

THÈSE de DOCTORAT de L'UNIVERSITÉ PARIS 6

Spécialité:
ÉCOLOGIE

présentée par

Ebagnerin Jérôme TONDOH

pour obtenir le grade de DOCTEUR de L'UNIVERSITÉ PARIS 6

**DÉMOGRAPHIE ET FONCTIONNEMENT DES POPULATIONS
DU VER DE TERRE *HYPERTODRILUS AFRICANUS*
(EUDRILIDAE) DANS UNE SAVANE PROTÉGÉE DU FEU EN
MOYENNE CÔTE D'IVOIRE**

soutenue le 19 octobre 1998 devant le jury composé de:

Mr P. Trehen	Professeur à l'Université de Rennes I	Rapporteur
Mr M. Lepage	Directeur de Recherche CNRS	Rapporteur
Mr. P. Lavelle	Professeur à l'Université Paris 6	Directeur de Thèse
Mr S. Legendre	Ingénieur de Recherche CNRS	Examinateur
Mr A. Spain	Senior Researcher CSIRO	Examinateur
Mr S. Martin	Chargé de Mission INRA	Examinateur

*Ce travail est dédié
à ma chère et tendre épouse Sabine,
à notre adorable petite fille Ruth,
à la mémoire de mon père,
à la mémoire de ma mère.*

AVANT-PROPOS

Le présent travail a pris forme grâce à la disponibilité et à la collaboration de personnes, organismes et institutions qu'il m'est agréable de remercier.

Je remercie vivement le gouvernement de Côte d'Ivoire et plus particulièrement le Ministère de la Recherche Scientifique qui m'a permis à l'aide d'une bourse de continuer mes études en France. J'adresse également mes remerciements à l'ORSTOM pour les 10 mois d'allocation de recherche dont j'ai pu bénéficier.

Je voudrais exprimer mon infinie gratitude à Mr le Professeur Patrick Lavelle. Il m'a initié à la recherche, m'a donné l'opportunité de faire une thèse en Écologie et d'intégrer des programmes de recherches internationaux (Macrofauna, Tropical Soil Biology and Fertility, Alternative to Slash and Burn) qui sans aucun doute ont influencé positivement ma carrière de jeune chercheur.

Je remercie Mr Jean-François Turenne, Directeur du Centre de recherche ORSTOM d'Île de France pour m'avoir ouvert les portes du centre de Bondy et pour m'avoir permis de résider à "l'Hôtel Bondy". Je remercie également tout le personnel administratif, particulièrement Mme Truchon, Mr Champeau et Mme Lecubin pour leur disponibilité.

Je tiens également à dire ma gratitude à Mr le Pr. Robert Barbault qui m'a permis de m'inscrire dans la formation doctorale "Science de la vie, Spécialité Écologie" de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris VI.

Je remercie Mr Stéphane Legendre de m'avoir fait découvrir l'univers "ULM", pour son aide précieuse dans l'élaboration des modèles de dynamique des populations et enfin pour avoir bien voulu juger ce travail.

Je voudrais exprimer ma reconnaissance à Mme Reversat, Directeur de Recherche à l'ORSTOM, pour avoir consacré un peu de son temps à lire mon mémoire et pour ses critiques constructives.

Je remercie vivement Jean-Pierre Rossi qui a largement contribué à la mise en forme de ce manuscrit à travers ses critiques et précieux conseils pour le traitement des données. Amigo, je ne saurai oublier l'effet bienfaisant "des ondes positives" de la femme blanche (Carole Kerdelhué)!

Je suis également redevable à Mr Roger Vuattoux, Directeur de la Station d'Écologie de Lamto pour m'avoir permis de collecter mes données en toute liberté. Que l'actuel responsable de la Station de Géophysique de Lamto soit également remercié pour la disponibilité des données climatiques.

J'adresse mes plus vifs remerciements à Raphaël Zouzou Bi Danka et Ngoran Yao pour la collecte des données de terrain et le suivi des élevages. Je remercie également tous les employés des stations d'Écologie et de Géophysique de Lamto pour leur bonne humeur et leur aide.

Je remercie Mr le Pr Paul Trehen de l'Université de Rennes I et Mr Michel Lepage, Directeur de Recherche CNRS pour avoir accepté la tâche de rapporteur.

Je suis également sensible à la présence de Mr Serge Martin à l'INRA de Versailles et de Mr Alister Spain du CSIRO (Australie) dans ce jury.

Il m'est particulièrement agréable d'exprimer mon infinie gratitude à la famille Tondoh avec à sa tête Antoine et Mariam Tondoh pour leur soutien moral et matériel. Je suis également redevable à M. Kadjo Kouame Mabuse pour mon accueil en France .

Je ne saurai oublié les membres du Laboratoire d'Écologie des Sols Tropicaux, qu'ils soient chercheurs, techniciens ou étudiants. Je garde toute mon amitié à Irène Mbaukou, Laurent Rousseaux, Claude Lattaud, Armand Chauvel, Lucero Mariani, Emmanuel Lapied, Jocelyne Yazi, Lydie Chapuis-Lardy, Johnny Boyer....

Je dis un grand merci à mes compagnons de labour de "l'Hotel Bondy" en particulier Ngestop Francois, Yonta Happy, Ndemon Samuel, Vero... pour notre "complicité africaine".

A mon ami et frère Souleymane Konate, je dis toute ma sympathie.

Merci à Nicole Zerbib, Annick Aing, Yves Blanca, Françoise Pelletier pour leur aide technique.

Enfin chrétien né de nouveau, je tiens à remercier mon Dieu qui en Jésus-Christ m'a entouré de toute sa grâce et de son amour pendant ce travail. Seigneur, je m'abandonne entre tes mains pour la suite..... AMEN.

TABLE DES MATIÈRES

1. INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1. CLASSIFICATION FONCTIONNELLE DES ORGANISMES DU SOL.....	2
1.2. RÔLES DES MACROINVERTÉBRÉS DANS LE FONCTIONNEMENT DU SOL.....	3
1.2.1. Rôle dans la dynamique de la matière organique.....	3
1.2.2. Action sur la structure du sol.....	4
1.2.3. Effet sur la fertilité du sol.....	4
1.3. LA FAUNE DU SOL: UNE RESSOURCE A GÉRER?.....	5
2. LE MILIEU D'ÉTUDE	8
2.1. LE MILIEU NATUREL	9
2.1.1. Localisation	9
2.1.2. Le climat.....	10
2.1.2.1. La pluviométrie	10
2.1.2.2. Les températures sous abri	10
2.1.2.3. Les températures du sol	12
2.1.3. La végétation	12
2.1.4. Le sol	12
2.1.4.1. Les sols ferrugineux tropicaux	12
2.1.4.2. Les vertisol.....	13
2.1.5. Généralités sur les organismes du sol de Lamto de la réserve de Lamto	13
2.1.5.1. La microflore.....	13
2.1.5.2. La faune du sol	13
2.1.5.3. Le peuplement de vers de terre.....	14
2.2. LA PARCELLE D'ÉTUDE.....	15
2.2.1. La végétation	15
2.2.2. Caractéristiques pédologiques.....	17
2.2.3. États hydriques du sol	18
2.2.4. La température du sol.....	18
3. DESCRIPTION DE L'ESPÈCE <i>HYPEROIDRILUS AFRICANUS</i> ET STRUCTURE DU PEUPLEMENT DE VERS DE TERRE	20
3.1. DESCRIPTION DE L'ESPÈCE <i>HYPEROIDRILUS AFRICANUS</i> (BEDDARD, 1891)	21
3.1.1. Éléments de systématique	21
3.1.2. Éléments de biologie	23
3.2. TRAITEMENT DES DONNÉES ET ANALYSES STATISTIQUES.....	25
3.2.1. Indices de diversité spécifique.....	25
3.2.1.1. L'indice de Shannon.....	25
3.2.1.2. L'équitabilité	25
3.2.2. L'indice d'agrégation de Taylor (Taylor's Power Law)	26
3.2.3. Analyses statistiques des résultats d'élevages du ver de terre <i>Hyperiodrilus africanus</i>	26
3.2.4. L'analyse en composantes principales (ACP).....	27
3.2.4.1. Principe.....	28
3.2.4.2. Mise en oeuvre	28
3.2.5. L'analyse de Co-inertie.....	28
3.3. LE PEUPLEMENT DE VERS DE TERRE	30
3.3.1. Les prélèvements sur le terrain.....	30
3.3.1.1. Échantillonnage des peuplements.....	30
3.3.1.2. Méthodes d'extraction des vers de terre	32
3.3.1.3. Correction de la biomasse des vers de terre "formolés"	34
3.3.2. Résultats.....	35
3.3.2.1. Variation saisonnière de l'abondance du peuplement de vers de terre en 1994-1995	35
3.3.2.2. Étude de la dispersion spatiale des populations à l'aide de l'indice <i>b</i> de Taylor	38
3.3.2.3. Structure des peuplements de vers de terre "71-72" et "94-95".....	38
3.3.3. Discussion et conclusions.....	47

4. BIOLOGIE ET DÉMOGRAPHIE DU VER DE TERRE <i>HYPERIODRILUS AFRICANUS</i>	49
4.1. MÉTHODES D'ÉTUDE	50
4.1.1. Élevages en conditions contrôlées.....	50
4.1.1.1. Effet des résidus organiques sur la croissance et la reproduction.....	50
4.1.1.2. Cycle de vie	50
4.1.1.3. Effets du ver de terre <i>Hyperiodrilus africanus</i> sur le sol.....	51
4.1.2. Élevages en conditions semi-naturelles.....	54
4.2. BESOINS ALIMENTAIRES.....	57
4.2.1. Effect of two organic residues on growth and cocoon production of the earthworm <i>Hyperiodrilus africanus</i> (Eudrilidae).....	57
4.2.1.1. Introduction.....	57
4.2.1.2. Materials and methods.....	58
4.2.1.3. Results.....	59
4.2.1.4. Discussion	64
4.2.1.5. Acknowledgements.....	65
4.2.1.6. Résumé étendu.....	65
4.2.1.7. Estimation de la survie.....	66
4.2.2. Consommation de terre par <i>H. africanus</i>	68
4.2.2.1. Évolution pondérale	68
4.2.2.2. Consommation relative	68
4.2.2.3. Estimation des données de survie	71
4.2.2.4. Discussion et conclusions.....	71
4.2.3. Caractérisation des turricules	72
4.2.3.1. Les fractions granulométriques	72
4.2.3.2. Répartition des particules organiques du sol.....	73
4.2.3.3. Caractérisation chimique des turricules.....	74
4.2.3.4. Discussion et conclusions.....	76
4.3. DÉMOGRAPHIE ET CYCLE DE VIE DU VER DE TERRE <i>HYPERIODRILUS AFRICANUS</i>	77
4.3.1. Démographie en conditions de laboratoire	77
4.3.1.1. Effect of coffee residues on growth and reproduction of <i>Hyperiodrilus africanus</i> (Oligochaeta, Eudrilidae) in Ivory Coast.....	77
4.3.2. Démographie en conditions semi-naturelles.....	87
4.3.2.1. Élevage de vers adultes	87
4.3.2.2. Élevage de vers jeunes	89
4.3.2.3. Estimation de l'espérance de vie.....	91
4.3.2.4. Discussion et conclusions.....	91
5. FONCTIONNEMENT DES POPULATIONS NATURELLES DU VER DE TERRE <i>HYPERIODRILUS AFRICANUS</i>	93
5.1. MATÉRIEL ET MÉTHODES	94
5.1.1. Prélèvement des populations du ver de terre <i>H. africanus</i>	94
5.1.2. Prélèvement des turricules du ver de tere <i>H. africanus</i>	94
5.1.3. Transformation des données brutes.....	94
5.1.3.1. Correction de l'effectif des individus	94
5.1.3.2. Correction de l'effectif des cocons	96
5.1.3.3. Estimation de la fécondité mensuelle des adultes.....	96
5.2. REJET DE TURRICULES A LA SURFACE DU SOL	97
5.2.1. Résultats.....	97
5.2.2. Discussion et conclusions.....	97
5.3.VARIATIONS SAISONNIÈRES DE L'ABONDANCE DES POPULATIONS D' <i>HYPERIODRILUS AFRICANUS</i>	99
5.3.1. Densité	99
5.3.2. Biomasse.....	100
5.3.3. Activité des individus.....	100
5.3.4. Discussion et conclusions.....	102
5.4. L'ANALYSE DÉMOGRAPHIQUE.....	103
5.4.1. Structure de populations en classes d'âge.....	103
5.4.1.1. Les cocons	103
5.4.1.2. Les juvéniles.....	104

5.4.1.3. Les immatures	105
5.4.1.4. Les adultes	105
5.4.2. Reproduction des adultes.....	106
5.4.3. Estimation des survies d'une population naturelle.....	107
5.4.4. Distribution verticale.....	108
5.4.5. Discussion et conclusions.....	110
5.4.6. Cycle de vie d'une population naturelle du ver de terre <i>H. africanus</i>	111
5.4.6.1. Résultats	111
5.4.6.2. Discussion et conclusions	113
5.4.7. Profils et stratégies démographiques.....	114
5.4.7.1. Profils démographiques.....	114
5.4.7.2. Stratégies démographiques.....	114
5.4.7.3. Discussion et conclusions	115
5.5. MODELES ET SIMULATIONS DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DU VER DE TERRE <i>HYPERODRILUS AFRICANUS</i>.....	117
5.5.1. Introduction	117
5.5.2. Matériels et méthodes	119
5.5.2.1. Le logiciel ULM (Unified Life Models)	119
5.5.2.2. Modélisation et simulations	120
5.5.2.3. Estimation des paramètres démographiques	124
5.5.3. Résultats.....	126
5.5.3.1. Modèle déterministe	126
5.5.3.2. Périodicité environnementale	128
5.5.3.3. Stochasticité environnementale	131
5.5.4. Discussion et Conclusions.....	133
5.5.4.1. Stratégies adaptatives	134
5.5.4.2. Évaluation du modèle	134
5.5.4.3. Perspectives	135
5.6. VARIATION SPATIO-TEMPORELLE DES POPULATIONS DU VER DE TERRE <i>HYPERODRILUS AFRICANUS</i>.....	136
5.6.1. Introduction	136
5.6.2. Matériel et méthodes.....	137
5.6.2.1. Analyses statistiques de l'autocorrélation spatiale	138
5.6.2.2. La cartographie	143
5.6.3. Résultats.....	144
5.6.3.1. Évolution du peuplement de vers de terre.....	144
5.6.3.2. Structures spatiales des populations d' <i>H. africanus</i>	146
5.6.3.3. Structures spatiales des ressources organiques du sol.....	146
5.6.3.4. Cartes de distribution spatiale des populations d' <i>H. africanus</i> , du carbone de l'azote et du rapport C/N du sol	149
5.6.3.5. Relation entre populations de vers de terre et paramètres du milieu	151
5.6.3.6. Interaction entre variables autocorrélées (<i>H. africanus</i> et paramètres du milieu).....	152
5.6.4. Discussion et conclusions.....	153
5.6.5. Structure spatio-temporelle du peuplement de vers de terre.....	156
5.6.5.1. Introduction.....	156
5.6.5.2. L'Analyse Triadique Partielle (ATP).....	157
5.6.5.3. Résultats	158
5.6.5.4. Discussion et conclusions	167
6. DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS.....	169
6.1. PLACE DE L'ESPÈCE <i>H. AFRICANUS</i> DANS LE PEUPLEMENT DE VERS DE TERRE	170
6.2. BIOLOGIE DE L'ESPÈCE	170
6.3. FONCTIONNEMENT DES POPULATIONS DU VER DE TERRE <i>H. AFRICANUS</i>	171
6.3.1. Démographie.....	171
6.3.2. La reproduction.....	172
6.3.3. Structures spatiales des populations	172
6.4. CONCLUSIONS.....	173
6.5. APPROCHE CRITIQUE.....	174
6.6. PERSPECTIVES	174

7. REFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	175
8. ANNEXES	188

RÉSUMÉ

Hyperodrilus africanus est un ver de terre très répandu en Afrique de l'Ouest (Bénin, Togo, Nigeria, Côte d'Ivoire) et en Afrique Centrale (Congo, République Démocratique du Congo). La distribution régionale et l'adaptation aux milieux perturbés (agro-écosystèmes) font de ce ver, une espèce potentiellement utilisable dans les expérimentations de maintien ou de gestion de la fertilité des sols dans les systèmes de cultures à faibles intrants. Il apparaît alors nécessaire d'étudier la biologie et l'écologie de cette espèce. Dans une parcelle de savane mis en défend de la réserve de Lamto (Côte d'Ivoire) où l'espèce est apparue dans les années 1980, des études de laboratoire et de terrain ont été menées dans le but de comprendre le fonctionnement de ses populations. *H. africanus* est un épi-endogé polyhumique de taille moyenne dont l'activité et les fluctuations d'abondance des individus sont calquées sur le rythme saisonnier: une phase de croissance en saison humide suivie d'une phase de décroissance et de quiescence (stratégie efficace de survie) en période sèche. La durée de vie maximale d'un individu est estimée en moyenne à 8 mois. Grâce à sa forte capacité d'expansion (importante fécondité: 30 cocons adulte⁻¹ an⁻¹; taux net de reproduction: 2.24 individus; temps de génération: 3 mois; parthénogénèse), *H. africanus* est devenu en l'espace de deux décennies une espèce clé du peuplement de vers de terre de la savane protégée du feu. La grande saison sèche est le principal facteur qui régule l'effectif des populations. En milieu naturel, les populations sont à l'équilibre car leur taux de croissance est voisin de 1. Le devenir d'une population dépend de la survie des immatures et adultes. Le phénomène d'extinction peut survenir à long terme à la suite d'une variabilité de l'environnement.

La stabilité de la structure spatio-temporelle du peuplement de vers de terre à l'échelle de trois ans se traduit par une opposition entre *H. africanus* (fonction décompactante du sol) et *M. anomala* (fonction compactante du sol), principaux groupes fonctionnels à structure spatiale opposée dans l'hypothèse d'une régulation de la structure du sol de la savane protégée du feu.

Mots clés: Vers de terre tropicaux, *Hyperodrilus africanus*, démographie, stratégies adaptatives, structures spatiales.

ABSTRACT

Hyperodrilus africanus is the most common earthworm species in West (Benin, Togo, Nigeria, Ivory Coast) and Central Africa (Congo, Democratic Republic of Congo). Depending on the regional distribution and its tolerance of disturbed areas (agroecosystems), this worm has potential for use in appropriate biotechnologies aimed at maintaining or improving soil fertility in low input systems. It is therefore useful to study the biology and the ecology of this species. Laboratory and field studies were undertaken in an unburned savanna of the natural reserve of Lamto (Ivory Coast) in order to assess demographic parameters and the working of the populations. *H. africanus* is a geophagous polyhumic epi-endogeic earthworm species of medium size. The activity and fluctuation of individuals are ruled by seasonal changes: growth during the wet season and a decrease followed by quiescence during the dry season. The dry season is the most important environmental factor that regulates population abundance. The phenomenon of quiescence is an efficient strategy of survival. The mean maximum length of life is approximately eight months. Its great capacity for colonization (high fecundity 30 cocoons adult⁻¹ year⁻¹; intrinsic reproduction rate: 2.24 individuals; short generation time: 3 months; parthenogenesis) have made this worm, over two decades, one of the most important species in the structure of the earthworm community of the unburned savanna. In situ, the populations are balanced because their growth rate is approximately 1. The future of a population depends on the survival rate of immature and adult individuals. Extinction may occur over long time periods following environmental change.

Earthworms community exhibit stable spatiotemporal structures at the scale of three years: *M. anomala* /small Eudrilidae and *H. africanus* have contrasting spatial distributions and hypothetical opposing functions in the soil that they alter by compaction and decompaction, respectively.

Key words: Tropical-earthworms, *Hyperodrilus africanus*, demography, adaptive strategy, spatial structures.

1. INTRODUCTION GÉNÉRALE

Dans la majorité des pays en développement, l'augmentation nécessaire de la production de nourriture sans dégrader le milieu, dans un environnement physique fragile (sol) et socio-économique pauvre passe par la gestion du stock de matière organique. Cela est admis et a fait l'objet de nombreux travaux de recherche et de développement. L'autre ressource locale à développer et à utiliser semble être la faune du sol. Darwin (1881) évoqua dès le début du siècle, le gros potentiel des vers de terre dans la formation, le développement et la fertilité des sols.

Depuis trois décennies, plusieurs auteurs (Lee & Wood 1971; Swift 1984; Lee 1985; Anderson 1989; Abbadie & Lepage 1989; Lal 1988; Lavelle 1988; Anderson 1995; Lavelle 1997; Brussard et al. 1997) s'accordent à reconnaître le rôle important de la faune dans le fonctionnement du sol. Les organismes du sol ne sont pas que des habitants, mais ils font partie intégrante du sol: ce sont les acteurs du fonctionnement du sol. Ils influencent les propriétés du sol telles que l'infiltration de l'eau, l'aération, la composition des gaz (fonctions essentielles pour la production primaire) et la décomposition des résidus organiques (Hole 1981).

De toutes les espèces de vers de terre sélectionnées et utilisables dans les expérimentations à grande échelle de restauration et de gestion de la fertilité des sols dans le cadre du programme Macrofauna, *Hyperodrillus africanus*, espèce de ver de terre dominante en Afrique de l'Ouest est la moins connue.

1.1. CLASSIFICATION FONCTIONNELLE DES ORGANISMES DU SOL

Le sol impose aux organismes qu'il héberge, trois contraintes majeures (Lavelle 1988):

- la compacité de l'environnement qui rend les déplacements difficiles;
- la faible qualité et quantité des ressources nutritives disponibles;
- l'alternance d'épisodes de sécheresse et d'inondation de l'espace poral.

Les organismes du sol ont développé en réponse une série de stratégies adaptatives depuis les micro-organismes (protozoaires, nématodes) jusqu'au macroinvertébrés (vers de terre, termites, fourmis, coléoptères, diplopodes, etc.). Le développement d'interactions simples ou complexes entre la microflore (champignons, bactéries) et les autres organismes du sol est au cœur de la stratégie de digestion. Les capacités métaboliques d'une microflore largement "dormante" sont réactivées par les substances hydrosolubles (mucus de ver de terre, exsudats de racines etc) produits par les macroorganismes (vers de terre, racines etc) pour digérer la matière organique.

On classe la faune du sol en trois groupes en fonction de leurs relations avec la microflore et des structures qu'elle produit (Lavelle 1997):

- les microprédateurs: la prédation est le type d'interaction prédominante. Dans l'ordre "proie-prédateur" on a: les bactéries et champignons (microflore) —> les nématodes et protozoaires (microfaune) —> les acariens et les collemboles prédateurs (mésafaune). Ces organismes ne laissent aucune structure biogénique dans le milieu;
- les transformateurs de litières, composés de vers épigés, de mollusques, et d'arthropodes non sociaux (acariens, collemboles, diplopodes, coléoptères) ingèrent du matériel purement organique, digèrent une partie de la biomasse microbienne ou développent un mutualisme externe dans les structures organiques qu'ils produisent. Ces structures humidifiées et microdivisées lors du transit intestinal sont relativement fragiles et servent d'incubateur pour l'activité microbienne. La microflore activée digère à son tour les substrats organiques complexes. Ce mutualisme est appelé "external rumen" (Swift et al. 1979).
- les "ingénieurs de l'écosystème" (Jones et al. 1994): les vers de terre, les termites et les fourmis principaux constituants de ce groupe ont développé un mutualisme avec la microflore à l'intérieur de leur tube digestif (Breznak 1984; Barois et al. 1987). On les appelle ingénieurs de l'écosystème car ils sont capables de travailler le sol et de produire des structures organo-minérales (turricules, termitières) plus ou moins stables, des pores et des réseaux de galeries. Ils modifient ainsi en permanence la structure du sol quand les conditions climatiques permettent leur activité.

