accounted for 63% of the total variance. Along this axis, the density of *C. onoensis* was opposed to that of the other species (Fig. 2). A description of nematode density patterns was obtained by simple graphical displays (Fig. 1). These illustrate (Figs. 1(A)–1(D)) the spatial pattern of each species density. Fig. 1(E) shows the pattern of the sum of the species that are opposed to *C. onoensis* along the first axis.

Semi-variograms were estimated for each species and theoretical models were fitted (Fig. 3). For each species, the semi-variance increased in an almost linear way with increasing distance. The resulting positive slopes indicated that the variables were spatially structured. A linear model was fitted to sample semi-variogram for *C. onoensis* and *Hemicriconemoides cocophillus* while an exponential model was more suitable for sample semi-variogram of *Helicotylenchus erythrinae* and *Pratylenchus zaei* density. Parameters of the models are given in Table 2.

Values of the different variables were estimated at points located on a grid with a 10 cm side superimposed on the sampling scheme. At each point, estimates were

done by punctual kriging and these were used to draw the contour maps displayed in Fig. 4.

Results of the CA indicate an opposition between *C. onoensis* and the other plant-parasitic species. The cross semi-variance analysis was used to investigate further the spatial co-occurrence between that species and the others. The cross semi-variance tended to decrease with increasing distance since each semi-variance value was negative (Fig. 5). This shape revealed the presence of a consistent negative relationship between the density of *C. onoensis* and that of the other species.

4. Discussion

In the sugarcane field investigated, each species had a significantly clumped spatial distribution at the scale of the sampling unit size. In view of the size of the surface investigated (63 sampled points over 1.2 m × 1.6 m), these patterns correspond to the micro-distributional component of the spatial distribution proposed by Ferris et al. (1990). *Criconemella onoensis* had the largest variance to mean ratio but Morisita's index was higher for *Helicotylenchus erythrinae*. This difference in aggregation assessment is due to the differences in species density, the variance to mean ratio being influenced by the total number of individuals in the sample (Elliot, 1971). In contrast, Morisita's index is only influenced by the number of sampling units and therefore must be preferred as a method of comparing species aggregation if densities vary.

However, aggregation indices provide limited information because they are restricted to the sampling unit scale. Other methods are needed if investigations are to be extended to larger scales, geostatistics being one of these. At the scale of the sampled plot, simple graphical displays showed the presence of complex spatial patterns of plant-parasitic nematode species. Further, the semi-variograms demonstrated the consistency of these structures. Kriging provided estimates of species density at points where no samples were taken, thus allowing accurate contour mapping of the variable through the whole sampled area.

Correspondence analysis showed that the major source of data heterogeneity (63% of the total variance) is explained by an opposition between *C. onoensis* and the other species (Fig. 2). Comparison of the

pattern of *C. onoensis* (Figs. 1(A) and 4(A)) and the distribution of the other species (Fig. 4(E)) suggests the presence of antagonistic patterns. The population of *C. onoensis* is essentially concentrated in the upper right part of the plot where the density of the other species is lowest. The consistency of this negative relationship was demonstrated by the cross semi-variogram that exhibits a negative slope (Fig. 5).

It is generally recognized that micro-distribution of nematodes is governed by food resource patterns and the feeding strategy of the species.

The feeding strategy of *C. onoensis* and some other criconematids is unusual in that they behave as sedentary ectoparasites. They may stay up to 1 week feeding on the same cell (Hussey et al., 1991) and consequently all eggs are deposited at the same location, thus leading to highly clumped distributions. In contrast, other plant-parasitic species move throughout the soil and their eggs can be more evenly distributed. These biological specificities are of importance in understanding micro-distributional patterns of the nematode community. The particular feeding strategy of some criconematids may explain the spatial pattern (Fig. 1(A)) characterized by a strong patch, although *Helicotylenchus erythrinae* appears to be more aggregated. However, the opposed distributions observed between *C. onoensis* and the other species remain unexplained. One hypothesis may be that the presence of small patches in which *C. onoensis* occurs at high density results from strong competition with other plant-parasitic species. However, caution is needed, possible competitive interactions must be demonstrated and species behavior better documented.