1.2. RÔLES DES MACROINVERTÉBRÉS DANS LE FONCTIONNEMENT DU SOL

Les organismes du sol jouent un rôle significatif dans le fonctionnement du sol (Anderson 1995; Brussard et al. 1997; Lavelle 1997). C'est à travers la formation de structures biogéniques (galeries de fourmis, turricules de vers de terre, boulettes fécales de myriapodes..) que la faune agit sur le sol, régulant les divers processus fonctionnels à différentes échelles de temps et d'espace. Ces structures biogéniques sont aussi parfois, à l'origine du dysfonctionnement du sol (dégradation des pâturages amazoniens par les turricules du ver de terre *Pontoscolex corethrurus*, Chauvel et al. soumis) ou de l'appauvrissement des sols de savane en carbone (baisse de carbone organique liée à la minéralisation du carbone dans les termitières de Macrotermitinae, Jones 1990). Les effets des macroinvertébrés sur le fonctionnement du sol peuvent être résumés en trois:

1.2.1. Rôle dans la dynamique de la matière organique

La décomposition de la matière organique est essentiellement l'oeuvre des microorganismes mais elle est fortement régulée par l'activité des invertébrés du sol (vers de terre, termites, coléoptère, acariens, diplopodes). Par leur action de consommation du sol et de fragmentation des résidus végétaux, ils créent des conditions favorables pour l'activité de la

microflore (bactéries, champignons) qui assure de fait plus de 90% des transformations chimiques de la décomposition (Swift & Anderson 1993). La libération des nutriments produits se fait en grande partie dans les structures organo-minérales résultant de leurs activités (boulettes fécales, turricules et constructions faites par ces rejets). La microflore intervient à ce stade dans une relation mutualiste à l'intérieur du tube digestif.

1.2.2. Action sur la structure du sol

Les racines, les termites, les vers de terre, créent par leurs activités des pores, des canaux, des réseaux de galeries et une grande diversité de micro et macro agrégats dans le sol. Ils influencent ainsi l'aération du sol, augmentent la capacité de rétention en eau, la porosité structurale et l'infiltration de l'eau dans le sol (Kretzschmar 1982; Aina 1984; Lal 1988; Blanchart 1990).

1.2.3. Effet sur la fertilité du sol

Le conditionnement physique et la stimulation de la décomposition résultant de l'activité de la faune peuvent favoriser la croissance des plantes. L'idée d'une stimulation de la croissance des plantes cultivées par les populations de vers de terre est très répandue (Lee 1985; Spain et al. 1992; Gilot-Villenave 1996; Pashanasi et al. 1996; Derouard et al. 1997) même si les mécanismes demeurent partiellement obscurs.

A l'instar des termites, les vers de terre jouent un rôle prépondérant dans le fonctionnement du sol des savanes de la réserve de Lamto. Des études menées depuis près de 30 ans à la Station d'Écologie de Lamto en Côte d'Ivoire, ont montré le rôle déterminant de ces invertébrés dans le fonctionnement du sol. Les vers de terre endogés ingèrent jusqu'à 1000 tonnes de terre par hectare et par an et jouent un rôle fondamental dans la régulation de la dynamique de la matière organique et la structure physique du sol (Lavelle 1978). Ils conservent la structure du sol en régulant l'agrégation et la macroporosité du sol avec des effets très forts sur l'infiltration, le stockage de l'eau et la résistance à l'érosion (Blanchart 1990; Rossi 1998). Ils participent également à la gestion fine des réserves organiques du sol, accélérant ou ralentissant tour à tour la minéralisation à des échelles de temps et d'espaces compatibles avec la nutrition minérale des plantes (Martin 1989).

Malgré le rôle significatif que jouent les macroinvertébrés dans le fonctionnement du sol, ils sont rarement pris en compte et souvent négligés dans l'étude des modèles plantes/sol (Zak et al. 1994) ou dans les modèles de dynamique de la matière organique du sol (exemple du modèle CENTURY, Parton et al. 1993).

En plus de la petite taille et de la forte diversité des organismes du sol, plusieurs raisons expliquent cette omission (Anderson 1995):

- le fait que ces organismes contrôlent indirectement les flux d'énergie dans le sol à travers la régulation de processus biogéochimiques. En effet les macroinvertébrés du sol agissent essentiellement à travers la création de structures (tumulus de vers de terre, termitières, réseaux de galeries, macropores) et l'incorporation de litières ou résidus organiques au sol. L'effet de ces constructions dans le sol persiste même en l'absence des organismes qui les ont créées et agissent souvent de manière cumulée dans les processus du sol.

- le fait que l'effet de la faune est souvent implicitement pris en compte dans des paramètres globaux tels que la densité apparente, le rapport C/N ou l'abondance des réserves organiques largement déterminées par l'effet à long terme de la faune.

Il y a en fait un problème d'échelle. Les biologistes mesurent à une très petite échelle des effets qui ensuite se diluent à l'échelle de perception du pédologue et de l'agronome. Les biologistes ont ainsi souvent ignoré cet effet de dilution qui rend souvent négligeable certains effets directement mesurables de la faune (Lavelle et al. 1998). En plus de la dilution dans l'espace, existe l'intermittence dans le temps à différentes échelles.

1.3. LA FAUNE DU SOL: UNE RESSOURCE À GÉRER?

Face à la rapide diminution de la matière organique du sol dans les agrosystèmes tropicaux à faibles intrants, il est généralement admis que le maintien de la fertilité des sols dans ces systèmes à faible intrants passe par une gestion du stock de matière organique (Swift 1984). Le programme "Tropical Soil Biology and Fertility" a ainsi vu le jour sur la base du paradigme selon lequel "la manipulation des processus biologiques peuvent contribuer à améliorer la fertilité des sols" (Swift 1984). Le réseau "Macrofauna", partie intégrante de "TSBF" a pour objectif d'évaluer le potentiel représenté par les populations de macroinvertébrés, et plus particulièrement de vers de terre pour la conservation ou le rétablissement de la fertilité des sols (Lavelle 1996). L'introduction de vers de terre géophages adaptés aux conditions de l'environnement des agrosystèmes pourrait contribuer à ralentir la chute du stock humique minéralisable et à maintenir la fertilité du sol (Martin 1989) tout en stimulant la croissance (Brown et al 1996). Conjugué à l'apport de résidus de culture ou d'engrais verts, la manipulation des populations de vers géophages pourrait permettre une gestion plus durable des sols cultivés (Lavelle et al. 1989a).

Plusieurs espèces de vers de terre ont été sélectionnées à cet effet pour leur tolérance à diverses perturbations de leur milieu et pour leur large distribution avec pour objectif une manipulation à grande échelle de leurs populations. C'est le cas de l'espèce africaine *Hyperodrilus africanus* qui présente une large distribution régionale. Ce ver originaire des écosystèmes forestiers Ouest-Africains est présent dans les jardins, les cultures annuelles, les jachères et agrosystèmes des pays de l'Afrique de l'Ouest (Côte d'Ivoire, Togo, Bénin, Nigeria) et de l'Afrique centrale (Congo-Brazzavile, République Démocratique du Congo)

(Omodeo 1954; Madge 1969; Hauser 1993; Barois et al. 1993; Tian 1995; Lavelle données non publiées; Tondoh données non publiées).

Dans la région de Lamto, en moyenne Côte d'Ivoire, *Hyperiodrilus africanus* est apparu dans les années 1980 dans les plantations de cocotiers situées au bord du fleuve Bandama et dans les portions de savane protégée du feu. Dans la réserve de Lamto, *Hyperiodrilus africanus* semble avoir été introduit avec la terre apportée avec des plantes ornementales dans un jardin et aurait colonisé la savane adjacente protégée du feu (Lavelle données non publiées). Dans la littérature, hormis les travaux préliminaires de Madge (1969), il n'existe pas d'étude sur la biologie, la démographie et le fonctionnement des populations de cette espèce de ver de terre. Une telle étude s'avère ainsi nécessaire avant toute manipulation agro-biologique.

Plusieurs hypothèses peuvent expliquer la distribution régionale du ver de terre *H. africanus* par rapport aux autres espèces à des distributions plus restreintes:

- une forte capacité de colonisation;
- une stratégie démographique efficace;
- la forte dépendance à la pluviosité car les aires de distribution de l'espèce coïncident avec les régions humides.

Le premier objectif de cette étude est donc l'évaluation des stratégies adaptatives du ver de terre *H. africanus* dans une parcelle de savane protégée du feu de la réserve de Lamto où il est apparu. On suivra la dynamique des populations afin d'identifier les facteurs de l'environnement qui interviennent dans l'abondance et l'activité des populations. L'analyse démographique avec la mesure en parallèle des paramètres pertinents de l'environnement (teneur en eau du sol, pluviométrie, distribution de la matière organique du sol) permettra d'identifier les facteurs régulant la dynamique des populations et d'établir des relations mathématiques à l'aide des paramètres démographiques en vue de la mise au point de modèles prédictifs. Une attention particulière sera accordée à la comparaison de la structure du peuplement de vers de terre de la période 1994-1995 à celle de la période 1971-1972 (avant l'introduction du ver) afin de déceler les éventuelles modifications du peuplement provoquées par l'apparition du ver de terre *H. africanus*.

La seconde partie du travail a consisté à tester l'hypothèse d'un contrôle abiotique de la distribution spatiale du ver de terre *H. africanus* en comparant les structures spatiales des individus à celles du carbone organique, de l'azote total et du rapport C/N du sol. Nous avons également cherché à identifier et à décrire en savane protégée du feu, la structure spatiale de l'assemblage de groupes fonctionnels de vers de terre compactants-décompactants, système dont la résultante en terme de fonctionnement est une dynamique de la structure physique du sol de savane herbeuse (Rossi 1998).

Pour atteindre nos objectifs nous avons eu recours à plusieurs méthodes:

- des prélèvements diachroniques de l'espèce *H. africanus* et de l'ensemble des autres espèces présentes dans le milieu naturel;
- des élevages du ver en conditions de laboratoire et en conditions semi-naturelles pour évaluer les paramètres démographiques et l'effet sur le sol;
- des prélèvements synchroniques et inter-annuels pour étudier la distribution spatio-temporelle des populations de vers de terre.

Après avoir décrit le milieu d'étude et le peuplement de ver de terre, nous étudierons la biologie et la démographie de l'espèce *H. africanus* en conditions de laboratoire et en conditions semi-naturelles. Nous nous intéresserons ensuite à la démographie des populations naturelles dans le but de mettre au point des modèles de simulation de leur dynamique. L'analyse de la variation spatio-temporelle des individus de l'espèce *H. africanus* tenant compte de leur environnement abiotique (ressources organiques) et biotique (autres espèces de vers de terre) constituera la dernière partie de notre travail.

2. LE MILIEU D'ÉTUDE

2.1. LE MILIEU NATUREL

2.1.1. Localisation

La réserve naturelle de Lamto (6° de latitude Nord et 5°02 de longitude Ouest) est située en moyenne Côte d'Ivoire, zone de transition entre la forêt dense humide semi-décidue et la savane guinéenne qui s'engouffre dans le bloc forestier partiellement détruit pour former ce qu'on appelle le "V Baoulé" (Fig. 1). La réserve, couverte d'une mosaïque de forêts et de savanes, couvre une superficie d'environ 2500 ha.

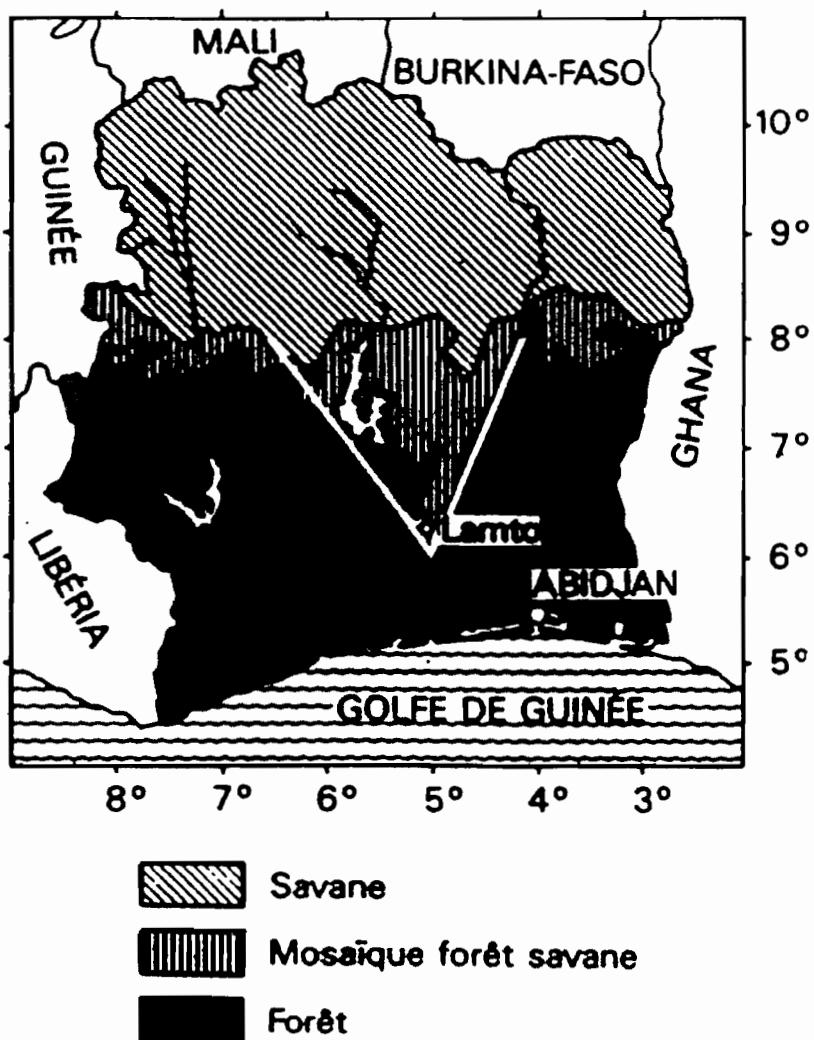


Figure 1. Carte de la végétation de Côte d'Ivoire montrant l'emplacement de la réserve de Lamto (Gautier 1992).

2.1.2. Le climat

Chaud et pluvieux, le climat à Lamto présente une certaine variabilité interannuelle du régime des pluies (Pagney 1988). Cette variabilité pourrait s'expliquer par la situation du climat de Lamto entre un régime pluviométrique monomodal au nord et un régime réellement bimodal au sud. Le rythme saisonnier est subéquatorial à quatre saisons:

- une grande saison de pluies de mars à juillet,
- une petite saison sèche (récession intrapluviale) en août,
- une saison de pluies plus courte de septembre à novembre,
- une grande saison sèche de décembre à février.

Les données climatiques ont été aimablement fournies par la station de géophysique de Lamto.

2.1.2.1. La pluviométrie

2.1.2.1.1. Bilan sur 10 ans

Les précipitations sont distribuées de manière irrégulière autour d'une moyenne annuelle de 1138.1 mm (mesurée sur 10 ans de 1986 à 1996); le minimum enregistré est de 959.3 mm en 1993 et le maximum de 1450 mm en 1988. Les moyennes mensuelles des précipitations sur 10 ans sont inégales et font apparaître les 4 principales saisons. Les précipitations mensuelles varient de 8.4 mm en janvier à 189.7 mm en juin (Fig. 2).

2.1.2.1.2. Période d'étude

Les précipitations enregistrées pendant la période d'étude sont de 1045.5, 1253.1 et 1206.9 mm respectivement en 1994, 1995 et 1996. Seule l'année 1994 présente des précipitations inférieures à la moyenne de 10 ans (92.6 mm de différence). Les précipitations des deux autres années sont excédentaires (Fig. 2).

2.1.2.2. Les températures sous abri

2.1.2.2.1. Bilan sur 10 ans

Les températures sous abri sont élevées. Les minima mensuels varient entre 21.7 et 23.7 °C, et les maxima entre 31.1 et 37.0°C. Les amplitudes thermiques diurnes sont faibles en saison humide (8.9 à 9.7°C) et relativement élevées en saison sèche (11.3 à 13.4°C). La variabilité inter-mensuelle est faible (Fig. 2).

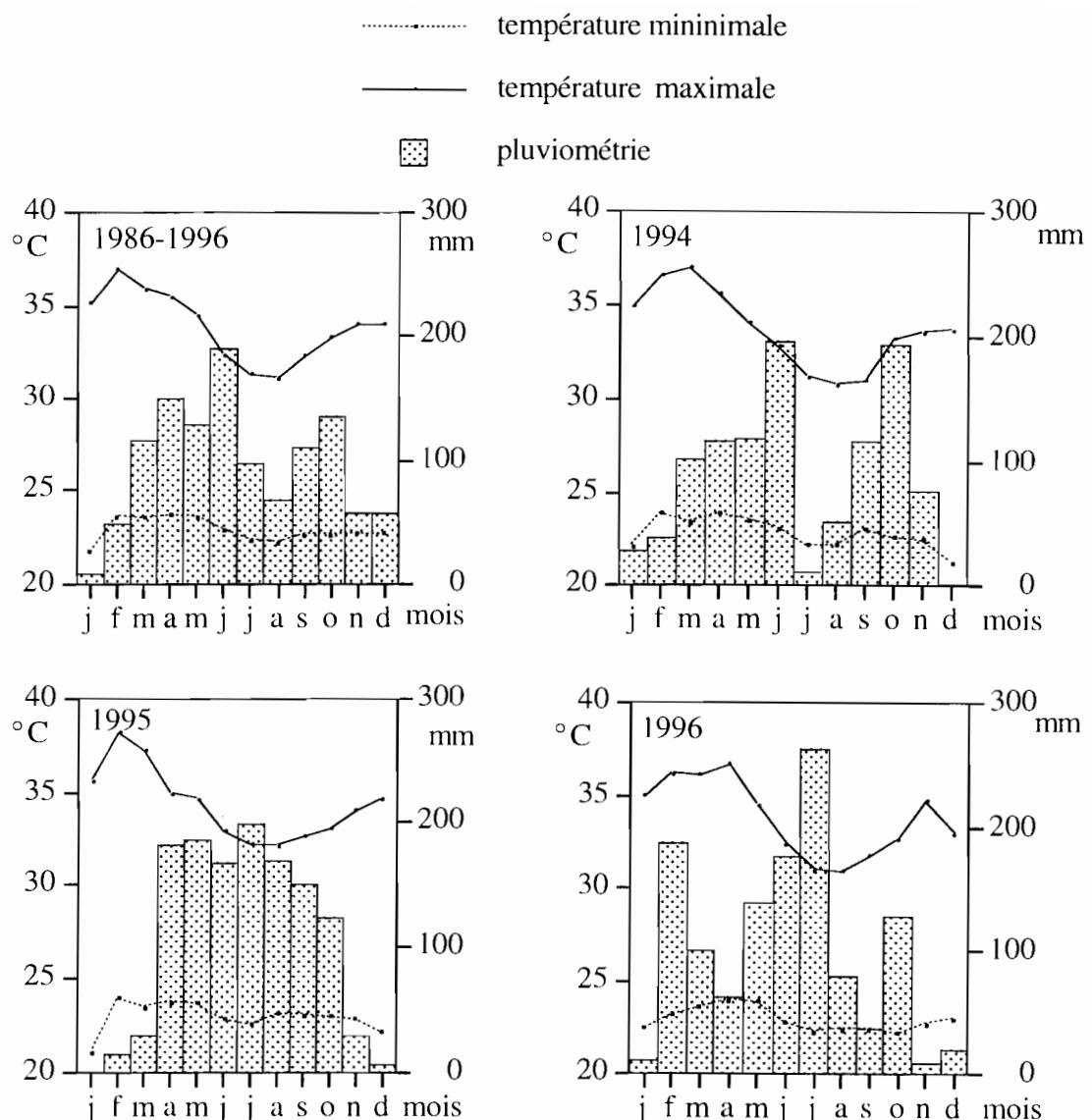


Figure 2. Diagrammes ombrothermiques sur 10 ans (1986-1996) et des années 94, 95 et 96 de la réserve de Lamto.

2.1.2.2.2. Période d'étude

Les températures sous abri de la période d'étude (1994-1996) sont similaires à celles des 10 dernières années. Les amplitudes thermiques journalières sont toujours relativement élevées en saison sèche et plus faibles en saison des pluies. Pendant la période d'étude, les températures diurnes moyennes sont quasi constantes: 28.3°C en 1994, 28.6 °C en 1995 et 28.3 °C en 1996.

2.1.2.3. Les températures du sol

Les mesures ont été réalisées à l'aide de thermomètres enfouis dans les 10 premiers centimètres d'un sol nu.

2.1.2.3.1. Bilan sur 10 ans

Les températures du sol sont constamment élevées. Les minima varient entre 28.5 et 34.6 °C et les maxima entre 29.5 et 36.1 °C. La variabilité inter-mensuelle est faible. Il en est de même pour les amplitudes diurnes qui varient de 1.1 à 1.6 °C.

2.1.2.3.2. Période d'étude

La variation inter-annuelle de la température du sol est faible. Mais les valeurs sont toujours élevées. Les moyennes journalières sont respectivement de 33.1, 31.1 et 32.5 °C en 1994, 1995 et 1996. Les amplitudes journalières sont également faibles. Les températures du sol de la période d'étude sont semblables à la moyenne sur 10 ans.

2.1.3. La végétation

La réserve de Lamto est formée de plusieurs types de savanes (herbeuse, arbustive et boisée avec des intermédiaires), de forêts de plateaux et de forêts galeries (César & Menaut 1974). La savane, principale composante du paysage végétal, est caractérisée par l'omniprésence du palmier rônier (*Borassus aethiopum*). Sur le territoire de Lamto, il existe des zones brûlées tous les ans en début de saison sèche et des portions soustraites de façon plus ou moins totale à l'action du feu.

2.1.4. Le sol

Riou (1974) distingue deux types de sol dans la réserve de Lamto: les sols ferrugineux tropicaux et les vertisols.

2.1.4.1. Les sols ferrugineux tropicaux

La majeure partie de la réserve est occupée par les sols ferrugineux tropicaux qui reposent sur un matériel d'origine granitique. Les couches supérieures sont généralement de texture sableuse. On en distingue plusieurs types suivant la position topographique:

- sur les plateaux présentant souvent des affleurements rocheux, les sols sont assez peu profonds (60 cm) et de texture sableuse. Ils sont généralement érodés et présentent des matériaux de colluvionnement qui progressent le long des versants;
- le long des pentes, le sol sableux en surface évolue en profondeur vers une texture limoneuse;

- dans les bas-fonds se trouvent des sols sableux profonds à hydromorphie temporaire en surface mais permanente en profondeur. Les sols sont formés de colluvions en provenance des pentes.

2.1.4.2. Les vertisols

Les vertisols se développent sur les amphibolites lorsque les pentes faibles limitent l'érosion superficielle et le drainage interne. Ces sols riches en éléments nutritifs, recouvrent une petite partie de la réserve de Lamto.

2.1.5. Généralités sur les organismes du sol de Lamto de la réserve de Lamto

2.1.5.1. La microflore

En savane brûlée, le feu réduit les populations fongiques et bactériennes du sol mais favorise un accroissement relatif des populations d'actinomycètes qui résistent mieux à la sécheresse (Schaefer 1974a). La savane herbeuse à *Loudetia*, mal drainée, présente tout au long de l'année une forte densité de flore anaérobiose. Cette savane se caractérise aussi par sa richesse en algues (Cyanophycées et Chlorophycées filamentueuses) dans l'horizon superficiel (Schaefer 1974b).

2.1.5.2. La faune du sol

La faune du sol à Lamto est très diversifiée. Plus de 20 groupes d'invertébrés ont été étudiés.

La mésofaune est dominée par les enchytreides, les micro-arthropodes et les acariens tandis que la macrofaune est représentée par six grandes unités taxinomiques: les vers de terre, les termites, les myriapodes, les larves endogées de coléoptères et les araignées (Athias et al. 1974).

La biomasse de la macrofaune du sol est largement dominée par les vers de terre. Les termites et les fourmis représentent l'essentiel de la densité. Les myriapodes, les araignées et les larves de coléoptères sont faiblement représentés. Les macroinvertébrés du sol des savanes de Lamto se répartissent en quatres groupes trophiques (Athias et al. 1974):

- 77.5% de géophages (90% des vers de terre appartiennent à cette catégorie ainsi que les termites humivores)
- 13.4% de saprophages (termites champignonnistes et à un degré moindre termites xylophages, larves d'insectes)

- 4.6% de prédateurs (chilopodes, pseudoscorpions, fourmis et larves de coléoptères). La majorité de ces prédateurs se rencontrent dans la litière. La faune du sol est donc peu affectée par cette activité trophique.
- 4.5% de consommateurs primaires (fourmis et termites fourrageurs se nourrissent de feuilles et graines; larves d'insectes, symphiles, protoures et cochenilles sont rhizophages).

2.1.5.3. Le peuplement de vers de terre

Les vers de terre de la réserve de Lamto appartiennent à deux grandes familles (Lavelle 1978) :

- les Megascolecidae, avec trois genres (*Dichogaster*, *Millsonia* et *Agastrodrilus*)
 - les Eudrilidae avec quatre genres (*Chuniodrilus*, *Stuhlmania*, *Eudrilus* et *Hyperiodrilus*).
- A Lamto, les vers de terre se rattachent à trois catégories écologiques (Lavelle 1981):
- les vers épigés (*Dichogaster agilis*, *Dichogaster baeri*), pigmentés et se nourrissant de débris végétaux à la surface du sol. On rencontre quelques espèces (*Dichogaster bolaui*, *Dichogaster saliens*, *Dichogater arboricola*) également dans les couronnes des palmiers rôniers, à la base des palmes.
 - les épi-anéciques (*Millsonia lamtoiana*) pigmentés de vert ou de brun, ils se nourrissent de la terre prélevée dans les horizons superficiels, mélangée à des débris de feuilles de graminées et d'arbres, à des stades de décomposition souvent peu avancés;
 - les endogés: ils vivent à l'intérieur du sol et se nourrissent de la matière organique. Ils sont répartis en trois groupes en fonction de la "concentration relative" de matière organique ingérée:

les polyhumiques (Eudrilidae) se nourrissent dans la strate 0-10 cm et choisissent les zones ou les fractions les plus riches en matière organique;

les mésohumiques (*Millsonia anomala*) se nourrissent d'une terre moyennement riche en matière organique dans la strate 0-20 cm qu'ils ingèrent sans opérer de sélection;

les oligohumiques (*Millsonia ghanensis*, *Dichogaster terrae-nigrae* et *Agastrodrilus sp*) dépourvus de pigment, vivent dans les strates profondes (20-60 cm) pauvres en matière organique.

Le régime hydrique des sols ainsi que l'importance des apports nutritifs liés au degré de boisement déterminent l'effectif des populations (Lavelle 1978). La représentation des différents catégories écologiques varie en fonction du boisement. Les vers épigés et épi-anéciques sont abondants en milieu boisé, alors que les géophages oligohumiques sont plus représentés dans les faciès herbeux. Les endogés polyhumiques et mésohumiques sont présents dans tous les milieux: *M. anomala* est l'espèce qui domine en biomasse alors que les petits Eudrilidae filiformes sont les plus nombreux.

2.2. LA PARCELLE D'ÉTUDE

2.2.1. La végétation

La parcelle d'étude est située dans une zone de savane protégée du feu depuis 1967. De ce fait elle a évolué vers un faciès arbustif avec l'installation d'arbustes et d'arbres de lisière et de forêt. La croissance des arbres et arbustes a contribué à augmenter le recouvrement de la strate arbustive et arborée et à étouffer les plantes de la strate herbacée (Vuattoux 1970).

La végétation est fortement marquée par l'aventice néotropicale *Chromolaena odorata* qui forme des embroussaillements très importants (Photo 1). La parcelle d'étude a donc l'aspect d'une forêt pionnière. Elle présente une pente faible d'environ 4%.

Des relevés floristiques ont permis de noter la présence d'espèces suivantes.

Strate arborée et arbustive

Albizia zygia (Mimosaceae)¹

Entada manii (Mimosaceae)

Afzelia africana (Caesalpiniaceae)

Erythrophleum emarginatum (Caesalpiniaceae)

Pterocarpus erinaceus (Caesalpiniaceae)

Crosopteryx febriluga (Rubiaceae)

Nauclea latifolia (Rubiaceae)¹

Holarrhena floribunda (Apocynaceae)

Erythrophleum guineense (Apocynaceae)

Cussonia barteri (Araliaceae)

Bridelia ferruginea (Araliaceae)

Mimusops kummel (Araliaceae)

Lannea kerstingii (Rutaceae)

Fagara zanthoxyloides (Rutaceae)

Vitex cuneata (Verbenaceae)¹

Diospyros mespiliformis (Ebenaceae)

Ficus sur (Moraceae)

Terminalia glaucescens (Combretaceae)¹

Lannea acida (Anacardiaceae)

Borassus aethiopum (Arecaceae)

Antidesma membranaceum (Euphorbiaceae)

Allophylus africanus (Sapindaceae)

Olax subscropioïdes (Olacaceae)

¹espèce forestière



Photo 1 - Aspect de la parcelle d'étude

Ceiba pentandra (Bombacaceae)¹

Uvaria ovata (Anonaceae)¹

Grewia carpinifolia (Tiliaceae)¹

Cola gigantea (Sterculiaceae)

Strate herbacée

Chromolaena odorata (Asteraceae)

Panicum spp (Poaceae)

Setaria barbata (Poaceae)

2.2.2. Caractéristiques pédologiques

La capacité au champs de la parcelle d'étude est comprise entre 13 et 14% de teneur en eau (pF 2.5); la densité apparente prend des valeurs intermédiaires entre 1.4 et 1.6.

Le sol est de type ferrugineux tropical (ferralsol, classification F.A.O.). Il est principalement de texture sableuse (75% de sable) et faiblement acide (Tableau 1). Les teneurs moyennes en carbone organique et en azote total sont faibles (0.86% et 0.07% respectivement) et décroissent rapidement avec la profondeur (Fig. 3). Par contre le rapport C/N est moyen en surface (12) et augmente avec la profondeur pour atteindre 15.7. La teneur en Ca⁺⁺ (4.52 meq/100) échangeable est élevée et concourt à une teneur en bases échangeables assez élevée (Tableau 1). Le rapport Ca/Mg est de 2.7. La capacité d'échange cationique est également assez forte. Les caractéristiques pédologiques de la savane brûlée diffèrent: le rapport C/N est élevé en surface (14.5) et plus faible en profondeur (11.4); la teneur en Ca⁺⁺ est faible (2.30) et concourt à une faible capacité d'échange cationique (4.37) (Gilot 1994). Le sol de savane protégée semble ainsi présenter des caractéristiques chimiques meilleures que celles de savane brûlée.

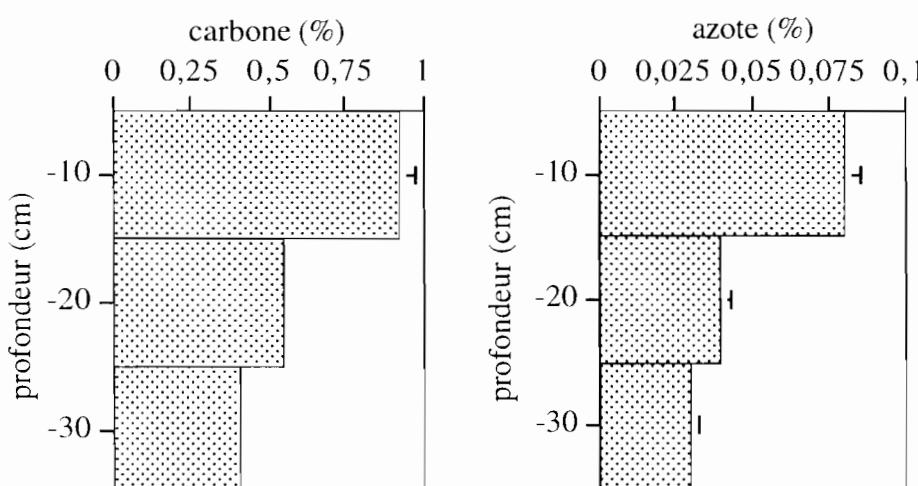


Figure 3. Distribution verticale des teneurs en carbone organique et azote total du sol de savane protégée du feu (n=10).

Tableau 1: Texture et caractéristiques chimiques des 10 premiers centimètres du sol de savane protégée du feu (moyenne \pm erreur standard; n=10)

Sables grossiers (%) 2mm - 200μm	49.7 ± 1.3
Sables fins (%) 200 - 50 μm	25.3 ± 0.6
Limon grossier (%) 50 - 20 μm	3.7 ± 0.5
Limons fins (%) 20 - 2 μm	10.1 ± 0.3
Argiles (%) < 2 μm	11.2 ± 0.6
C (%)	0.86 ± 0.07
N (%)	0.07 ± 0.01
C/N	12.25 ± 0.60
pH eau	6.60 ± 0.13
pH KCl	6.26 ± 0.12
P (ppm)	132.2 ± 12.83
Ca éch (meq/100)	4.52 ± 0.54
Mg éch	1.68 ± 0.14
K éch	0.41 ± 0.05
Na éch	0.15 ± 0.11
CEC	7.09 ± 0.60
S	6.76 ± 0.64

2.2.3. États hydriques du sol

La variabilité de la teneur en eau du sol mesurée par pesée est beaucoup plus marquée que celle de la température pendant la période d'échantillonnage des populations de vers de terre. Cette variabilité est calquée sur le rythme pluviométrique (Fig. 4A). Les courbes ont des allures semblables dans les deux couches du sol (0-10 cm et 10-20 cm). Les plus faibles valeurs sont enregistrées en saison sèche (de décembre à mars, 4.2 à 1.6%) et les plus fortes valeurs se situent en saison de pluies (avril, mai juin octobre, 12.6 à 16.4%). En saison sèche, la couche superficielle du sol s'assèche et les valeurs des teneurs en eau du sol sont voisines de celles de la couche inférieure (Fig. 4A).

2.2.4. La température du sol

La température du sol de la parcelle d'étude est enregistrée par l'intermédiaire de thermomètres enfouis dans les 10 premiers cm du sol, aux 4 coins de la parcelle. Le suivi s'est fait pendant les 19 mois de prélèvement des populations de vers de terre. Les minima mensuels varient de 22.6 à 25.8 °C et les maxima de 27.0 à 34.1 °C (Fig. 4B). La plus

faible valeur est enregistrée à 7 heures pendant la grande saison sèche en janvier (22.6°C) et la plus forte, à 14 heures en février (34.1°C). La température moyenne journalière est de 27.3°C (maximum = 30.3°C , minimum = 24.2°C). Dans l'ensemble, les amplitudes thermiques sont faibles et relativement constantes excepté pendant la saison sèche (Fig. 4B). En effet, pendant la période sèche, l'harmattan, vent sec d'origine sahélo-saharienne, peut engendrer des variations.

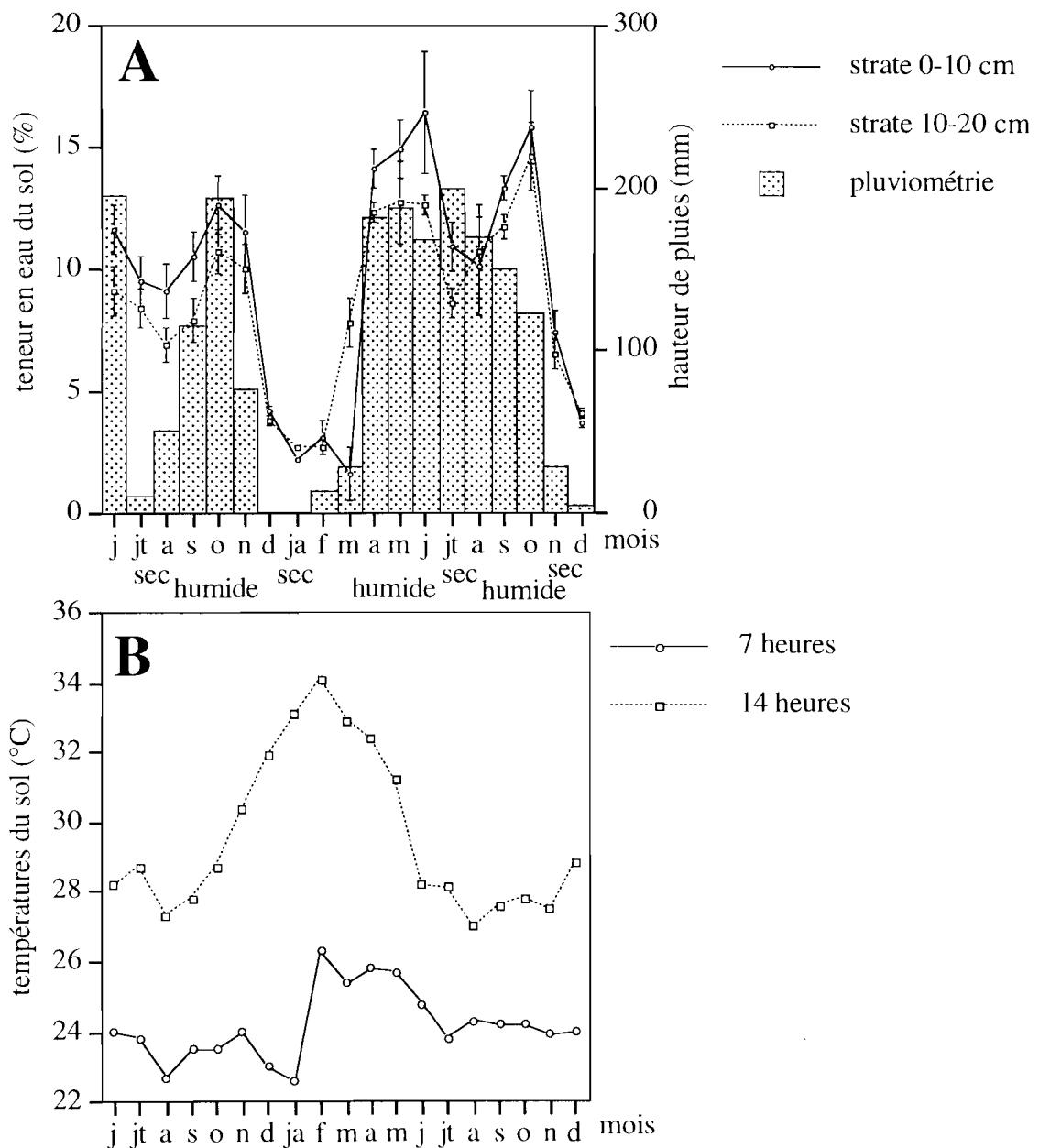


Figure 4. A. Évolution de la teneur en eau (strate 0-10 cm et 10-20cm) du sol de savane protégée du feu en rapport avec la pluviométrie B. Évolution de la température du sol (strate 0-10 cm)

3. DESCRIPTION DE L'ESPÈCE *HYPEROIDRILUS AFRICANUS* ET STRUCTURE DU PEUPLEMENT DE VERS DE TERRE

3.1. DESCRIPTION DE L'ESPÈCE *HYPERIODRILUS AFRICANUS (BEDDARD, 1891)*

Avant d'aborder l'étude des populations du ver de terre *Hyperiodrilus africanus*, il est intéressant de décrire l'espèce. Nous ferons une description aussi bien systématique que biologique dans le but d'exposer les traits d'identification et les particularités biologiques. Concernant la systématique, la description que nous ferons repose essentiellement sur l'observation de la morphologie externe.

3.1.1. Éléments de systématique

Hyperiodrilus africanus est un ver de terre d'environ 15 cm de long (145 à 210 segments) et 2 à 4 mm de diamètre (Beddard 1891; Segun 1976). Il est mince et actif au toucher. La première description a été faite par Beddard (1891) à partir de spécimens collectés des pots de plantes ornementales de la région de Lagos au Nigeria. La partie antérieure est rosâtre alors que les segments postérieurs ont une apparence grise. Le segment péristomial n'est pas entièrement partagé par le prostomium. Ce dernier émet une prolongation étroite en arrière dans le segment péristomial jusqu'à sa limite inférieure: le prostomium est dit prolobique (Fig. 5A). Le clitellum, de couleur jaunâtre est généralement segmenté et recouvre entièrement les segments 14, 15, 16 et 17. Une paire de porophores asymétriques est présente sur le segment 17 et se prolonge en arrière par un pore mâle, le tout formant un V (Fig. 5B). Les pores des spermathèques sont situés sur le segment 13 alors que les pores femelles sont sur les segments 14/15 (Segun 1976). Ce ver de terre se caractérise également par l'absence de soies génitales tandis que les soies normales (permettant l'accrochage l'animal sur un substrat) sont présentes sur chaque segment.

En Côte d'Ivoire, l'espèce *H. africanus* a été récoltée pour la première fois par Omodeo (1954) dans les régions de Man et Gagnoa et ensuite par Lavelle (données non publiées) dans la région de Lamto dans les années 1980 et diverses autres stations du Sud et de Nord (savane arbustive de Ouango-Fitini) de la Côte d'Ivoire.

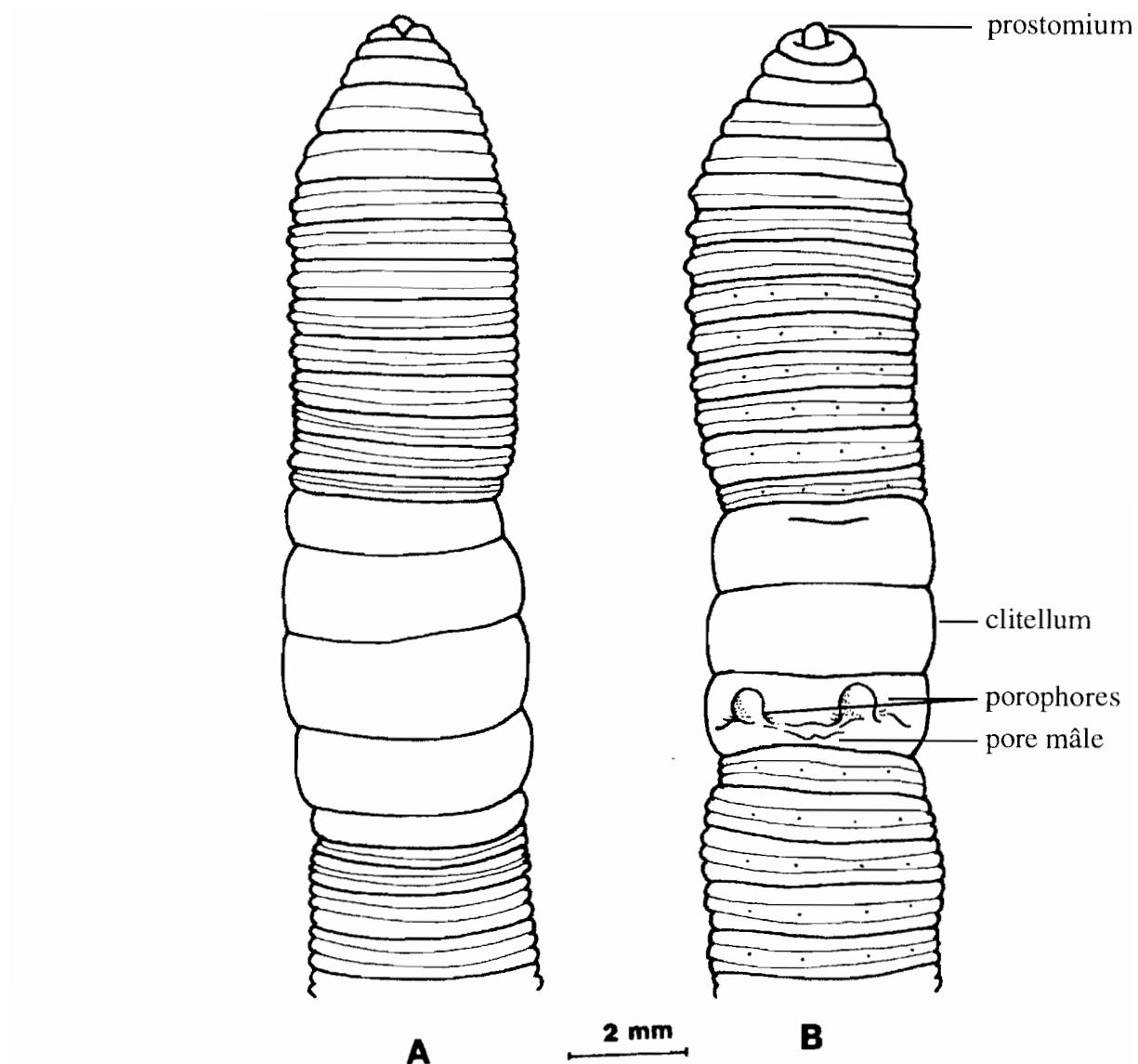


Figure 5. Morphologie externe du ver de terre *Hyperiodrilus africanus* (Moreno, données non publiées) A= vue dorsale; B= vue ventrale.

3.1.2. Éléments de biologie

A la Station d'Écologie de Lamto, ce ver de terre très mobile (Photo 2) sort fréquemment en surface pendant les pluies et peut alors parcourir des distances importantes (10 à 30 m).

Comme la plupart des vers de terre, *Hyperodrilus africanus* se reproduit par l'intermédiaire d'oothèques ou cocons (Photo 3) sécrétés par le clitellum. Le cocon est entouré d'une enveloppe chitineuse remplie d'une substance visqueuse protéique qui sert de nourriture pour l'embryon. Les jeunes individus qui sortent des cocons passent par une phase de croissance avant d'atteindre la maturité sexuelle (apparition du clitellum) et d'entrer dans une phase de reproduction itérative.

Le cycle de vie du ver de terre *H. africanus* peut être résumé à 4 phases essentielles, reconnaissables:

- *les cocons*: ils renferment un nombre variables d'oeufs dont certains vont se développer pour donner des juvéniles;
- *les juvéniles*: ce sont les individus fraîchement sortis du cocon, dont le poids varie entre 2 et 50 mg pour l'espèce étudiée;
- *les immatures*: ils représentent l'ensemble des individus qui après une phase de croissance continue ont atteint un poids supérieur à 50 mg mais se caractérisent par l'absence de clitellum;
- *les adultes*: ce sont les individus reconnaissables à l'oeil nu grâce au clitellum situé à leur partie antérieure. Ils peuvent produire des cocons.

Quelques terminologies spécifiques sont également utilisées dans l'étude des vers de terre.

Le temps de génération représente le temps mis par un individu juvénile sorti du cocon pour devenir adulte et produire des cocons.

La quiescence chez les vers de terre est une léthargie temporaire directement provoquée par un facteur du milieu et dont la manifestation cesse dès que ce facteur disparaît (Bouché 1972). C'est une forme d'activité (vie ralenti) immédiatement réversible quand les conditions de vie redeviennent favorables.

Les vers de terre sont des animaux *hermaphrodites* (possédant sur un même individu des organes de reproduction mâles et femelles). *L'autofécondation* est possible si l'animal est isolé. *La parthénogénèse* (reproduction sexuée uniquement à partir des gamètes femelles) est fréquente chez les vers de terre et entraîne souvent la réduction des organes mâles (Bouché 1972).