Since the sampled area was small, the relative size of the support of observations may be considered as large (total surface of the 63 samples: surface of the plot = 7.8%). However, reducing within-sample variability using smaller sampling units would increase measurement errors associated with nematode sampling, extraction and counting. The result would be increased nugget variance.

From a practical viewpoint, the existence of highly structured pest populations throughout the field complicates the design of sampling schemes intended to determine population size. Designing optimal sampling schemes is possible after the semi-variogram has been established (McBratney and Webster, 1981). Therefore, armed with the semi-variogram, one may deter-

mine the actual pattern of the pathogen, apply tailored input of pesticide and determine an optimal sampling scheme.

Acknowledgments

The authors wish to thank J. Thioulouse and R. Yost who kindly provided graphical and geostatistical software respectively, P. Topart and S. Marie-Luce for technical advice and assistance, and P. Lavelle and two anonymous referees for constructive criticism of the manuscript.

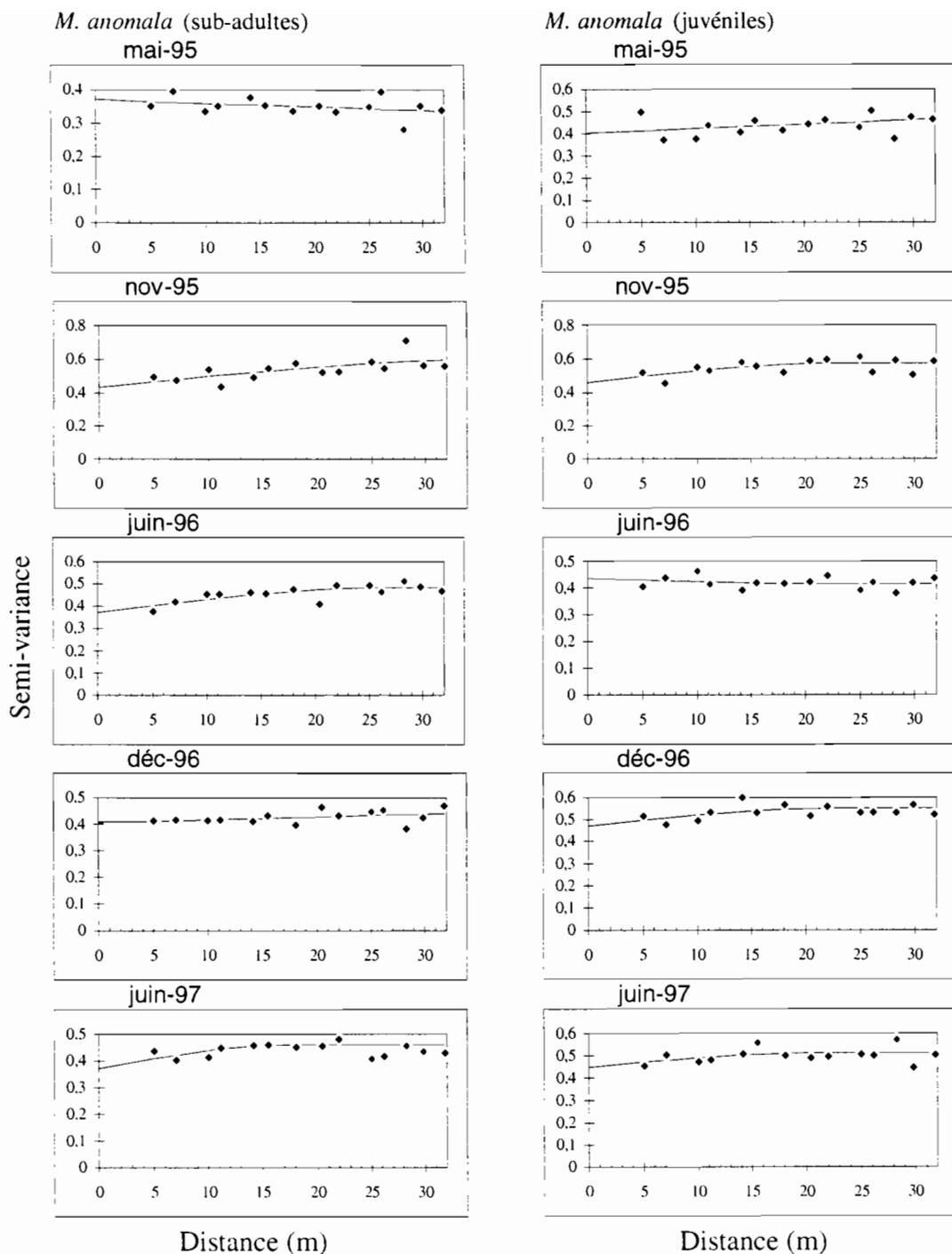
References

- Armstrong, M. and Jabin, R., 1981. Variogram models must be positive-definite. *Math. Geol.*, 13: 455–459.
- Boag, B. and Topham, P.B., 1984. Aggregation of plant-parasitic nematodes and Taylor's power law. *Nematologica*, 30: 348–357.
- Burgess, T.M. and Webster, R., 1980a. Optimal interpolation and isarithmic mapping of soil properties. 1. The semi-variogram and punctual kriging. *J. Soil Sci.*, 31: 315–331.
- Burgess, T.M. and Webster, R., 1980b. Optimal interpolation and isarithmic mapping of soil properties. 2. Block kriging. *J. Soil Sci.*, 31: 333–341.
- Campbell, C.L. and Noe, J.P., 1985. The spatial analysis of soilborne pathogens and root diseases. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 23: 129–148.
- Chessel, D. and Dolédec, S., 1992. ADE Version 3.4: HyperCard Stacks and Quick Basic MicroSoft Program library for the Analysis of Environmental Data. URA CNRS 1451, Université Lyon 1, 69622 Villeurbanne cedex.