Photo 2 - *Hyperodrillus africanus* adulte

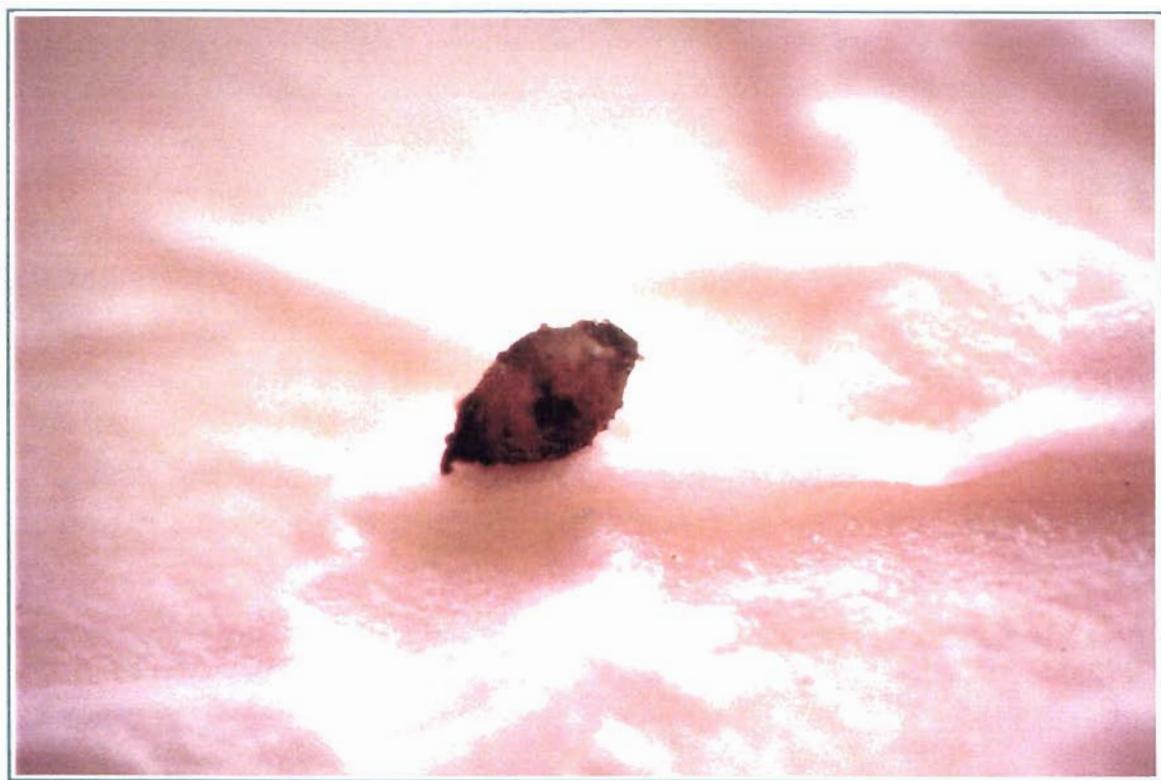


Photo 3 - Cocon du ver de terre *Hyperodrillus africanus*

3.2. TRAITEMENT DES DONNÉES ET ANALYSES STATISTIQUES

Nous avons au recours pour le traitement statistique des données à l'utilisation de test paramétriques et non paramétriques et d'analyses multivariées (analyse en composantes principales, analyse de co-inertie). L'étude de la structure du peuplement de vers de terre s'est faite à l'aide d'indices de diversité spécifique et de l'indice d'agrégation.

3.2.1. Indices de diversité spécifique

La diversité spécifique est une mesure de la composition en espèces d'un peuplement qui tient compte du nombre d'espèces et de leur abondance relative (Legendre & Legendre 1984a). L'indice de Shannon est la formule mathématique la plus utilisée. A l'aide de cet indice de diversité nous avons réalisé une étude comparative du peuplement de vers entre les années 1971-1972 (avant l'apparition de l'espèce) et les années 1994-995 (après l'apparition de l'espèce).

3.2.1.1. L'indice de Shannon

$$\text{L'indice de Shannon est } H = -\sum_i^n p_i \log_2 p_i$$

où $p_i = \frac{n_i}{N}$ est la fréquence relative de l'espèce i dans le peuplement, N étant l'effectif total.

Les valeurs élevées de l'indice de Shannon correspondent à une grande diversité spécifique du peuplement étudié.

3.2.1.2. L'équitabilité

Pour un peuplement donné, l'équitabilité renseigne sur la répartition des effectifs entre les différentes espèces S (Barbault 1982). Ainsi, le calcul de l'indice de diversité spécifique doit toujours s'accompagner de celui de l'équitabilité car deux peuplements à physionomie différente peuvent avoir la même diversité (Barbault 1982). L'équitabilité s'obtient en rapportant la diversité observée à la diversité théorique maximale du peuplement:

$$E = \frac{H}{\log_2 S}$$

$\log_2 S$ représentent H_{\max} (diversité atteinte lorsque toutes les espèces ont la même abondance) et S , la diversité spécifique.

L'équitabilité varie de 0 à 1 et tend vers 0 quand la quasi-totalité des effectifs est concentrée sur une espèce. Elle prend la valeur 1 quand toutes les espèces ont la même abondance.

L'équitabilité est une mesure objective du degré de diversité atteinte, affranchie du facteur S .

3.2.2. L'indice d'agrégation de Taylor (Taylor's Power Law)

Dans la littérature, il existe un grand nombre d'indices mathématiques pour caractériser la dispersion spatiale des populations (Elliot 1971): le rapport variance sur moyenne, l'indice de Morisita, l'indice de la loi binomiale négative et l'indice b de la loi de Taylor. L'indice de Morisita et l'indice b de Taylor donnent une mesure relativement fiable de l'agrégation lorsque des populations de densités variables sont étudiées (Rossi 1998). Nous utiliserons l'indice synthétique b de Taylor pour caractériser la dispersion spatiale des populations de vers de terre de la savane protégée du feu sur les 19 mois d'échantillonnage.

Définition et principes

L'indice d'agrégation de la loi de Taylor mesure l'agrégation moyenne d'une population donnée (Taylor 1961; 1984). Il repose sur une relation non linéaire entre la moyenne (m) et la variance (σ^2) d'une population: $\sigma^2 = am^b$

a et b sont déterminés par une régression linéaire simple entre m et σ^2 après transformation logarithmique $\log\sigma^2 = \log a + b \log m$.

Le paramètre b est l'expression de l'agrégation de la population étudiée. Il est utilisé comme un indice de dispersion (Taylor 1971; 1984; Taylor et al. 1988):

- $b=1$ distribution de type régulière;
- $b=0$ distribution de type aléatoire;
- $b>1$ distribution de type agrégée.

Les écarts de densités entre les prélèvements pour chaque population sont absorbés par paramètre a et ne jouent donc pas sur les valeurs estimées de b (Taylor 1984).

L'indice d'agrégation de la loi de Taylor donne une valeur synthétique de la dispersion spatiale de population (Rossi & Lavelle 1998). Nous l'utiliserons pour caractériser le mode de distribution spatiale de chaque population de vers de terre sur les 19 mois d'échantillonnage, toute saison confondue.

3.2.3. Analyses statistiques des résultats d'élevages du ver de terre *Hyperodrilus africanus*

L'analyse statistique des résultats des élevages a été réalisée à l'aide de tests paramétriques (analyse des variances (ANOVA), test t) et non paramétriques (test U de Mann-Whitney et test de Kruskall-Wallis); selon que les variables ont une distribution normale ou non (Sokal & Rolf 1995).

Nous avons utilisé la statistique non paramétrique de Kaplan-Meier (1958) pour estimer l'espérance de vie à la naissance, l'évolution de la probabilité de survie de l'espèce *H. africanus* dans les élevages au laboratoire et en conditions semi-naturelles.

La méthode de Kaplan-Meier repose sur le principe suivant: être encore en vie après t jour implique d'avoir survécu au temps 1, au temps 2 puis au temps t (Hill et al. 1990). Cette affirmation se traduit en terme de probabilité par: $S(t) = \Pr(T \geq t) = 1 - F(t)$, où:

- T est l'espérance de vie au temps t
- $S(t)$ est probabilité de survie au délai de t
- $F(t) = \Pr(T < t)$ est probabilité de décès au temps t

$S(t)$ est une fonction en escalier décroissante telle que: $\lim_{t \rightarrow \infty} S(t) = 0$ et $S(0) = 1$.

La comparaison des courbes de survie (pour savoir si les différences observées entre elles résultent des fluctuations aléatoires) se fait à l'aide du test non paramétrique du logrank qui dépend de l'ordre dans lequel les décès se sont produits et non des valeurs de l'espérance de vie. Soit q_t la proportion de vers ayant survécu au temps t, $q_t = (n_t - m_t)/n_t$ où:

- t: instants auxquels des décès sont observés;
- n_t : le nombre de vers en vie juste avant t;
- m_t : le nombre de décès observés à l'instant t.

La probabilité de survie $S(t)$ des vers à la fin des élevages est estimée par le produit des estimation q_t : $S(t) = q_t \times q_{t-1} \times \dots \times q_1 \times 1$. Seuls interviennent dans le calcul, les temps où les décès ont été observés.

L'estimation de l'espérance de vie T est fonction du temps t de décès des individus et du nombre d'individus encore vivants à la fin de l'expérimentation: on attribue la valeur 1 aux individus vivant et 0 à ceux qui sont décédés.

La méthode de Kaplan-Meier est couramment utilisée dans le corps médical pour estimer les données de survie des patients au cours des évaluations thérapeutiques (Hill et al. 1990).

Les calculs des paramètres de survie ont été réalisés à l'aide du module "Survie" du logiciel Statview 4.51.

3.2.4. L'analyse en composantes principales (ACP)

D'une manière générale, l'analyse factorielle permet d'étudier de manière synthétique un tableau de données individus-caractères: p caractères sont mesurés sur n individus. Ces caractères peuvent être de type quantitatif ou qualitatif, mais codés numériquement.

L'analyse en composantes principales ou ACP est une méthode d'analyse factorielle qui permet de traiter des variables aléatoires quantitatives de type continu (Tamassone et al., 1993). L'ACP a pour but d'évaluer la ressemblance entre les individus c'est à dire de déterminer quels sont les individus qui se ressemblent, quels sont ceux qui ne se ressemblent pas et si il existe des groupes homogènes d'individus (typologie des individus), à l'aide des relations entre variables.

3.2.4.1. Principe

L'ACP est une méthode factorielle de réduction du nombre de caractères initiaux et de construction de nouvelles variables synthétiques indépendantes et appelées facteurs. Les caractères synthétiques ainsi obtenus sont des combinaisons linéaires des caractères d'origine (Bouroche & Saporta 1982). L'ACP procède par 4 étapes:

- la construction d'une matrice résumant l'information contenue dans le tableau de données;
- l'extraction des valeurs propres et des vecteurs propres de la matrice. Les vecteurs propres déterminent les axes principaux de la matrice. La valeur propre associée à un axe principal donné est la variance des coordonnées des individus sur cet axe. Elle indique dans quelle mesure un axe est explicatif des variations observées;
- l'identification des facteurs principaux à partir du pourcentage d'inertie expliqué par chaque axe principal. Les axes principaux sont orthogonaux et indépendants par construction;
- la représentation des caractères et des objets dans un espace réduit défini par les axes.

3.2.4.2. Mise en oeuvre

Au cours de notre étude, nous avons utilisé deux variantes de l'ACP: l'ACP classique normée (réalisée à partir d'une matrice de corrélation) et l'ACP classique centrée (avec une matrice de covariance) (Thioulouse et al. 1997).

On utilise l'ACP normée quand les variables ne sont pas exprimées dans la même unité. Les variables subissent une transformation initiale appelée normalisation qui comporte deux étapes: le centrage et la réduction. La matrice utilisée est une matrice de corrélation.

On centre les variables ou caractères en soustrayant à chaque valeur la moyenne arithmétique de l'échantillon. Chaque variable a ainsi une moyenne nulle. Cette opération permet de ramener le centre de gravité du nuage de points à l'origine des n axes définis par les n variables. La réduction des variables passe par une divisions des valeurs par l'écart-type de l'échantillon. La réduction ramène la variance de toutes les variables à 1.

L'ACP centrée s'emploie pour un ensemble de variables de même unité, en particulier sur les tableaux de relevés-espèces. La transformation initiale des données est le centrage; on utilise une matrice de covariance pour l'extraction des valeurs et vecteurs propres.

Les calculs et représentations graphiques ont été réalisés avec le logiciel ADE 4 (Thioulouse et al. 1997)

3.2.5. L'analyse de Co-inertie

L'analyse de co-inertie a été utilisée dans le but de comparer la structure du peuplement de vers de terre de la savane protégée du feu en "71-72" et en "94-95", c'est à dire après l'apparition du ver de terre *H. africanus*.

Définition et principes

L'analyse de co-inertie ou de co-structure est une méthode de couplage de tableaux qui vise à analyser simultanément deux tableaux de données (Mercier et al. 1992; Chessel & Mercier 1993; Dolédec & Chessel 1994). Dans le domaine de l'écologie et de l'agronomie, ces deux tableaux correspondent souvent à un tableau de variables de l'environnement (ou variables du milieu, tableau M) et un tableau floro-faunistique (tableau F). L'objectif est de décrire la structure commune aux deux tableaux portant sur les mêmes unités statistiques. Pour ce faire, l'analyse de co-inertie recherche des couples d'axes (un pour chaque tableau) tels que la corrélation ou la covariance soit maximale.

La signification de la co-structure entre les deux tableaux peut être testée à l'aide d'un test par permutation. Le but 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 (1000) des lignes des tableaux (Dolédec & Chessel 1994). Chaque permutations donne une estimation de la co-inertie et on obtient une distribution de fréquence sous l'hypothèse nulle "absence de structure commune entre les tableaux". On compare ensuite la valeur observée avec la distribution sous l'hypothèse nulle au seuil de 5%.

Les calculs et représentations graphiques ont été réalisées avec le logiciel ADE 4 (Thioulouse et al. 1997).

3.3. LE PEUPLEMENT DE VERS DE TERRE

Le fonctionnement des populations du ver de terre *H. africanus* ne peut être compris sans référence à leur environnement. Il faudra donc considérer le système population-environnement plutôt que le système population seul (Barbault 1993). D'une manière générale, l'environnement comprend les conditions micro-climatiques, la nature physico-chimique du substrat, les sources de nourriture et les autres populations qui peuvent interagir avec l'espèce étudiée soit positivement ou soit négativement. C'est pourquoi toutes les espèces de vers de terre sont collectées avec l'espèce *H. africanus*. L'humidité pondérale des deux premières strates de chaque bloc de sol où sont récoltés les vers est mesurée. La température du sol est également enregistrée à l'aide de thermomètres enfouis à 10 cm de profondeur, aux 4 coins de la parcelle pendant toute la période d'échantillonnage. Les individus des autres espèces de vers de terre ont été prélevés avec l'espèce *H. africanus* dans le but d'évaluer son rôle dans la structuration du peuplement de vers de terre.

L'objectif de ce sous-chapitre est de comparer le peuplement de vers de terre des années 71-72 (Lavelle 1978) avant l'introduction d'*H. africanus* à celui des années 94-95. Nous étudierons ainsi l'impact de la colonisation de la savane protégée du feu par le ver de terre *H. africanus* sur la structure et l'organisation du peuplement de vers de terre.

3.3.1. Les prélèvements sur le terrain

3.3.1.1. Échantillonnage des peuplements

L'échantillonnage stratifié consiste à subdiviser une population hétérogène en sous-populations ou "strates" plus homogènes. La population hétérogène d'effectif N est ainsi découpée en k strates plus homogènes d'effectif N_k de telle sorte que $N = N_1 + N_2 + N_3 + \dots + N_k$. Un échantillon indépendant est par la suite prélevé au sein de chacune des strates en appliquant un plan d'échantillonnage au choix de l'écologue (Frontier 1983). Cette méthode s'avère utile pour une étude diachronique du peuplement de vers de terre. En effet, on considère qu'à un temps donné, les caractéristiques démographiques et la structure du peuplement sont à l'image de celle des populations moyennes des strates échantillonnées.

L'échantillonnage aléatoire simple stratifié des peuplements de vers de terre s'est effectué sur une parcelle de 50 m de large et 95 m de long dans une zone de savane protégée du feu depuis 1967. Sur son pourtour sont implantés des piquets tous les 5 m de façon à la quadriller entièrement. On a ainsi 10 "colonnes" et 19 "lignes", ce qui fait en tout 190 carrés de 25 m² (Fig. 6). Tous les mois, on choisit un carré au hasard dans chaque colonne, soit 10 carrés au total.

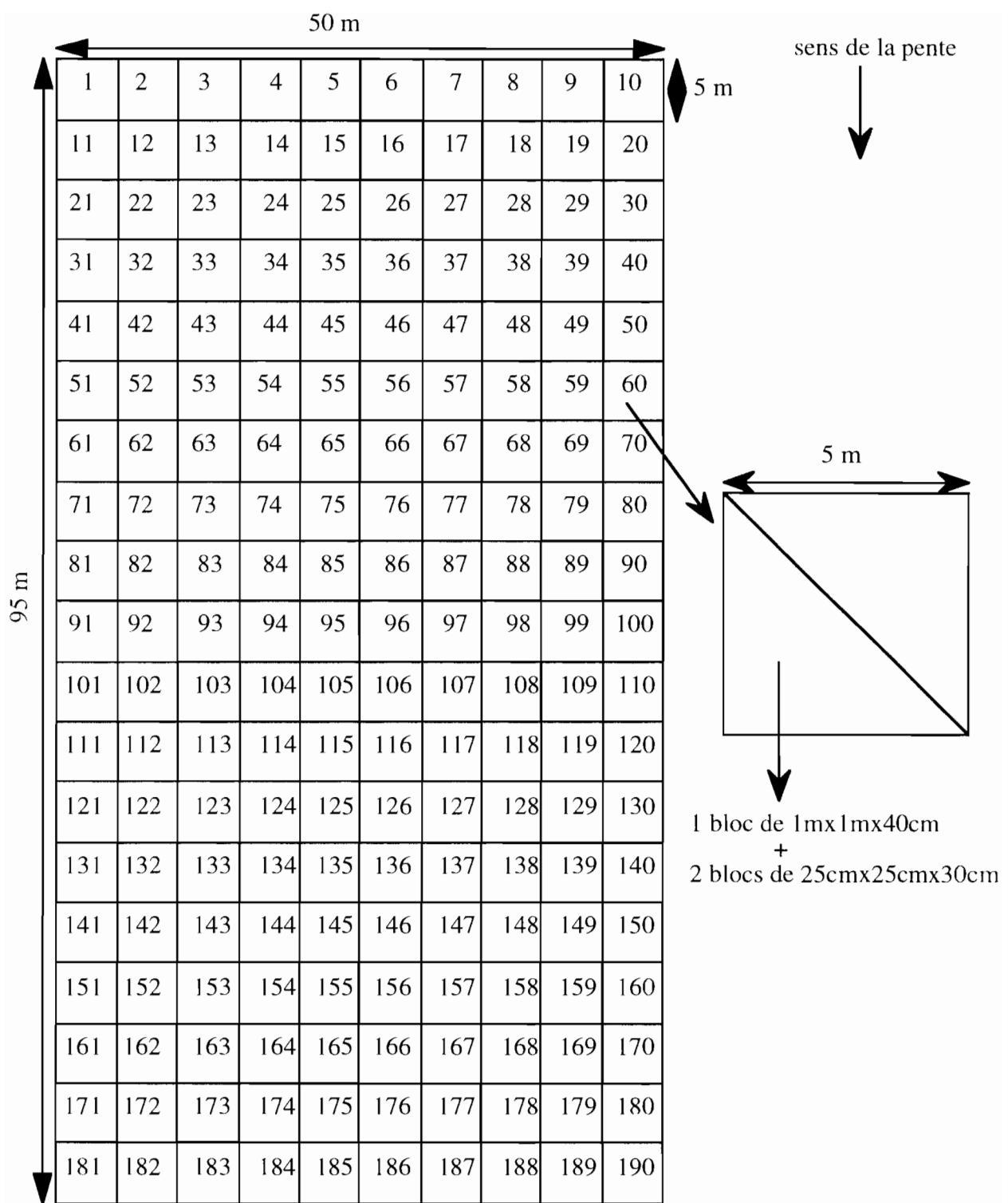


Figure 6. Représentation schématique de la parcelle d'étude

Dans chaque carré de 25 m², on délimite à gauche ou à droite de la médiane, un relevé d'1 m² de surface et deux monolithes de 25x25x30 cm jouxtant le premier. L'objectif est d'avoir une surface totale échantillonnée suffisante tout en corrigeant par le tri minutieux de petits échantillons, l'erreur du tri manuel direct sur la grande surface (Lavelle 1978).

Nous disposons donc, pour chaque mois de 10 blocs d'1 m² et de 20 blocs de 1/16 de m² pour l'analyse du peuplement de vers de terre. Le suivi de ce peuplement sur le terrain s'est fait sur 19 mois, de juin 1994 à décembre 1995. L'échantillonnage s'est fait en deux étapes: de juin 94 à mars 95, les 100 premiers carrés de la parcelle et le reste d'avril à décembre 1995.

3.3.1.2. Méthodes d'extraction des vers de terre

Deux méthodes principales peuvent être utilisées pour la récolte des vers de terre (Bouché 1969): les méthodes dites "éthologiques" et les méthodes "physiques".

Les méthodes "éthologiques" regroupent les procédés qui consistent à faire remonter l'animal à la surface du sol sous l'action de solutions chimiques (de permanganate de potassium ou de formol) ou d'excitants physiques (électricité). Elles sont plus utilisées dans les pays tempérés où les vers vivent majoritairement près de la surface ou dans des galeries qui débouchent à la surface.

Les méthodes physiques consistent en un tri actif par l'expérimentateur d'un échantillon de sol donné. Le tri peut être manuel direct ou manuel après élimination de la fraction organique du sol par "lavage-tamisage". Ces méthodes ont été utilisées pour les études quantitatives à Lamto (Vaillaud 1963; Vincent 1969; Lavelle 1971 & 1978) où le sol est de texture sableuse et où les vers ne construisent pas de galeries débouchant à la surface. Nous avons ainsi appliqué:

- le tri direct sur des surfaces de 1 m² par strates de 10 cm jusqu'à 40 cm de profondeur;
- le tri après lavage-tamisage d'échantillons plus petits (25x25x30 cm). A quelques différences près, ces deux méthodes sont inspirées de celles de Lavelle (1978).

Nous avons utilisé 40 cm de profondeur pour les grands échantillons par analogie avec (Lavelle 1978) pour faciliter les comparaisons avec ses données. Pour les petits échantillons par contre, nous avons utilisé 30 cm car l'espèce *H. africanus* (dont nous voulons corriger les effectifs) est absente dans les 10 derniers cm du sol.

3.3.1.2.1. Le tri manuel direct

Le tri manuel consiste d'abord à débarrasser la surface à échantillonner de sa végétation. On délimite ensuite une surface d'1 m². Sur deux côtés parallèles du carré, on creuse deux tranchées de 50 cm de large et profondes de 40 cm, pour permettre l'installation confortable des expérimentateurs (Photo 4).



Photo 4 - Tri manuel d'un bloc de sol de 1m²

Le tri se fait dans des plateaux à partir des mottes de terre prélevées à l'aide d'une houe par strates de 10 cm. Les individus prélevés sont conservés dans du formol à 4%. Au laboratoire, on identifie et on pèse chaque individu, séparément.

3.3.1.2.2. Le tri manuel après lavage-tamisage

L'unité d'échantillonnage (bloc de 25x25x30 cm) prélevée et découpée sur le terrain en strates de 10 cm est transportée au laboratoire.

Le lavage-tamisage a lieu de la façon suivante: une poignée de terre est placée dans un seau de 9 litres rempli d'eau au 2/3 émiettée et mise en suspension par un mouvement circulaire de la main. Lorsque toutes les particules du sol sont en suspension, on arrête brusquement de tourner et on verse fermement le contenu du seau sur un tamis à maille carré de 2mm disposé sur un autre seau de même contenance. On arrête de verser lorsque, toute l'eau ayant coulé, il ne reste au fond que du sable grossier. On recueille sur le premier tamis, les vers et cocons de moyenne et grande taille. On prend ensuite un deuxième seau et on répète la même opération sur un autre tamis à maille de 400 µm avec le contenu du seau. Là, on recueille les petits vers de terre et les cocons de petits Eudrilidae. Chaque individu est ensuite identifié et pesé.

3.3.1.3 Correction de la biomasse des vers de terre "formolés"

Les vers de terre conservés dans du formol à 4% perdent du poids. Il est donc nécessaire de faire une correction pour obtenir leur biomasse réelle. Des échantillons des espèces *D. agilis* (50 individus), *D. baeri* (50 individus), *H. africanus* (100 individus), *M. anomala* (50 individus) et de petits Eudrilidae (50 individus) ont été pesés vivants puis morts après 24 heures passées dans du formol, afin d'évaluer la perte de poids. Nous avons ainsi établi des facteurs multiplicatifs pour chaque espèce pour avoir une biomasse fraîche (Tableau 2).

Tableau 2. Perte de poids et indice de correction (moyenne ± erreur standard) des biomasses des vers de terre "formolés"

	Perte poids (%)	Facteur multiplicatif
<i>D. agilis</i>	30.70 ± 0.29	1.46 ± 0.01
<i>D. baeri</i>	19.05 ± 2.01	1.32 ± 0.01
<i>H. africanus</i>	12.86 ± 0.08	1.15 ± 0.00
<i>M. anomala</i>	26.27 ± 0.44	1.39 ± 0.01
<i>petit Eudrilidae</i>	23.82 ± 0.25	1.29 ± 0.01

3.3.2. Résultats

Le peuplement de vers de terre récolté pendant toute la période d'étude (juin 1994-décembre 1995) est composé de 8 espèces:

- *Dichogaster agilis* (Megascolecidae)
- *Dichogaster baeri* (Megascolecidae)
- *Millsonia lamtoiana* (Megascolecidae)
- *Millsonia anomala* (Megascolecidae)
- *Millsonia ghanensis* (Megascolecidae)
- *Dichogaster terrae-nigrae* (Megascolecidae)
- *Hyperodrilus africanus* (Eudrilidae)
- petits Eudrilidae (*Chuniodrilus zielae* et *Stuhlmannia porifera*).

Les espèces *Chuniodrilus zielae* et *Stuhlmannia porifera* ont été rassemblées en un seul groupe car elles sont en général difficilement distinguables à l'oeil nu et l'identification des immatures repose sur des caractères anatomiques internes difficiles à discerner (Lavelle 1978). Les adultes sont identifiables après fixation et il est possible de connaître ainsi la proportion de chaque espèce. Nous nous sommes néanmoins contentés de les rassembler en un groupe car elles sont morphologiquement assez proche et semblent remplir des fonctions similaires dans l'écosystème sol (Lavelle 1978; Blanchart 1990).

3.3.2.1. Variation saisonnière de l'abondance du peuplement de vers de terre en 1994-1995

Les espèces *D. agilis*, *D. baeri*, *H. africanus*, *M. anomala* et les petits Eudrilidae sont les principales espèces du peuplement (Fig. 7 et 8; annexes 1a et 1b; p. 189-190).

Dans l'ordre décroissant, les densités moyennes maximales sont respectivement de 177.5, 67.4, 33.9, 27.6, 18.2, 2.0, 1.9, 0.3, 0.1 individus au m² pour les petits Eudrilidae, *H. africanus*, *M. anomala*, *D. agilis*, *D. baeri* (Fig. 7). Les petits Eudrilidae représentent l'essentiel du peuplement quelque soit la saison. Leur densité relative varie de 45.2 % (septembre 94) à 76.8% du peuplement total (avril 95) (Fig. 8). Viennent ensuite les espèces *H. africanus* (7.7 à 27.9%), *M. anomala* (5.6 à 26.1%), *D. baeri* (0.7 à 14.5%) et enfin *D. agilis* (3.2 à 13.8%).

L'espèce *M. anomala* présente la plus importante biomasse moyenne au m² (24.3 g) (Fig. 7). Elle est suivie de *H. africanus* (18.9), *D. baeri* (9.6), des petits Eudrilidae (5.4), et de *D. agilis* (3.3). L'espèce *M. anomala* domine le peuplement avec cependant quelques exceptions. Elle peut représenter jusqu'à 68.1% de la biomasse totale (Fig. 8). Dans les mois de novembre et décembre 1995, *D. baeri* domine le peuplement avec respectivement 33.3 et 45.5% de biomasse relative.

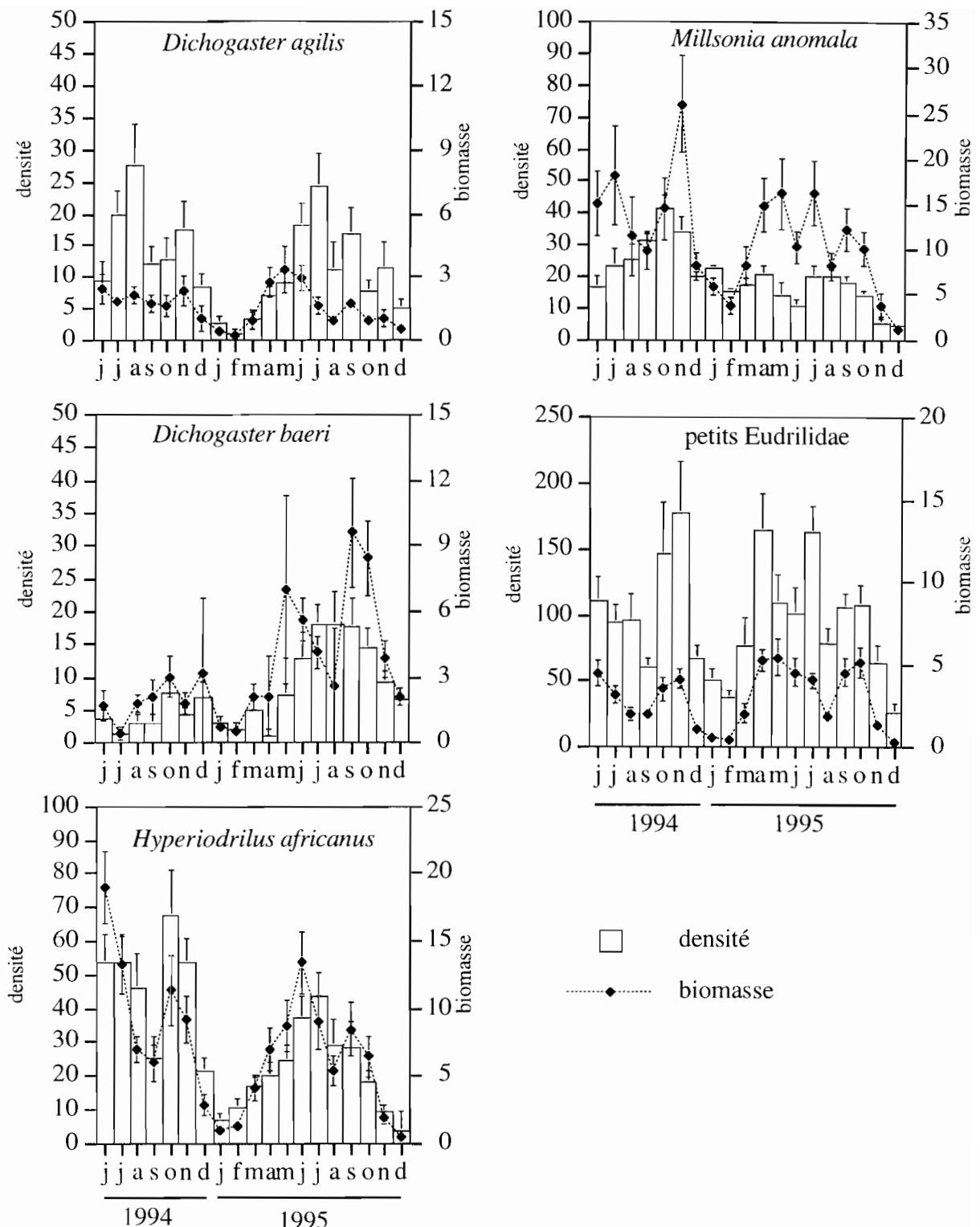


Figure 7. Variations saisonnière de la densité (individus m^{-2}) et de la biomasse ($g m^{-2}$) des principales espèces de peuplement de vers de terre

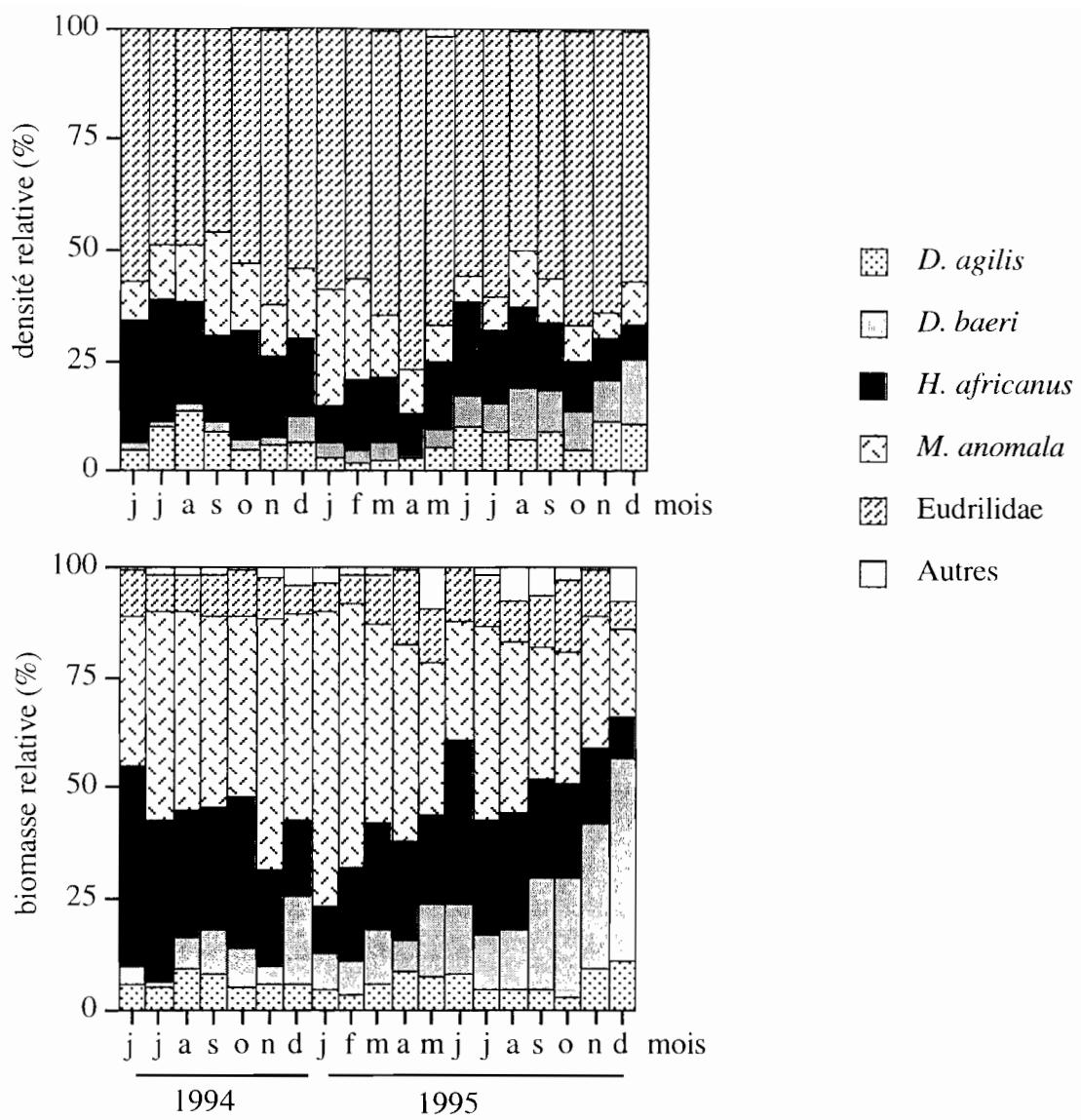


Figure 8. Proportion en densité et biomasse prise par chaque espèce dans le peuplement de vers de terre

L'espèce *H. africanus* représentent 45.2% du peuplement en juin 1994. Les petits Eudrilidae (6.4 à 16.8%) et *D. agilis* (2.9 à 11.2%) sont les vers de terre à plus faible biomasse. Il faut noter que les fluctuations saisonnières sont bien plus marquées dans le cas de la biomasse. Les espèces *H. africanus* et *D. baeri* sont plus sensibles au variations saisonnières.

3.3.2.2. Étude de la dispersion spatiale des populations à l'aide de l'indice b de Taylor

Les espèces de vers de terre ont toutes des valeurs de b supérieures à 1 (Tableau 3). Ce qui indique que les populations respectives ont des distributions de type agrégatif. La valeur de b n'a pu être calculée pour *M. ghanensis* car sa variance est de 0. Les graphes de régression linéaire des différentes espèces sont en annexe 2 (p. 191). Les valeurs de b sont significatives ($p<0.01$) sauf pour l'espèce *D. terrae-nigrae*. Les espèces *H. africanus* et *M. anomala* et les petits Eudrilidae présentent les plus forts coefficients d'agrégations (Tableau 3).

Tableau 3. Paramètres de "l'indice d'agrégation de Taylor" des espèces de vers de terre de la savane protégée du feu

	valeur de b	erreur standard	probabilité
<i>D. agilis</i>	1.528	0.132	0.0001
<i>D. baeri</i>	1.315	0.184	0.0001
<i>M. lamtoiana</i>	1.144	0.060	0.0001
<i>H. africanus</i>	1.777	0.135	0.0001
<i>M. anomala</i>	1.652	0.184	0.0001
petits Eudrilidae	1.750	0.270	0.0001
<i>Agastrogrilus sp</i>	1.235	0.103	0.0001
<i>D. terrae-nigrae</i>	1.937	0.956	0.1901

3.3.2.3. Structure des peuplements de vers de terre "71-72" et "94-95"

L'étude comparative des peuplements de vers de terre des années "1971-1972" et "1994-1995" s'est faite par l'intermédiaire des indices de diversité spécifique et par le suivi de l'abondance mensuelle des populations. Nous utiliserons dans une phase ultime l'analyse de co-inertie pour décrire la structure des populations et établir les éventuelles relations existantes.

3.3.2.3.1. Comparaison de la diversité entre peuplements

Les valeurs mensuelles des indices de Shannon (H) et de l'équitabilité (E) pour la période 94-95 sont élevées par rapport à celles de la période 71-72 (Fig. 9). En "1971-1972", l'indice H varie de 1.48 à 1.85 et l'équitabilité de 0.47 à 0.58 alors qu'en "1994-1995", l'indice de Shannon et l'équitabilité varient respectivement de 1.88 à 2.44 et de 0.59 à 0.77. La valeur moyenne de l'indice de Shannon en 1994-1995 (2.24 ± 0.033) est supérieure à celle de "1971-1972" (1.61 ± 0.028). Il en est de même pour l'équitabilité: 0.71 ± 0.012 en

"1994-1995" contre "0.51±0.09" en "1971-1972". Les différences observées entre ces deux périodes sont significatives (test t, p<0.001).

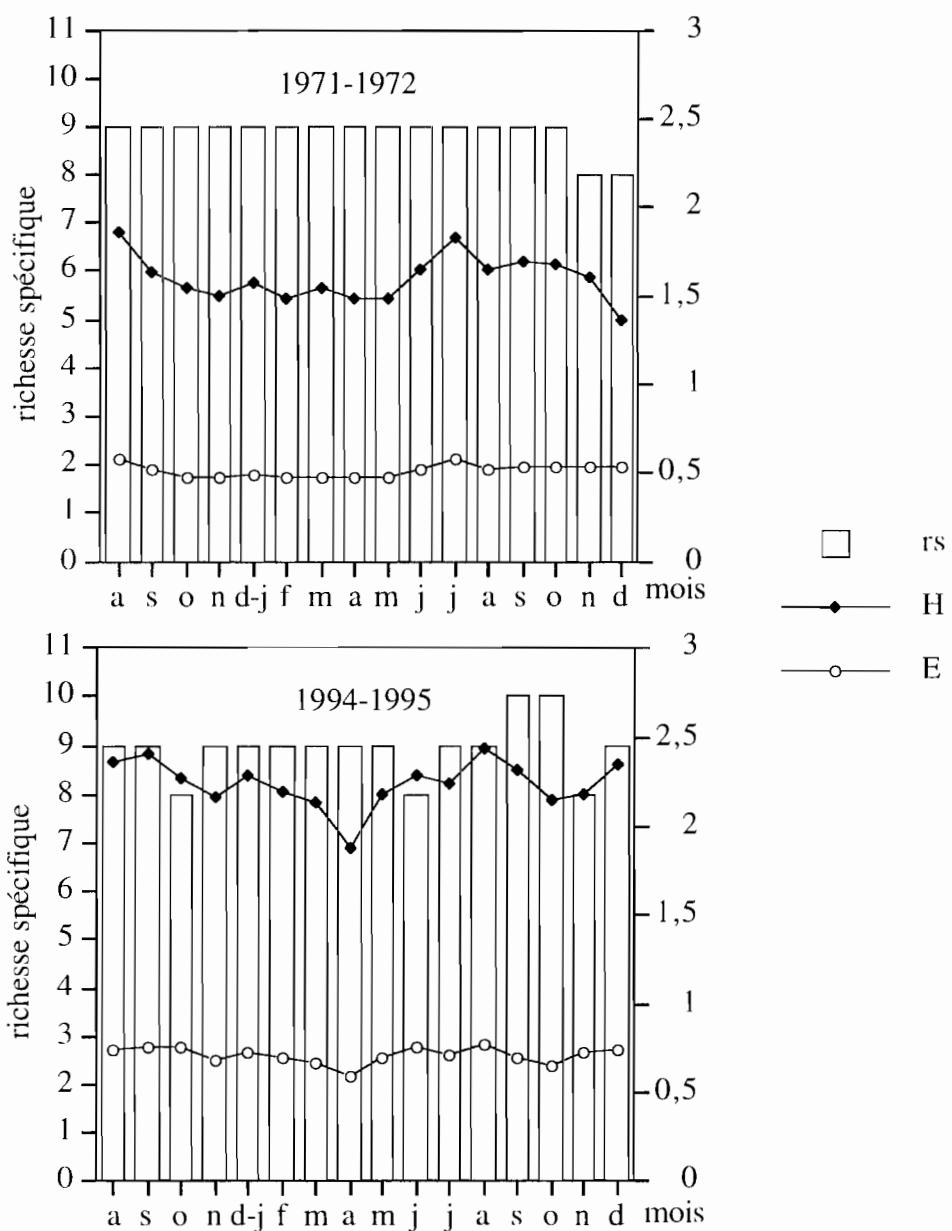


Figure 9. Diversité des peuplements de "71-72" et "94-95". rs, H, E représentent respectivement la richesse spécifique, l'indice de Shannon et l'équitabilité.

3.3.2.3.2. Évolution de l'abondance des populations

Dans l'ensemble, les densités et biomasses des espèces présentent en "71-72" sont supérieures à celle de populations de "94-95" (Fig. 10). Les petits Eudrilidae représentent l'essentiel de la densité tandis que *M. anomala* affiche la biomasse la plus importante sur l'ensemble des deux périodes. Les fluctuations de l'abondance relative des populations sont illustrées par les figure 11 et 10.

Pour les années 1971-1972, la densité moyenne des petits Eudrilidae varie de 138 à 550 ind m^{-2} . Ils sont suivis par *D. agilis* (9.9 à 41 ind m^{-2}), *M. anomala* (9.5 à 37 ind m^{-2}), *M. lamtoiana* (0.5 à 2.4 ind m^{-2}) *Agastrodrilus sp* (0.3 à 2.3 ind m^{-2}), *M. ghanensis* (0.1 à 1 ind m^{-2}) et de *D. terrae-nigrae* (0.2 à 0.9 ind m^{-2}) (Fig. 10). Les densités relatives des petits Eudrilidae fluctuent entre 78 et 94% (Fig. 11). *M. anomala* et *D. agilis*, faiblement représentées sont plus sensibles aux variations saisonnières. Leurs densités relatives varient respectivement de 2 à 9.3% et de 1.6 à 16.7%. Les proportions des individus de *M. lamtoiana*, *M. ghanensis*, *Agastrodrilus sp* et *D. terrae-nigrae* sont regroupées en un seul groupe (Autres) car elles sont très faiblement représentées.

Vingt-trois ans après (1994-1995), le peuplement de vers de terre a une autre physionomie. Deux nouvelles espèces sont apparues, *H. africanus* et *D. baeri*, modifiant ainsi les distributions d'abondance des populations. Les petits Eudrilidae quoique dominants (26 à 177.5 ind m^{-2}), ne représentent plus que 45.2 à 76.8% du peuplement (Fig. 11). Les individus de l'espèce *H. africanus* (3.5 à 66.7 ind m^{-2}) contribuent pour 7.7 à 24.% du peuplement. La proportion de *D. baeri* varie de 1.6 à 14.5%. *M. anomala* (4.6 à 41.9 ind m^{-2}) a une contribution plus importante (5.6 à 23.7%); *D. agilis* (1.2 à 27.6 ind m^{-2}) représente 1.8 à 13.9% du peuplement.

En ce qui concerne la biomasse, l'espèce *M. anomala* (8.7 à 23.3 g m^{-2} et 26.4 à 48.7%) est prépondérante en "1971-1972" (Fig.10 et 12). Viennent ensuite l'espèce *M. lamtoiana* (3.5 à 16.6 g m^{-2} et 9.4 à 38.4%), les petits Eudrilidae (3.7 à 8.5 g m^{-2} et 8.8 à 27.1%), *D. agilis* (1 à 6.9 g m^{-2} et 2.5 à 16.3%), *D. terrae-nigrae* (0.1 à 7.9 et 0.3 à 13.1%), *M. ghanensis* (0.1 à 1.9 et 0.1 à 7.3%) et *Agastrodrilus sp* (0.3 à 1 et 0.3 à 4.2%).

Dans les années 1994 et 1995, *M. anomala* (1 à 25.9 g m^{-2}) représente toujours une part importante du peuplement (21.3 à 61.3%). Il est suivi par *H. africanus* (0.4 à 13.4 g m^{-2} et 9.2 à 36.7%) et *D. baeri* (0.47 à 9.6 g m^{-2} et 4 à 44.9%). Les petits Eudrilidae (0.29 à 5.4 g m^{-2}) et *M. lamtoiana* (0.1 à 2.2 g m^{-2}) ont subi une réduction assez importante de leur biomasse (Fig. 10 et 12): ils ne représentent respectivement que 6.3 à 16.3% et 0.2 à 6.6% de la biomasse totale du peuplement. Les espèces *M. ghanensis*, *D. terrae-nigrae* et *Agastrodrilus sp* toujours présentes sont regroupées en dans le groupe "Autres" à cause de leur faible importance dans le peuplement.

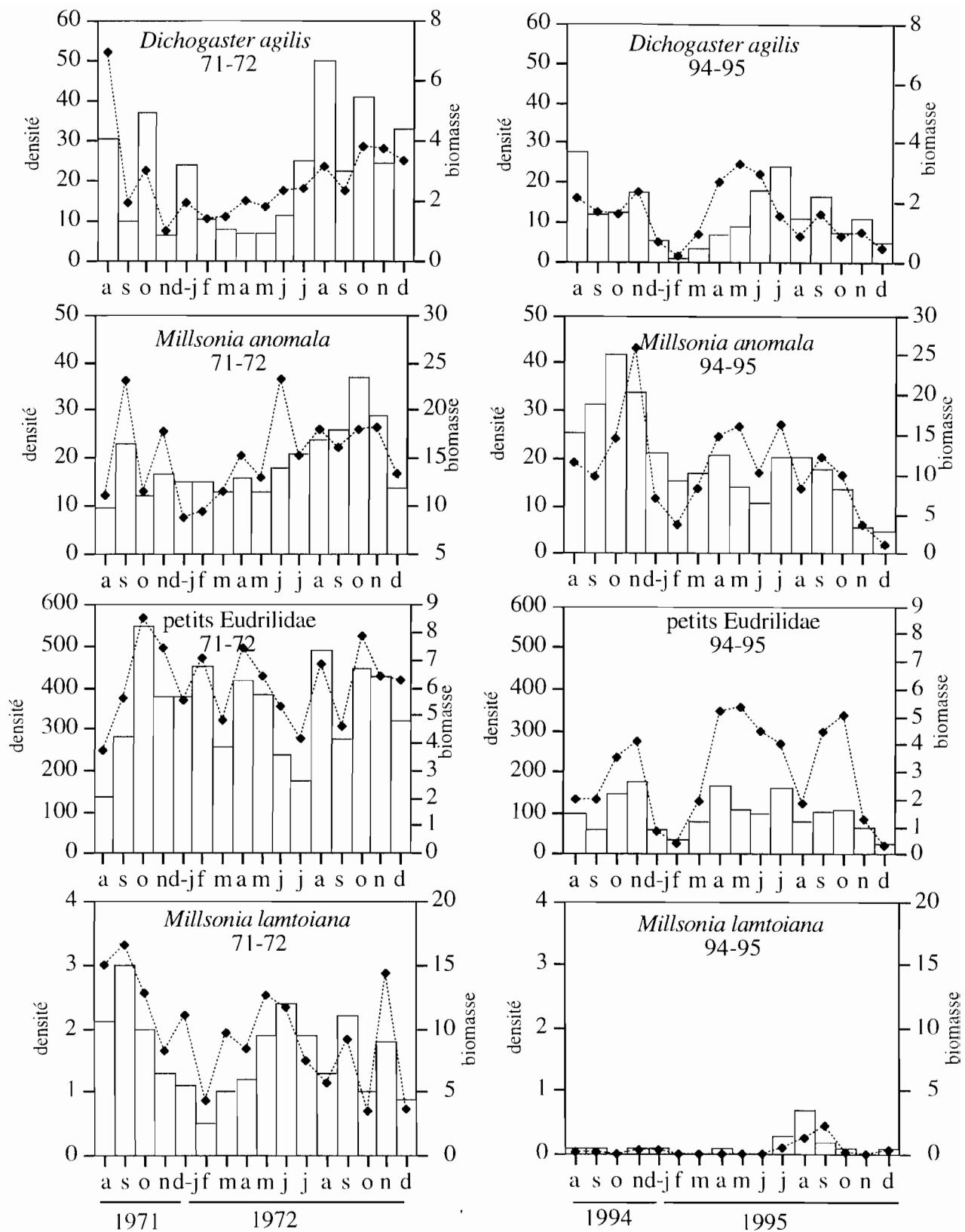


Figure 10. Variation saisonnière de la densité (individus m⁻²) et de la biomasse (g m⁻²) de quelques espèces du peuplement de vers de terre en "71-72" et "94-95".