- Cressie, N., 1985. Fitting variogram models by weighted least squares. *Math. Geol.*, 17: 563–586.
- Debouzie, D. and Thioulouse, J., 1986. Statistics to find spatial and temporal structures in populations. In: M. Mangel, J.M. Carey and R.E. Plant (Editors), *Pest Control: Operations and Systems Analysis in Fruit Fly Management*. Springer, Berlin, pp. 263–282.
- Duncan, L.W., Ferguson, J.J., Dunn, R.A. and Noling, J.W., 1989. Application of Taylor's power law to sample statistics of *Tylenchulus semipenetrans* in Florida citrus. *J. Nematol.*, 21: 707–711.
- Elliot, J.M., 1971. Some methods for statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Freshwater Biological Associates, The Ferry House, Ambleside, UK, 144 pp.
- Ferris, H., Mullens, T.A. and Foord, K.E., 1990. Stability and characteristics of spatial description parameters for nematode populations. *J. Nematol.*, 22: 427–439.
- Hussey, R.S., Mims, C.W. and Westcott, S.W., 1991. Ultrastructure of food cells in roots parasitized by *Criconebella xenoplax*. *J. Nematol.*, 23: 533–534. (Abstr.)
- Legendre, P., 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74: 1659–1673.
- Liebholt, A.M., Rossi, R.E. and Kemp, W.P., 1993. Geostatistics and geographic information systems in applied insect ecology. *Annu. Rev. Entomol.*, 38: 303–327.
- Matheron, G., 1963. Principles of geostatistics. *Econ. Geol.*, 58: 1246–1266.
- McBratney, A.B. and Webster, R., 1981. The design of optimal sampling schemes for local estimation and mapping of regionalized variables. 2. Program and examples. *Comp. Geosci.*, 7: 335–365.
- McBratney, A.B. and Webster, R., 1986. Choosing functions for semi-variograms of soil properties and fitting them to sampling estimates. *J. Soil Sci.*, 37: 617–639.
- McSorley, R. and Dickson, D.W., 1991. Determining consistency of spatial dispersion of nematodes in small plots. *J. Nematol.*, 23: 65–72.
- Merny, G. and Déjardin, J., 1970. Les nématodes phytoparasites des rizières inondées de Cote d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.*, 11: 46–67.