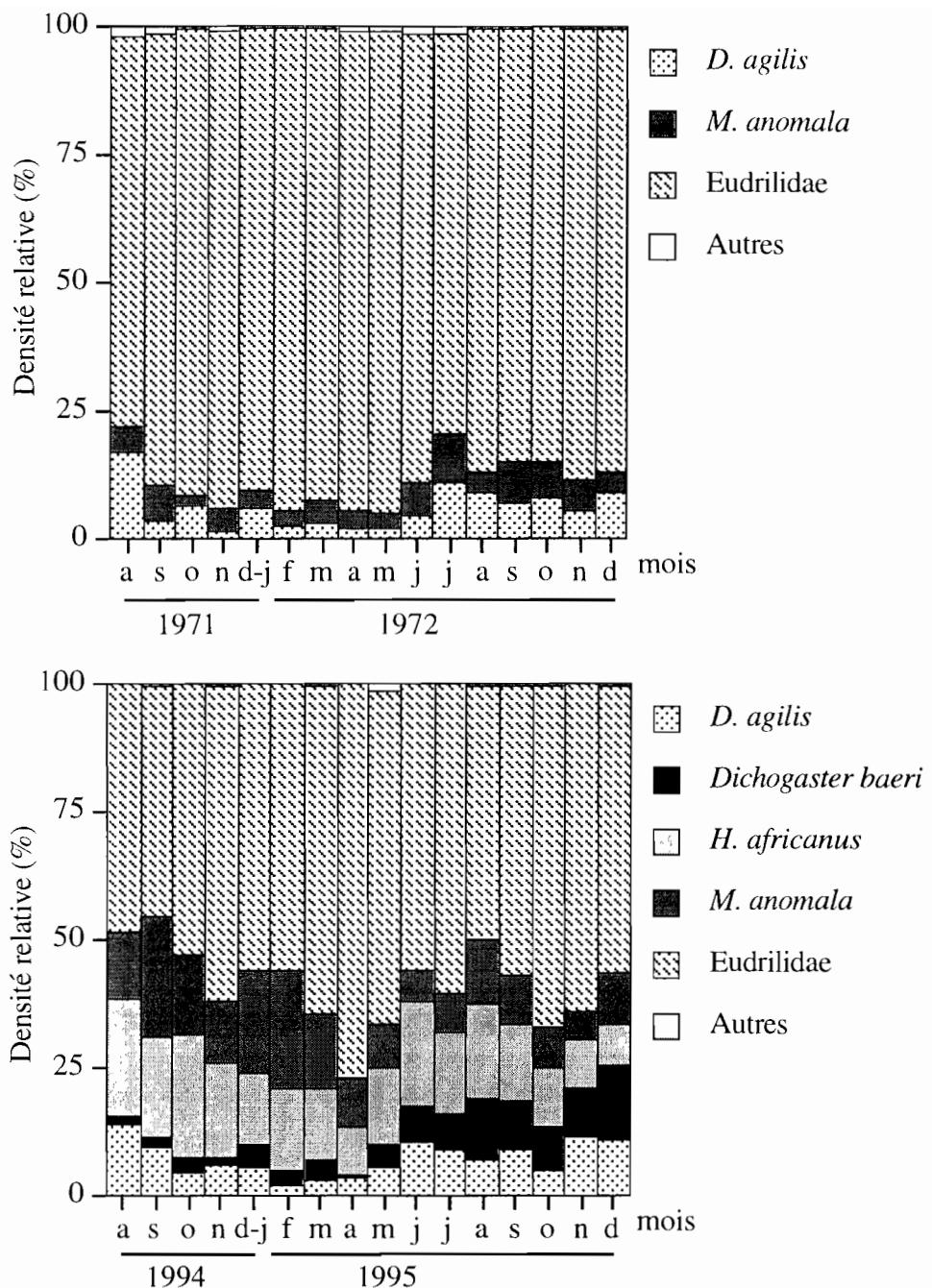


Figure 11. Évolution mensuelle (août à décembre) de la densité relative des populations de vers de terre pendant les périodes "1971-1972" et "1994-1995".

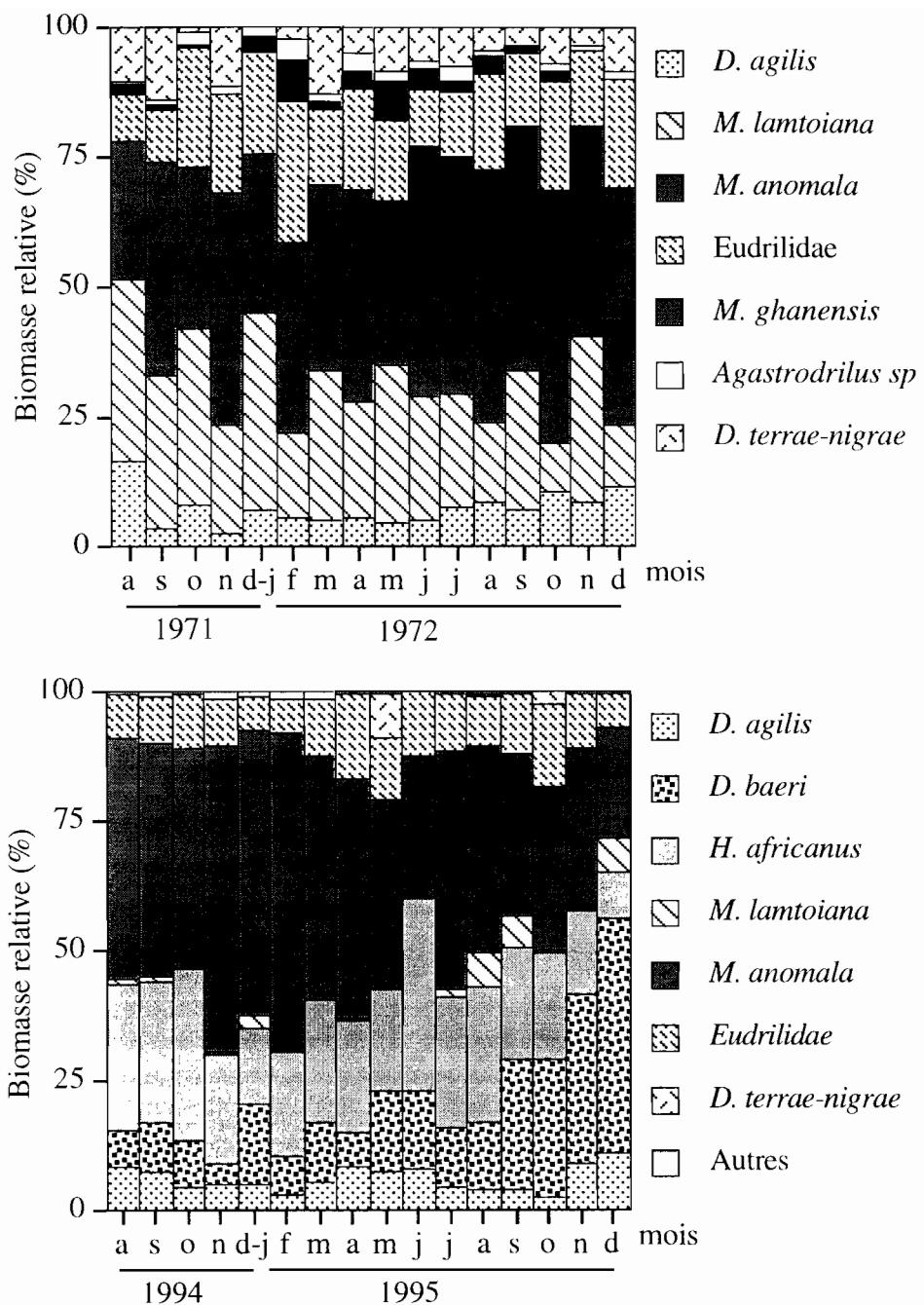


Figure 12. Évolution mensuelle (août à décembre) de la biomasse relative des populations de vers de terre pendant les périodes "1971-1972" et "1994-1995".

3.3.2.3.3. Comparaison des peuplements de "1971-1972" et "1994-1995"

Existe t-il une relation entre les densités relatives des populations de vers de terre des deux périodes d'étude; en d'autres termes y a t-il une co-structure entre les peuplements? Pour répondre à cette question nous avons procédé à une analyse de co-inertie.

Les tableaux analysés ont chacun 16 lignes (mois) et un nombre de colonnes différents (espèces de vers de terre). Les 7 colonnes du tableau de la période 1971-1972 correspondent aux 7 espèces du peuplement: petits Eudrilidae, *M. anomala*, *M. lamtoiana*, *D. agilis*, *D. terrae-nigrae* et *Agastrodrilus sp*. Le tableau faunistique de la période 1994-1995 comporte 9 colonnes qui correspondent aux espèces susmentionnées plus *H. africanus* et *D. baeri*.

Nous avons fait au préalable deux ACP centrées c'est à dire sur matrice de covariance car les variables sont toutes exprimées dans la même unité (%). Le tableau croisé sur lequel se fait l'analyse de co-inertie est obtenu par diagonalisation. C'est un tableau de covariance de 7 colonnes (une pour chaque espèce de vers de terre du peuplement de la période 1971-1972) et 9 lignes (une pour chaque espèce de vers de terre du peuplement de la période 1994-1995).

La co-inertie entre les deux tableaux a été testée par la méthode du test par permutation. Sur 1000 permutations aléatoires, 91 ont une inertie inter-tableau supérieure à la valeur observée. Si on considère que le seuil de signification est 5%, il en résulte que la co-structure entre les peuplements des périodes 1971-1972 et 1994-1995 n'est pas significative car p=0.091.

L'analyse de co-inertie met en évidence l'organisation des populations de vers de terre suivant les principaux axes factoriels de co-variation.

L'axe 1 de l'ACP représente 98.2% de la co-inertie mise en évidence. L'information relative à la co-structure des peuplements, apportée par l'axe 2 est faible: 1.7%. Nous limiterons notre analyse à au facteur 1 en raison de sa prépondérance.

L'axe 1 de l'ACP du peuplement de la période 1971-1972 oppose les petits Eudrilidae à l'ensemble formé par *D. agilis* et *M. anomala* (Fig. 13A). *M. anomala*, *M. lamtoiana*, *M. ghanensis*, *D. terrae-nigrae* et *Agastrodrilus sp* constituent le groupe intermédiaire. La figure 13B montre une opposition entre le groupe des petits Eudrilidae et *M. anomala* et celui formé de *D. agilis*, *H. africanus* et *D. baeri*. Le groupe intermédiaire est semblable à celui de la période 1971-1972.

Les deux tableaux ont ainsi des structures différentes. La structure du peuplement de "1971-1972" se traduit par une opposition entre les petits Eudrilidae et *M. anomala/D. agilis*; alors que la structure du peuplement en "1994-1995" se traduit par une opposition entre petits Eudrilidae/*M. anomala* et *H. africanus/D. baeri/D. agilis*.

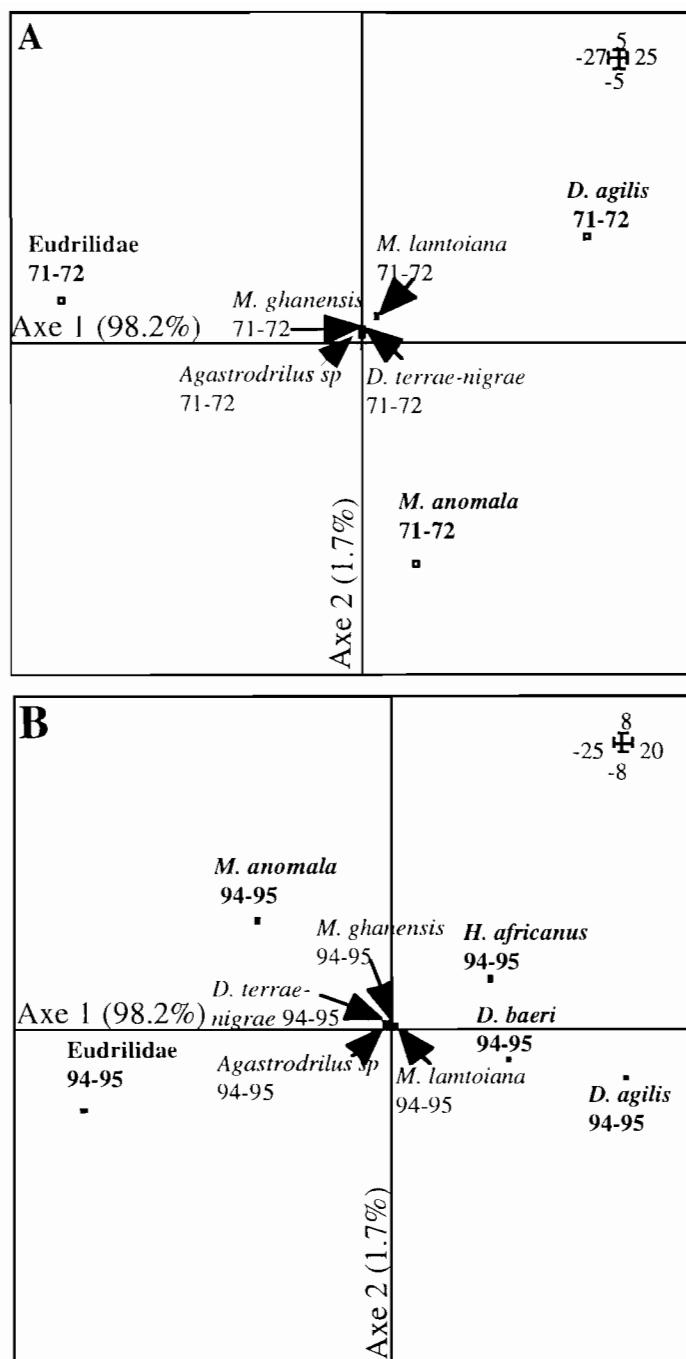


Figure 13. Analyse de co-inertie entre deux tableau d'abondance relatives des populations de vers de terre des périodes 1971-1972 et 1994-1995. A. Plan factoriel des populations de "1971-1972". B. Plan factoriel des populations de "1994-1995".

Une représentation graphique du tableau croisé dont les données ont servi à faire les deux précédentes représentations en ordonnant les espèces suivant leurs coordonnées sur l'axe 1 de la co-inertie, permet de visualiser les covariations mises en évidence par les deux ACP. Les espèces de vers du peuplement de "1971-1972" sont placées en abscisse et les espèces du peuplement de "1994-1995" en ordonnée (Fig. 14).

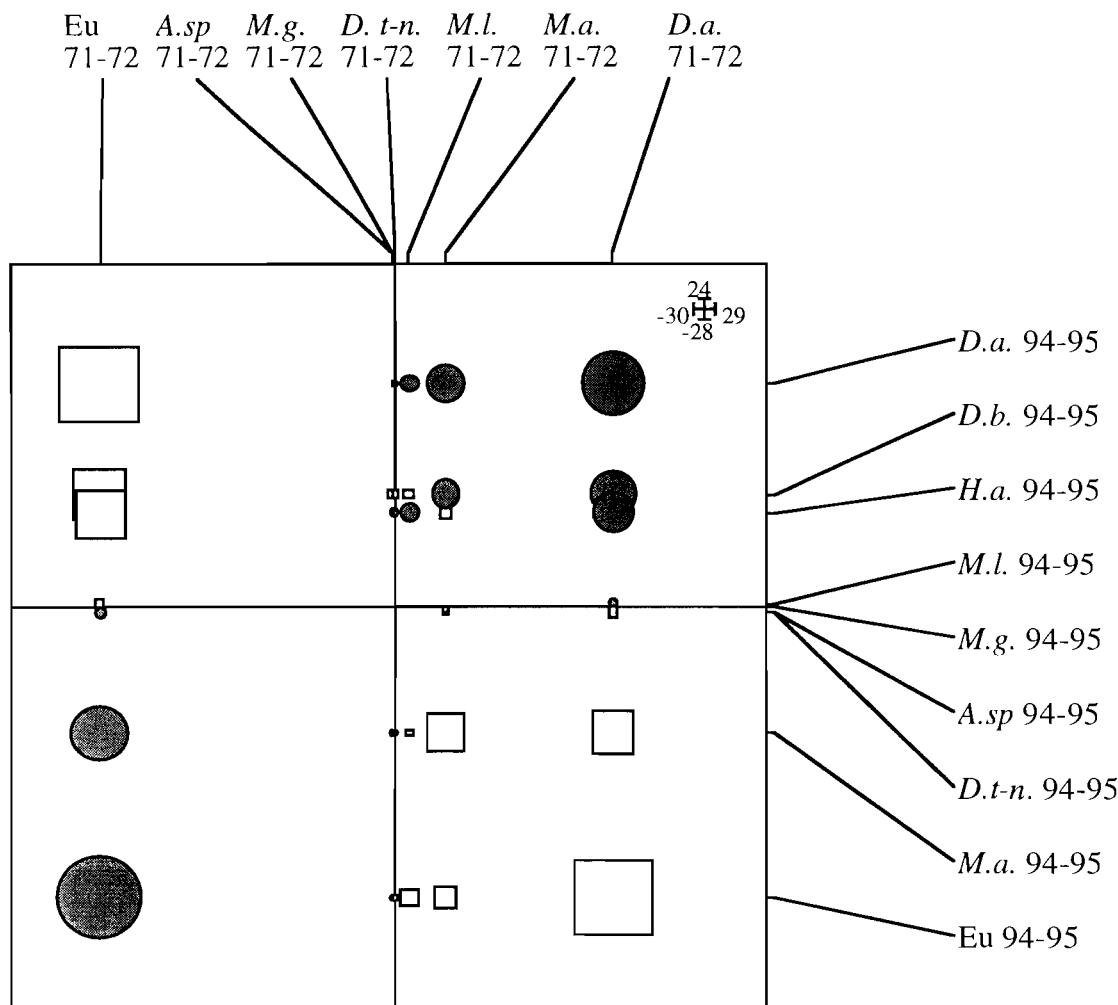


Figure 14. Représentation graphique du tableau croisé synthétisant l'information traduite par les deux tableaux initiaux ("1971-1972" et "1994-1995") de densité relative des populations de vers de terre. Les points sont ordonnés en abscisse et en ordonnée en fonction de leur coordonnées sur l'axe principal de l'analyse de co-inertie. Les valeurs positives de covariance sont symbolisées par des cercles et les valeurs négatives par des carrés. La surface de chaque symbole est proportionnelle à la valeur absolue de la covariance observée pour le couple de variables considérés. *M.a.*: *M. anomala*; *M.l.*: *M. lamtoiana*; *D.a.*: *D. agilis*; *D.b.*: *D. baeri*; *H.a.*: *H. africanus*; *M.g.*: *M. ghanensis*; *D.t-n.*: *D. terrae-nigrae*; *A. sp*: *Agastrodrilus sp.*

On retrouve une importante covariance positive entre les petits Eudrilidae de "1971-1972" et "1994-1995"; une covariance moyenne positive entre les petits Eudrilidae de "1971-1972" et *M. anomala* de "1994-1995". On visualise une forte covariance négative entre les petits Eudrilidae de la même période et *D. agilis* de "94-95". Les espèces *H. africanus* et *D. baeri* covariant de façon négative avec les petits Eudrilidae de "1971-1972". La covariation est positive entre *D. agilis*; faible et négative entre *M. anomala* des deux périodes.

3.3.3. Discussion et conclusions

En comparant nos données à celle de Lavelle (1978), on constate que 2 nouvelles espèces ont fait leur apparition en l'espace de 23 ans: *H. africanus* et *D. baeri*. (espèce présente dans les bas fonds et qui vient probablement des forêts galeries adjacentes). Le peuplement de vers de terre aux deux périodes est dominé en densité par les petits Eudrilidae et en biomasse par *M. anomala*; mais les abondances diffèrent. Les espèces *D. terrae-nigrae*, *M. ghanensis*, *Agastrodrilus sp* et *M. lamtoiana* ont conservé leur statut d'espèces mineures du peuplement de vers de terre. La différence significative entre l'indice de Shannon et l'équitabilité du peuplement de "71-72" et "94-95" traduit également une modification de la composition du peuplement. Les valeurs élevées de l'indice de Shannon et de l'équitabilité du peuplement en "1994-1995" montrent que le peuplement est plus diversifié et que les individus sont inégalement repartis entre les espèces. Peut-on alors conclure à une instabilité ou à une réorganisation du peuplement à la suite de la colonisation du milieu par une nouvelle espèce exotique? Dans notre cas, on peut évoquer le phénomène de glissement ou de resserrement des niches écologiques (sensu Barbault 1982) car aucune espèce du peuplement n'a disparu en "1994-1995". La pluviosité des années 71 (1088.8 mm) et 72 (1275.7 mm) étant similaire à celle des années 94 (1045.5 mm) et 95 (1253.1 mm), on considère que l'instabilité du peuplement entre ces deux périodes est liée aux variations climatiques (fluctuations pluviométriques, périodes de longue sécheresse dans les années 80) entre ces deux périodes. De plus le couvert végétal des deux parcelles n'est pas la même.

La non signification du test de co-inertie est une preuve de la différence de structure entre les peuplements de "1971-1972" et "1994-1995". En faisant l'hypothèse que les niches écologiques sont identifiables aux niches trophiques des espèces, plusieurs raisons possibles expliquent "l'instabilité" du peuplement de vers de terre. En effet en "1971-1972", les trois principales populations sont de catégories écologiques différentes. *D. agilis* est un épigé, *M. anomala* est un endogé mésohumique et les petits Eudrilidae sont des endogés polyhumiques. Ces vers semblent ainsi occuper des niches écologiques différentes de sorte que les chevauchements ou recouvrements soient faibles. Mais en "1994-1995", le peuplement s'enrichit de deux espèces de vers de terre dont l'une est épigée (*D. baeri*) et l'autre épi-endogée polyhumique (*H. africanus*). Il se produit ainsi un recouvrement d'une part entre les niches écologiques de *D. agilis* et *D. baeri* et d'autre part un chevauchement entre la niche d'*H. africanus* et celle de *D. agilis*; la niche d'*H. africanus* a également

tendance à recouvrir celle des petits Eudrilidae. Le resserrement des niches écologiques est à l'origine de la formation de deux "groupes fictifs" dans le peuplement en "1994-1995": le groupe des endogés (*M. anomala* et petits Eudrilidae) s'oppose à celui des épi-endogés (*H. africanus*, *D. agilis* et *D. baeri*). Selon la théorie de la succession des quatre types d'équilibre des peuplements de Wilson (1969), le peuplement de vers de terre de "1994-1995" se trouve en équilibre "spécifique non-interactif": les densités des populations de vers de terre en présence ne sont pas suffisamment importantes pour que toute forme d'interaction (compétition inter ou intraspécifique) soit un facteur majeur d'extinction.

Les indices *b* de Taylor des espèces de vers de terre de la savane protégée du feu sont semblables à ceux estimés par Rossi & Lavelle (1998) pour les vers de terre des années 71 et 72: les espèces de petite taille étant plus agrégées que celles de grande taille. Les espèces de vers de terre de régions tempérées *Allolobophora chlorotica* et *Aporrectodea calignosa* ont également des indices similaires (1.59 ± 0.16 et 1.62 ± 0.35) indiquant le caractère agrégatif de leur distribution (Taylor et al. 1978). Malgré leur utilité à expliquer la dispersion des populations les indices d'agrégation fournissent cependant des informations limitées à l'échelle de l'unité de prélèvement. D'autres méthodes telles que les géostatistiques et les indices d'autocorrélation spatiale permettront d'étudier la structure spatiale de ces espèces à l'échelle par exemple d'une parcelle (Rossi 1996).

Le peuplement de vers de terre est dominé par les petits Eudrilidae (*C. zielae* et *S. porifera*), *H. africanus*, *M. anomala*, *D. agilis* et *D. baeri*. *H. africanus*, espèce apparue dans les années 1980, occupe une place importante dans le peuplement. L'abondance relative en densité et biomasse de ses individus représente le deuxième rang dans l'importance du peuplement. A l'inverse du peuplement de "71-72", qui après 8 ans de mis en défens n'est pas en équilibre, on peut dire le peuplement de "94-95" est plus stable. L'apparition du ver de terre *H. africanus* semble donc être à l'origine (du moins en partie) de la modification de la structure du peuplement. Il apparaît dès lors intéressant d'étudier beaucoup plus en détail la biologie, démographie de ce ver qui en moins de trois décennies d'apparition en savane protégée du feu semble être devenue une des espèces importantes du peuplement de vers de terre. Ce sujet sera l'objet du prochain chapitre de notre étude.

4. BIOLOGIE ET DÉMOGRAPHIE DU VER DE TERRE *HYPEROIODRILUS* *AFRICANUS*

4.1. MÉTHODES D'ÉTUDE

Les difficultés inhérentes à l'estimation du cycle de vie des vers de terre dans leur milieu naturel ont poussé les différents auteurs à privilégier dans un premier temps l'approche en microcosmes (Lavelle 1978; Cluzeau 1992). Les élevages de laboratoire constituent ainsi un moyen rapide de déterminer, en conditions contrôlées, les paramètres démographiques des vers de terre.

4.1.1. Élevages en conditions contrôlées

Les élevages de laboratoire ont pour but d'estimer le cycle de vie et de mesurer la consommation de terre, principale activité par laquelle les vers de terre géophages survivent et impriment des modifications à la structure physique des sols.

Pour estimer les différents stades du cycle de vie du ver de terre *H. africanus*, nous avons fait des élevages de laboratoire en conditions contrôlées.

H. africanus ingère un mélange de litière et de sol. Des élevages ont été menés au laboratoire pour évaluer la quantité ingérée et l'effet de résidus organiques sur la croissance et la survie de l'espèce.

4.1.1.1. Effet des résidus organiques sur la croissance et la reproduction

Nous avons utilisé deux types de résidus organiques comme source de nourriture pour les vers en conditions contrôlées: les coques de café et la litière de *Chromelaena odorata*. Les coques de café sont largement utilisées comme source de nourriture (Rousseaux 1994, Orozco et al. 1996); la litière de *Chromolaena odorata*, adventice néotropicale dominant le milieu naturel. Les quantités de résidus utilisées sont de 0.5% (0.5 g pour 100 g de sol sec), 2% (2 g pour 100 g de sol sec) et 4% (4 g pour 100 g de sol sec). La teneur en eau du sol 14% (140 ml d'eau pour 1000 g de sol sec) est supposée constante tout au long de l'expérimentation. Les paramètres mesurés sont le poids des vers, la production de cocons et la survie des vers.

4.1.1.2. Cycle de vie

Des adultes collectés en savane protégée du feu sont mis en élevage contrôlé pour la production de cocons. La reproduction étant très faible dans leur terre d'origine tamisée à 2 mm et humidiée à 14%, nous avons enrichi la terre d'élevage avec des coques de café tamisées à 2 mm. Le milieu de culture est renouvelé à intervalles de temps réguliers pour récolter par lavage-tamisage les cocons produits. Ces derniers sont pesés et mis en incubation à l'obscurité dans des boîtes de Petri contenant du papier filtre humidifié. Tous les matins, on vérifie soigneusement ces boîtes pour déterminer le temps d'incubation. À l'éclosion, les vers de terre de poids connus sont mis en culture dans de la terre humidifiée à 14%. A intervalles de temps réguliers, les milieux de culture sont renouvelés et les vers de

terre pesés individuellement pour suivre leur évolution au cours du temps. Deux milieux de cultures ont été utilisés: sol sans amendement organique et sol enrichi avec 2% de coques de café. Plusieurs paramètres ont été mesurés:

- la production de cocons;
- le temps d'incubation des cocons;
- le nombre par cocons d'embryons parvenus au terme de leur développement;
- le poids des vers;
- la survie des vers.

En plus du cycle de vie, nous avons étudié l'effet de la densité-dépendance sur ces paramètres démographiques.

4.1.1.3. Effets du ver de terre *Hyperodrilus africanus* sur le sol

L'ingestion de terre permet aux vers de terre endogés de se nourrir et de se déplacer. Les vers creusent ainsi des galeries qu'ils rebouchent (partiellement ou entièrement suivant les espèces) par le sol qu'il rejettent après ingestion sous forme de turricules. A travers l'activité de consommation du sol, les vers de terre tirent l'essentiel de la matière organique du sol dont ils ont besoin pour croître et se reproduire (Lavelle et al. 1989b). Cette activité modifie la structure physique des sols ou la disponibilité des éléments chimiques dans les sols. Le rôle fonctionnel des vers de terre dans le sol s'évalue à travers leur impact sur la modification de la structure physique du sol et par leur rôle dans la dynamique de la matière organique du sol (Anderson 1995; Lavelle 1997).

L'objectif de ce paragraphe est d'évaluer dans les conditions de laboratoire le rôle du ver *H. africanus* dans le sol à travers la quantification de terre ingérée, l'observation de la structure des turricules, et la détermination d'éléments chimiques des turricules.

4.1.1.3.1. Consommation de terre

A l'inverse des espèces de vers de terre étudiées par Lavelle (1978), qui produisent des turricules compacts de grandes taille aisément séparables d'un sol tamisé humide, *H. africanus* produit des turricules fins et lâches que l'on sépare plus facilement d'un sol compacté à l'origine (Photo 5 et 6). Les élevages ont lieu dans 300g de terre humidifiée à 14%, tamisé à travers les mailles de 2 mm, puis tassée dans des boîtes (19x9x7 cm). Dans chaque boîte, on introduit 2 individus nouvellement sortis du cocons. Les élevages sont renouvelés toutes les semaines et les poids des vers mesurés. L'estimation de la consommation des vers est faite en pesant les turricules déposés en surface qu'on laisse sécher pendant 24 heures dans une étuve à 105°C.

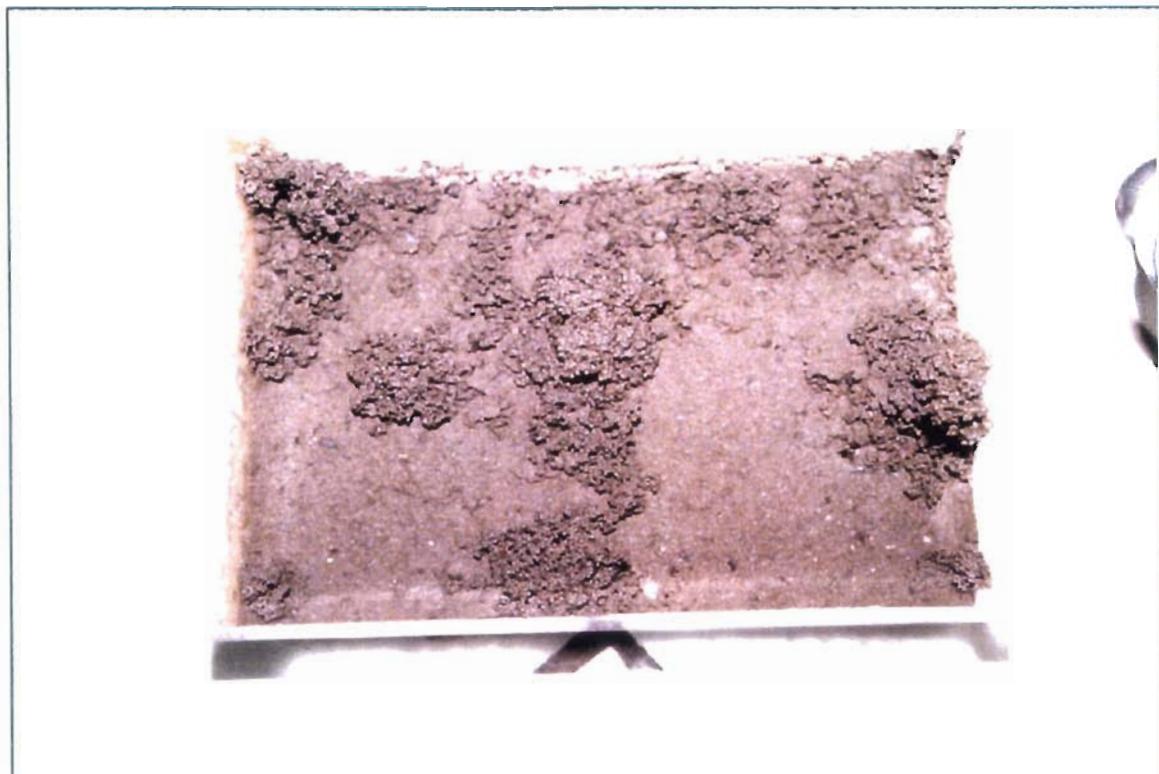


Photo 5 - Turricules d'*Hyperiodrilus africanus* produits au laboratoire



Photo 6 - Turricules d'*Hyperiodrilus africanus* en milieu naturel

On n'oublie pas cependant que cette valeur sous-estime la consommation car les turricules produits dans le sol ne sont pas récoltés. Sachant que le sol contient 99% d'éléments minéraux indigestes, la quantité de turricules produits est une bonne estimation de la quantité de terre consommée.

4.1.1.3.2. Analyse granulométrique de turricules et de sol témoin

Le fractionnement granulométrique a été réalisé au Laboratoire des Formations Superficielles/Unité Sédimentologie de l'ORSTOM de Bondy à l'aide du granulomètre automatique, le Sedigraph 5000 ET. Le fractionnement a été réalisé sur 6 échantillons différents (sol témoin et turricules produits par *H. africanus*), après destruction de la matière organique:

- sol des 5 premiers cm de savane protégée du feu;
- turricules prélevés sur le terrain;
- turricules produits au laboratoire par des individus de classes de poids différentes:
 - 150 mg: immatures
 - 400 mg: subadultes
 - 1400 mg: adultes.

Le fractionnement de chaque échantillon (30 g) est repété 5 fois.

D'autres fractionnements ont été faits par la même méthode mais sans destructions de la matière organique sur le sol témoin et les turricules d'adultes. Ils ont pour but d'estimer le carbone organique et l'azote total des différentes fractions granulométriques d'échantillons de sol et de turricules produits au laboratoire. Chaque mesure est repétée 5 fois.

4.1.1.3.3. Caractérisation chimique des turricules

Nous avons réalisé des analyses (pH, bases échangeables, capacité d'échange cationique, carbone organique, azote total) des turricules d'*H. africanus*. Les échantillons sont les mêmes que ceux utilisés pour le fractionnement granulométrique avec destruction de la matière organique. Les analyses ont été faites par le Laboratoire des Formations Superficielles de l'ORSTOM de Bondy.

Les teneurs en azote minérale (NH_4^+ , NO_3^-) ont été mesurées sur des turricules produits en 24 heures au laboratoire et en milieu naturel.

Au laboratoire, cinq boîtes d'élevage contenant 300g de sol de savane protégée du feu sans apport organique et deux *H. africanus* adultes sont utilisées pour obtenir des turricules. Toutes les 24 heures les turricules produits en surface sont récoltés et conservés à 4°C au réfrigérateur. Les milieux de culture sont renouvelés toutes les semaines.

Sur le terrain on délimite 5 quadrats d'1m². Chaque quadrat est débarrassé de sa végétation; les turricules d'adultes (ou immatures) sont récoltés toutes les 24 heures et conservés au frais.

L'extraction de l'azote minérale se fait avec 5 g de sol ou de turricules dans 30 ml de solution de sulfate de potassium (K_2SO_4) 0.5 M (turricule, sol témoin humidifié à 14%) (méthode TSBF; Anderson & Ingram 1992). Le mélange est agité pendant 15 minutes et centrifugé.

Les ions NO_3^- et NH_4^+ ont été dosés respectivement par la méthode colorimétrique et spectrophotométrique à l'aide d'un Technicon AA II au Laboratoire de Chimie du Centre de Recherches Océanographiques à Abidjan (Côte d'Ivoire).

4.1.2. Élevages en conditions semi-naturelles

Le principal objectif des élevages des individus de l'espèce *H. africanus* dans leur milieu naturel est la confirmation des mesures de paramètres démographiques effectuées au laboratoire (durée de croissance, temps de génération, fécondité).

On prélève sur le terrain des blocs de terre de 25 cm de côté et 30 cm de profondeur avec la végétation. Ces blocs sont aussitôt mis dans des filets en maille d'acier inoxydable (Photo 7). Les mailles carrées ont une taille de 200 μ m. L'ensemble formé par le bloc de sol et le filet est transporté avec le couvert végétal au laboratoire dans des bassines en plastique de 40 cm de profondeur. Ces bassines sont remplies d'eau pendant 24 heures pour faire sortir les vers de terre et les autres invertébrés de moyenne et grande taille. Après que les blocs aient été retirés de l'eau et égouttés pendant 24 heures, on remplace l'eau froide par de l'eau chaude à 70-80° C dans le but de tuer les petits vers et cocons restants sans toutefois détruire la microflore du sol (Photo 8). Après que les blocs aient été de nouveau égouttés pendant 24 heures, ils sont prêts pour être réintroduits dans le milieu naturel (Photo 9). Le traitement n'affecte généralement pas la végétation ni la structure physique du sol. Cette méthode d'élevage de terrain qui s'inspire à quelques variantes près de celles de Lavelle (1978) a été généralisée à l'ensemble des vers de terre des savanes de Lamto par Blanchart (1990). Le but de cette méthode est d'observer la croissance des vers et la production de cocons dans un milieu aussi proche que possible du terrain. Deux campagnes différentes d'élevage dans des conditions semi-naturelles ont été menées.

Au cours d'une première campagne, on a préparé 10 blocs par la méthode décrite ci-dessus, une paire de vers clitellés de poids connu est déposée à la surface de chaque bloc. Après s'être assuré que les vers sont bien rentrés dans le sol, les blocs sont transportés dans leur milieu naturel pour y être réinstallés. Ils sont ensuite recouverts d'une fine toile de moustiquaire pour éviter les fuites ou les intrusions pendant les épisodes pluvieuses. Après 47 jours les blocs sont déterrés, les vers de terre et les cocons sont récoltés par lavage-tamisage, identifiés et pesés. Les individus de chaque bloc sont en totalité réintroduits dans 10 nouveaux blocs préalablement "préparés" puis réinstallés dans leur milieu naturel. Ces nouveaux blocs seront ensuite déterrés après 48 jours. Les observations ont eu lieu de juillet à octobre 1995.



**Photo 7 - Prélèvement d'un monolithe de sol
(25x25x30 cm) en milieu naturel**



Photo 8 - Immersion des monolithes



Photo 9 - Réinstallation d'un bloc de sol en milieu naturel

Au cours d'une deuxième campagne (mars-avril 1996), 10 nouveaux blocs de sols sont répartis en 2 groupes: le premier est formé de blocs contenant chacun deux *H. africanus* juvéniles de poids variant de 18 à 56 mg. Les individus du deuxième groupe (deux immatures par bloc) appartiennent à la classe de poids 97-234 mg. Les vers sont mis dans de nouveaux blocs après un mois pour 30 jours supplémentaires. Les vers et cocons récoltés par lavage-tamisage sont identifiés et pesés.

4.2. BESOINS ALIMENTAIRES

La réussite des élevages du verre de terre *H. africanus* dans les conditions de laboratoire dépend de la teneur en eau du sol et surtout de l'apport de résidus organiques au sol. Quelles sont les préférences en matière de résidus? Peut-on améliorer la croissance et la survie du ver de terre *H. africanus* avec des résidus organiques facilement disponibles? Quel est le seuil pour une croissance plus efficiente?

4.2.1. Effect of two organic residues on growth and cocoon production of the earthworm *Hyperodrilus africanus* (Eudrilidae)

Ebagnerin Jérôme TONDOH and Patrick LAVELLE

European Journal of Soil Biology (1997) 33: 13-18

4.2.1.1. Introduction

The earthworm *Hyperodrilus africanus* (Beddard) is one of the few species that withstand disturbances linked to agricultural practices in tropical Africa (Barois et al. 1993). This earthworm therefore presents a significant potential to improve or maintain soil fertility in systems that would integrate earthworm management as an additional practice. *H. africanus* is widespread throughout West (Côte d'Ivoire, Nigeria) and Central Africa (Congo, Democratic Republic of Congo, Angola) (Omodeo 1954; Lavelle, unpubl. data). It is abundant in forest or periforest areas with annual rainfall in the range of 1300-1800 mm, and may also be found in savannas under drier conditions (e.g. Ouango Fitini in Northern Côte d'Ivoire with 1100 mm rainfall and 4 months dry season). In Nigeria, *H. africanus* represents the most important earthworm population in agroforestry systems at Ibadan and comprises 45 to 86% of density and biomass (Tondoh, unpubl. data). Its roles in plant residue decomposition and nutrient recycling have already been emphasised (Hauser 1993; Tian 1995). At Lamto (Central Côte d'Ivoire), an area dominated by guinean savannas, *H. africanus* is only found in areas that have been protected from fire since 1964 and in coconut plantations close to the river Bandama. Protection from fire has developed a facies of secondary forest with significant undergrowth of the tropical weed *Chromolaena odorata*. One of the objectives of the Macrofauna (STD3-EC funded) program has been to assess basic ecological traits of species with wide environmental tolerance and/or extended distribution. Studies were therefore carried out to determine growth and cocoon production by *H. africanus* in a control soil and soil amended with organic residues which might improve these parameters and facilitate field scale manipulation of populations. *C. odorata* litter and coffee residues were tested as food sources. *C. odorata* litter is common in the field where it is ingested with soil mixed by natural populations of *H. africanus*. Coffee

residues, are widely available under most humid farming systems in Côte d'Ivoire and are known to be a suitable food for the geophagous earthworm *Millsonia anomala* (Rousseaux 1994) and the compost earthworm *Eisenia fetida* (Orozco et al. 1996).

Two hypotheses were tested in the present study:

- the dependence the growth and reproduction of *H. africanus* on the availability of the above mentioned organic residues at different concentrations in soil;
- the existence of a parthenogenetic mode of reproduction in *H. africanus* already observed in most peregrine earthworm species.

4.2.1.2. Materials and methods

4.2.1.2.1. Site description

The study site is located in Côte d'Ivoire, 160 km north-west of Abidjan, in the Lamto natural reserve ($5^{\circ}02'W$ - $6^{\circ}13'N$). The area is situated in the southern part of the guinean savannas that penetrate the largely destroyed rain forest belt of Côte d'Ivoire. Adult specimens of *H. africanus* were collected in an area of savanna that had been protected from fire for 32 years. The vegetation was secondary forest regrowth with a dense undergrowth of the tropical weed *C. odorata*. The soil is a sandy ferralsol according to the FAO classification (FAO-UNESCO 1989).

4.2.1.2.2. Experiments

Newly hatched specimens of *H. africanus* were raised singly in the laboratory at $28^{\circ}C$ in small plastic boxes (9x6x2 cm) containing 100 g of 2mm-sieved soil from the upper 10 cm layer. *C. odorata* litter was collected at the soil surface and air-dried in the laboratory; coffee residues were collected from farmers. Soil was moistened to field capacity (14% water content *i.e.*, pF 2.5) and amended with 2 mm sieved coffee residues or litter of *C. odorata*. Organic residues were mixed at rates of 0.5%, 2% or 4% to the soil. A control without organic residues was also used. Each treatment was replicated 10 times. When earthworms reached a weight of approximately 200 mg, larger boxes (16x9x7 cm) containing 300 g of substrate were used. After 140 days, surviving individuals were paired or kept singly to evaluate fecundity and test for parthenogenetic reproduction. Individuals were weighed every 5 days and each medium was renewed for another 165 days.

The chemical characterization of the organic residues and the control soil are given in Table 1. Carbon concentration was twice as high in coffee residues. Similar results were obtained on soluble carbon contents. The polyphenolic-to-N ratio of *C. odorata* litter (0.2) is not far from that of coffee residues (0.3) indicating their decomposability. Palm and Sanchez (1991) showed that plant material with a low polyphenolic content or polyphenolic-to-N ratio (< 0.5) is a readily-available source of N.

Table 1. Chemical composition the of organic residues. Polyphenols were extracted by Folin-Ciocalteu's method (Marigo 1973) and lignin by AFNOR XC 104.X.9003's method (Van Soest and Wine 1967). Soluble carbon was extracted by a colorimetric method (Jirka and Carter 1975).

	coffee residues	<i>C. odorata</i> litter	control soil
dry matter (%)	90.6	94.3	-
carbon (%)	30.4	17.8	1.2
nitrogen (%)	2.01	1.25	0.10
ratio	15.1	14.2	11.7
soluble carbon (mgC.g^{-1})	24	12	-
phosphorus (%)	0.16	0.08	-
calcium (%)	0.69	0.93	-
potassium (%)	1.93	1.4	-
magnesium (%)	0.20	0.42	-
aluminium (%)	0.62	0.55	-
lignin (%)	22.2	15.3	-
polyphenols (%)	0.44	0.37	-

4.2.1.2.3. Statistical tests

The effect of organic residues on growth of single specimens of *H. africanus* over 140 days were tested using the nonparametric test of Kruskall-Wallis (Sokal and Rolf 1995).

The relationships between *H. africanus*, coffee residues and *C. odorata* litter mixed with soil were investigated with a standardized Principal Component Analysis (PCA) (Thioulouse 1990; Webster and Oliver 1990).

4.2.1.3. Results

Addition of organic residues significantly accelerated growth in all cases. Maximum values of *H. africanus* weights (mean \pm SE) were respectively 662.7 ± 98.8 , 657 ± 123 and 187.9 ± 84.4 mg in soil supplemented with 0.5%, 2% and 4% coffee residues (Fig. 1); 361.5 ± 49.1 , 208.9 ± 41.2 and 142.1 ± 23.0 mg with *C. odorata* litter (Fig. 2) and 65.6 ± 24.2 mg in the control. Respective daily individual weight increments were 3.2, 2.9 and 0.6 mg $\text{worm}^{-1} \text{ day}^{-1}$ in the coffee treatments; 1.5, 0.3 and -0.1 mg $\text{worm}^{-1} \text{ day}^{-1}$ with *C. odorata* litter and 0.4 mg $\text{worm}^{-1} \text{ day}^{-1}$ in control soil. The first clitellate individuals were observed at days 90 and 65 in the 2% and 0.5% coffee residue treatments respectively and at days 250 in the 4% treatment and 300 in the control. The Kruskall-Wallis test did not show any

significant ($p<0.05$) difference in *H. africanus* growth in soil amended with 0.5% and 2% coffee residues on the one hand, and 4% coffee residues and 2% *C. odorata* litter treatments on the other hand.