- Morisita, M., 1971. Composition of the I_q -index. *Res. Popul. Ecol. Kyoto Univ.*, 13: 1–27.
- Nicot, P.C., Rouse, D.I. and Yandell, B.S., 1984. Comparison of statistical methods for studying spatial patterns of soilborne pathogens in the field. *Phytopathology*, 74: 1399–1402.
- Quénéhervé, P., 1990. Spatial arrangement of nematodes around the banana plant in the Ivory Coast: related comments on the interaction among concomitant phytophagous nematodes. *Acta Oecol.*, 11: 875–886.
- Robertson, G.P., 1987. Geostatistics in ecology: interpolating with known variance. *Ecology*, 68: 744–748.
- Robertson, G.P., 1994. The impact of soil and crop management practices on soil heterogeneity. In: C.E. Pankhurst, B.M. Doube, V.V.S.R. Gupta and P.R. Grace (Editors), *Soil Biota; Management in Sustainable Farming Systems*. CSIRO, Australia.
- Rossi, J.P., Lavelle, P. and Albrecht, A., 1995. Relationships between spatial distribution of a population of the earthworm *Polypheretima elongata* (Megascolecidae) and soil heterogeneity in a pasture of Martinique. *Soil Biol. Biochem.*, in press.
- Seinhorst, J.W., 1950. De betekenis van de toestand van de grond voor het optreden van aanastasting door het stengelaaltje (*Ditylenchus dipsaci* (Khun) Filipjev). *Tidjdschr. Pl. Ziekt.*, 56: 292–349.
- Seinhorst, J.W., 1962. Modifications of the elutriation method for extracting nematodes from soil. *Nematologica*, 8: 117–128.
- Shaukat, S.S. and Khan, A., 1993. Spatial pattern analysis of three nematode populations associated with chilli. *Fundam. Appl. Nematol.*, 16: 473–478.
- Taylor, L.R., 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature*, 189: 732–735.
- Taylor, L.R., 1984. Assessing and interpreting the spatial distributions of insect populations. *Annu. Rev. Entomol.*, 29: 321–357.
- Thioulouse, J., 1989. Statistical analysis—a graphical display of multivariate data on the Macintosh. *CABIOS*, 5: 287–292.
- Thioulouse, J., 1990. Macmul and Graphmu: two Macintosh programs for the display and analysis of multivariate data. *Comp. Geosci.*, 16: 1235–1240.

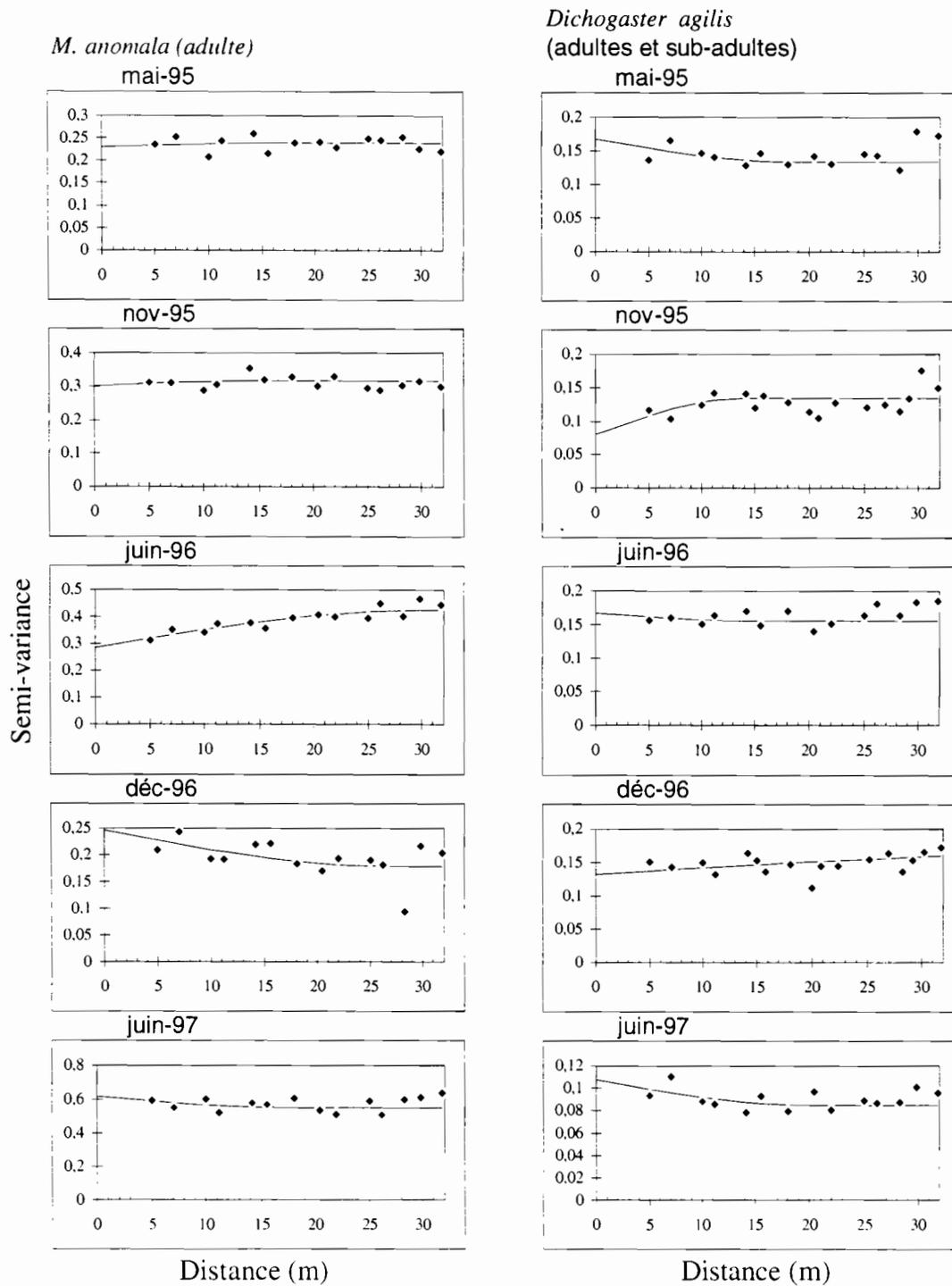
- Wallace, M.K. and Hawkins, D.M., 1994. Application of geostatistics in plant nematology. *J. Nematol.*, 26(4S): 626–634.
- Webster, R., 1985. Quantitative spatial analysis of soil in the field. *Adv. Soil Sci.*, 3: 2–70.
- Webster, R. and Boag, B., 1992. Geostatistical analysis of cyst nematodes in soil. *J. Soil Sci.*, 43: 583–595.
- Yeates, G.W., 1987. How plants affect nematodes. *Adv. Ecol. Res.*, 17: 61–113.
- Yost, R.S., Trangmar, B.B., Ndiaye, J.P. and Yoshida, N.S., 1989. Geostatistical software for PC-DOS and MS-DOS. Department of Agronomy and Soil Science, University of Hawaii, Honolulu, HA.

ANNEXE B

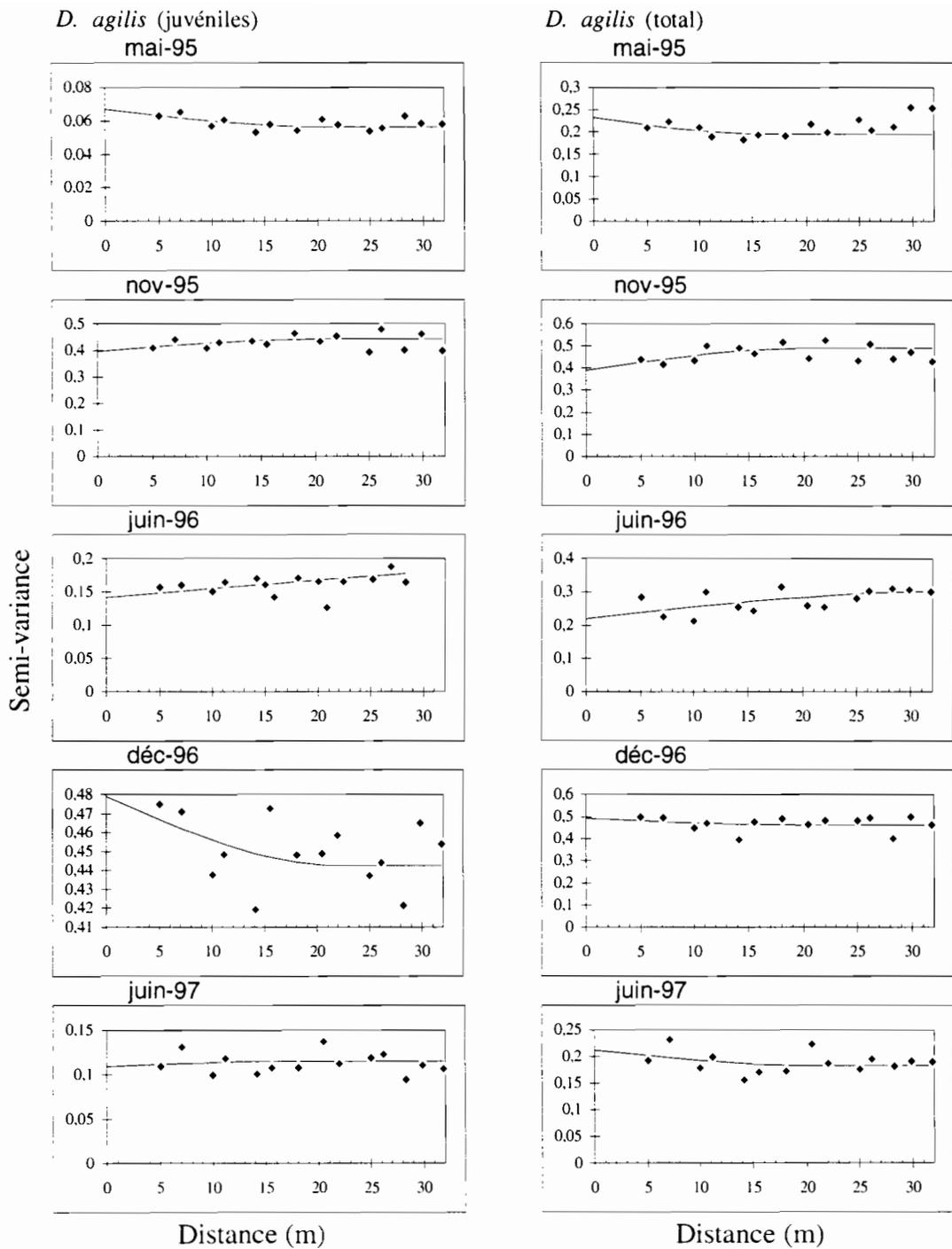
Variogrammes observés et leurs modèles théoriques obtenus pour les densités de diverses espèces de vers de terre.



Variogrammes observés et leurs modèles théoriques obtenus pour les densités exprimées en individus par m^2 pour les variables *M. anomala* au stade sub-adulte et juvénile. Les données sont préalablement soumises à la transformation $\text{Log}_{10}(1+x)$.



Variogrammes observés et leurs modèles théoriques obtenus pour les densités exprimées en individus par m^2 pour les variables *M. anomala* au stade adulte et *Dichogaster agilis* (adulte et sub-adultes). Les données sont préalablement soumises à la transformation $\text{Log}_{10}(1+x)$.



Variogrammes observés et leurs modèles théoriques obtenus pour les densités exprimées en individus par m² pour les variables *Dichogaster agilis* au stade juvénile et pour la densité totale de l'espèce. Les données sont préalablement soumises à la transformation $\text{Log}_{10}(1+x)$.