Only earthworms fed coffee residues produced cocoons. Single specimens of *H. africanus* were able to produce viable cocoons on days 125 in the 0.5% and 215 in the 2% treatment. Fecundity of single and paired specimens (2 to 6 cocoons adult $^{-1}$ month $^{-1}$) are similar in the 0.5% treatment. In the 2% coffee residue treatment, single and paired specimen of *H. africanus* produced (3 - 6 cocoons adult $^{-1}$ month $^{-1}$) and (2 - 9 cocoons adult $^{-1}$ month $^{-1}$). The number of surviving *H. africanus* decreased with increasing concentration of organic residues. In soil amended with coffee residues 7, 4 and 2 individuals survived for 305 days in the 0.5%, 2%, and 4% treatments respectively. In the *C. odorata* litter treatment only earthworms that had been fed on 0.5% litter survived (6) for 305 days. In 2% and 4% litter concentrations, all worms had died after 225 and 140 days. Five specimens of *H. africanus* survived in the control treatment.

Principal Component Analysis isolated two axes. The first axis (PC1) accounted for 70% of the total inertia. Along this axis, treatments with low organic residues (0.5%, 2%) were separated from treatments with high inputs of organic residues (4%). The second axis (PC2) with 22% of the total inertia, separated coffee residue from *C. odorata* litter treatments (Fig. 3). The first factor (PC1) is related to the effects of organic residue concentrations in soil. Treatments with low (0.5%) and medium (2%) organic residue rates are separated from the 4% concentration. The second factor (PC2), explained the type of organic residues: coffee residues (high nutritive quality) are opposed to *C. odorata* litter (low nutritive quality). The correlation circle shows that soluble carbon and organic phosphorus are positively correlated with the generation time (Gt) and negatively with the fecundity (F2). Aluminium, magnesium and calcium are negatively correlated with growth (Gr) and survival rate (Sr) of *H. africanus* populations (Fig. 4).

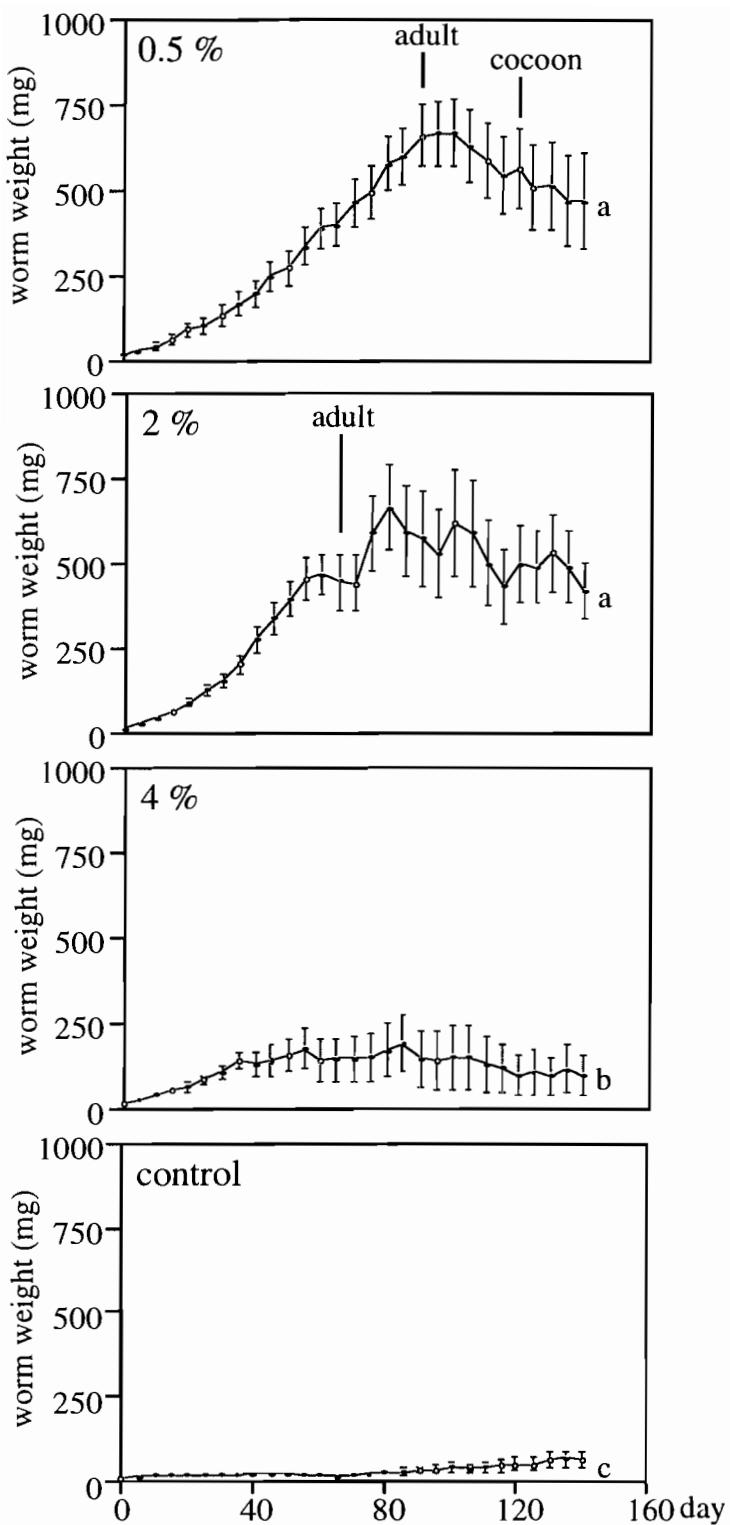


Fig. 1. Growth curves for *H. africanus* reared in soil amended with coffee residues at various concentrations. Treatments followed by the same letter do not differ significantly ($p < 0.05$).

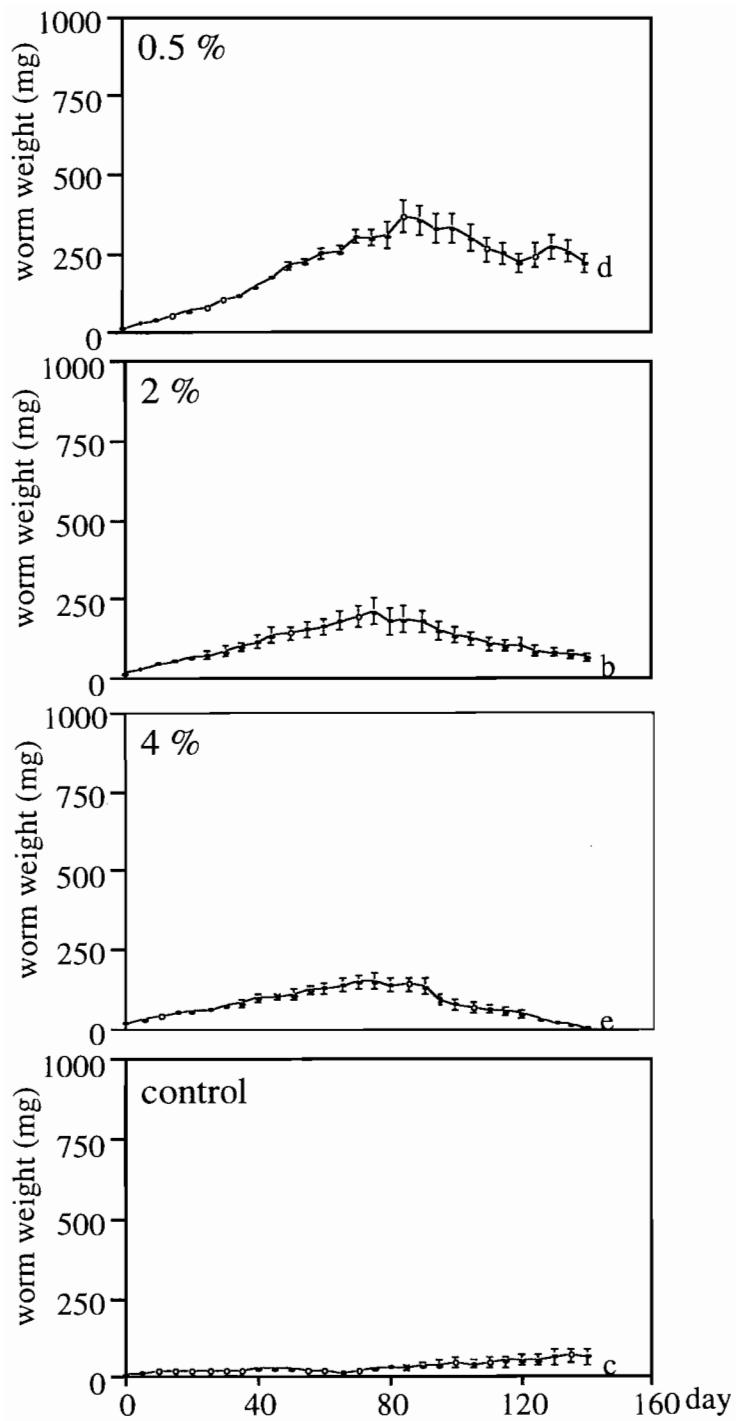


Fig. 2. Growth curves for *H. africanus* reared in soil amended with *C. odorata* litter at various concentrations. Treatments followed by the same letter do not differ significantly ($p < 0.05$).

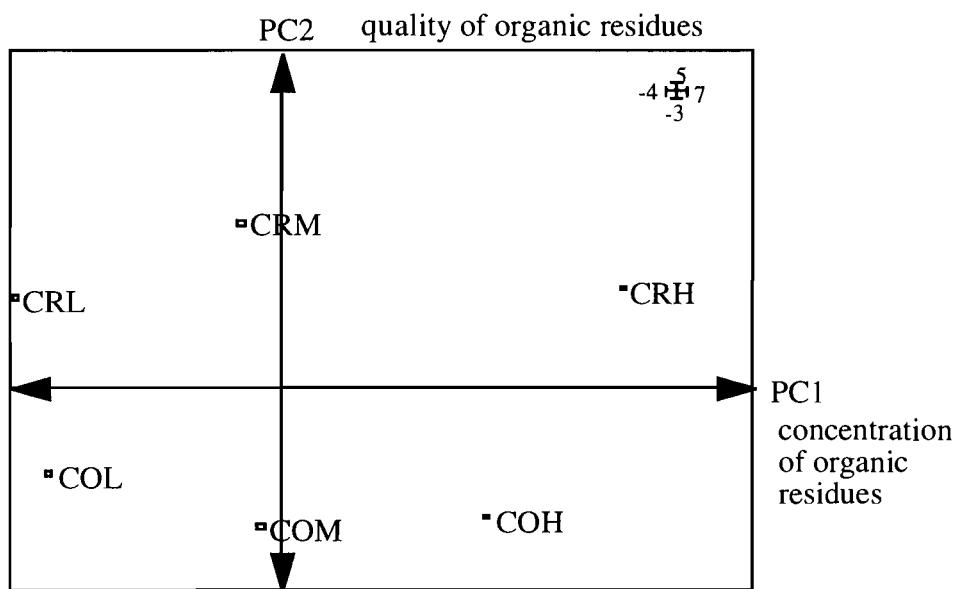


Fig. 3. Position of the different treatments in the plan defined by factorial axes. PC1 represents 70% of total inertia and PC2, 22%. CRL: 0.5% coffee residues CRM: 2% coffee residues CRH: 4% coffee residues. COL, COM and COH are respectively 0.5%, 2% and 4% *C. odorata* litter.

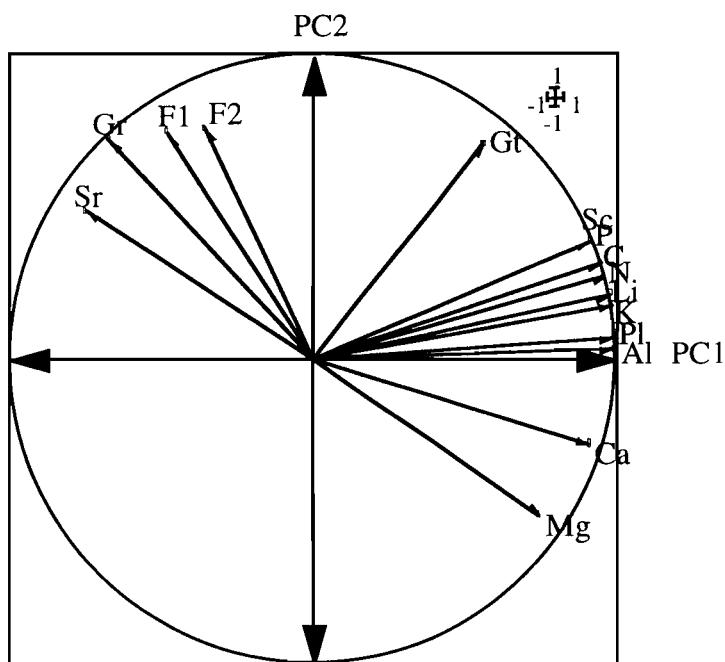


Figure. 4. Relationships between demographic parameters and different components of organic residues. C: carbon, N: nitrogen, SC: soluble carbon, P: phosphorus, Ca: calcium, K: potassium, Mg: magnesium, Al: aluminium, Li: lignin, Pl: polyphenol, F1: fecundity of single specimens of *H. africanus*, F2: fecundity of paired specimen of *H. africanus*, Sr: survival rate, Gr: growth rate and Gt: generation time.

4.2.1.4. Discussion

H. africanus was raised successfully under laboratory conditions, in contrast to many native species of the humid tropics that do not adapt to such a disturbance (Barois et al. 1996). Therefore, large scale production of this species for field manipulation seems to be feasible. *H. africanus* showed markedly different reactions to different kinds and concentrations of organic residues with two and 0.5% being suitable concentrations for the development of this species. Principal Component Analysis distinguished two essential factors that may explain the response of *H. africanus* to organic amendments: the amount of the organic input and its nutritive quality. Coffee residues are of high nutritive quality and seem to be more suitable than *C. odorata* litter for the improvement of *H. africanus* growth and maturation. Similar results were recorded for the geophagous *M. anomala* after being fed soil enriched with 1% powdered leaves of *Loudetia simplex*, the dominant Gramineae of grass savannas in Lamto and 1% coffee residues (Lavelle et al. 1989; Rousseaux 1994). The better response of *H. africanus* to low concentrations of coffee residues may be explained by higher contents of soluble carbon, phosphorus and nitrogen. Similar results have been obtained for *M. anomala* growth (Lavelle et al. 1983, Lavelle et al. 1989). Mortality increases with concentration of coffee residues and *C. odorata* litter. This result is in agreement with those obtained for *M. anomala* raised in soil amended with coffee residues (Rousseaux 1994), and in soil supplemented with a graminean water-soluble extract (Lavelle et al. 1983). A likely explanation is the development of fungal mycelium that causes earthworm mortality and aluminium at high rate. The short generation time of *H. africanus* in 0.5% (4 months) and in 2% (7 months) coffee residue treatments is similar to the 4 months of *Pontoscolex corethrurus* and the 9 months for *Polypheretima elongata* (Barois et al. 1996). The fecundity equivalent to 108 cocoons adult⁻¹ year⁻¹ for paired *H. africanus* in 2% coffee residue treatment is almost similar or higher than that observed respectively for *P. corethrurus* (99 cocoons adult⁻¹ year⁻¹) and *P. elongata* (45 cocoons adult⁻¹ year⁻¹), both exotic species with large environmental tolerance (Lavelle et al. 1987, Barois et al. 1996). Fecundity and generation time of *H. africanus* contrast strongly with those of Lamto native species. Their fecundity (1 to 18 cocoons adult⁻¹ year⁻¹) is very low and their generation time is in the range of 15 to 45 months (Lavelle 1978). Mating does not seem to be a prerequisite for cocoon production by *H. africanus* in 0.5% and 2% coffee residue treatments since worms kept single produced cocoons. Similar observations were made for *P. corethrurus* and *P. elongata* (Barois et al. 1996), *Eisenia fetida* (Venter and Reinecke 1987) and *Perionyx excavatus* (Hallat et al. 1990). No individual reached the adult stage in soil supplemented with the field litter of *C. odorata*. The failure of earthworm maturation in *C. odorata* litter treatment could be attributed to the quality of this litter. *C. odorata* litter collected from the field was already partly decomposed so that organic and soluble carbon contents were low.

H. africanus is an earthworm species that can be manipulated in low input agricultural systems to test its effect on the improvement or the conservation of soil fertility. This earthworm responds very well to the addition of coffee residues to soil. In addition, its demographic parameters (short time generation, high fecundity and possibly parthenogenetic reproduction) make it very comparable with the highly successful tropical peregrine species that have invaded disturbed soils worldwide.

4.2.1.5. Acknowledgements

We are grateful to "Laboratoire d'Ecologie des Sols Tropicaux, Unité Litières" for soluble carbon analysis and to "Laboratoire d'analyse du CIRAD-EMVT (Montpellier)" for polyphenols and lignin extraction. We are also indebted to the European Community for having funded this study.

4.2.1.6. Résumé étendu

La croissance et la production de cocons du ver de terre *H. africanus*, un épiendogé largement répandu en Afrique occidentale et centrale ont été étudiées en conditions de laboratoire dans le but de connaître ses caractéristiques démographiques. L'effet sur ces paramètres des résidus (coques) de café et de litière de *C. odorata*, résidus organiques disponibles dans les systèmes de culture dans la partie centrale de la Côte d'Ivoire, a été testé pendant 305 jours.

La croissance dans les sols enrichis avec 0.5 et 2% de résidus de café est significativement plus rapide que dans le sol témoin (sans amendement organique) ou dans le sol enrichi de 4% de résidus de café. Le stade adulte est atteint au bout de 90, 65 et 250 jours respectivement dans les traitements avec 0.5%, 2% et 4% de résidus de café. Dans le sol témoin, *H. africanus* n'est adulte qu'au 300 ième jour. Dans les traitements de 0.5% de résidus de café, la fécondité d'*H. africanus* varie de 3 à 6 cocons adulte⁻¹ mois⁻¹ pour les individus solitaires et 2 à 5 cocons adulte⁻¹ mois⁻¹ pour les individus appariés; dans les traitements à 2%, cette fécondité varie de 3 à 6 cocons adulte⁻¹ mois⁻¹ pour les individus solitaires et 2 à 9 cocons adulte⁻¹ mois⁻¹ pour les individus appariés. Les coques de café à une concentration de 0.5 et 2% semblent être une source de nourriture appréciée par les vers. Pour la suite des expérimentations, on enrichira donc les milieux d'élevages au laboratoire de coques de café à 2%. Ces résultats montrent ainsi que la parthénogénèse ou l'autofécondation existe chez *H. africanus*.

L'une des insuffisances de l'article est la non estimation de l'espérance de vie à la naissance des vers dans les différents élevages. En effet des données sur la survie seraient un indicateur précieux de la concentration optimale et du type de résidus organiques à utiliser. L'acquisition d'un logiciel d'estimation de données de survie nous a permis de combler cette lacune.

4.2.1.7. Estimation de la survie

La proportion d'individus ayant survécu à l'expérience est variable selon les traitements: 70% dans le traitement "coques de café 0.5%", 40% dans "coques de café 2%" et 20% pour "coques de café 4%" (Fig. 15A et B). Avec l'utilisation de litières de *C. odorata* comme résidus organiques, seul le traitement à 0.5% présente un taux de survie de 60%. Les vers des autres traitements sont morts avant la fin des élevages. Dans le sol témoin, le taux de survie des vers est de 50%. L'espérance de vie à la naissance des vers estimée par la méthode de Kaplan-Meier est également variable:

- café 0.5%: 132.5 ± 5.8 jours
- café 2%: 239 ± 30.4 jours
- café 4%: 95.5 ± 18.6 jours
- *C. odorata* 0.5%: 226.0 ± 18.5 jours
- *C. odorata* 2%: 156.5 ± 11.6 jours
- *C. odorata* 4%: 122.5 ± 3.2 jours
- sol témoin: 62.5 ± 1.4 jours.

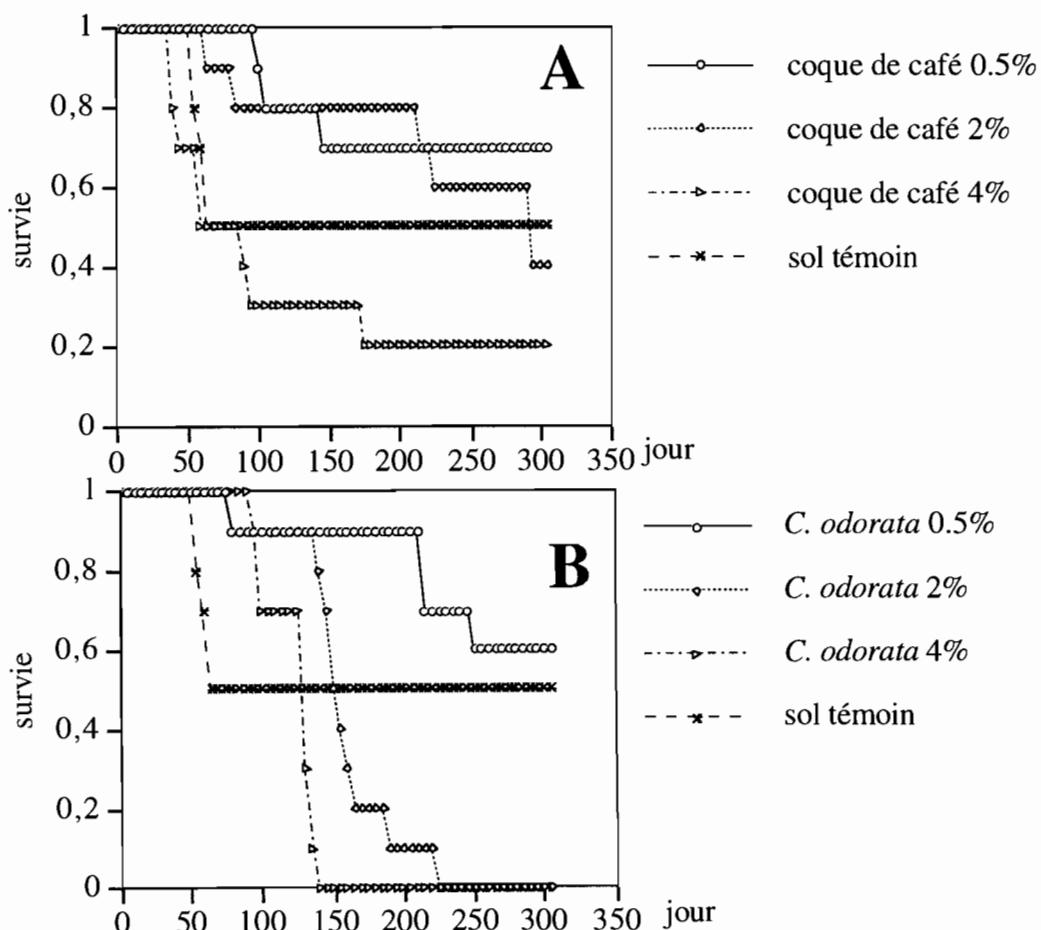


Figure 15. Courbes de survie d'*H. africanus* dans les milieux de culture enrichis de coques de café (A) ou de résidus de *C. odorata* (B).

Avec l'utilisation des coques de café, seules les survies des vers à 0.5% et 4% diffèrent significativement (Tableau 4). L'évolution de la survie des vers aux différentes doses de café est similaire à celle observée dans le sol témoin. Concernant les résidus de *C. odorata*, à l'exception du sol témoin, la survie des vers dans les élevages à différentes doses diffèrent significativement.

Tableau 4. Comparaison des courbes de survie des individus de l'espèce *H. africanus* dans les différents milieux de culture. NS= différence non significative et S= différence significative au seuil de 5% (test du Logrank).

	café 0.5%	café 2%	café 4%	<i>C.odorata</i> 0.5%	<i>C.odorata</i> 2%	<i>C.odorata</i> 4%	sol témoin
café 0.5%	-	NS	S	NS	S	S	NS
		0.2645	0.0084	0.776	0.0082	0.0015	0.2248
café 2%		-	NS	NS	S	S	NS
			0.0680	0.4526	0.0032	0.002	0.8733
café 4%			-	S	NS	NS	NS
				0.0131	0.7643	0.8345	0.2074
<i>C.odorata</i>				-	S	S	NS
0.5%					0.0003	0.0001	0.3775
<i>C.odorata</i>					-	S	NS
2%						0.0002	0.1971
<i>C.odorata</i>						-	NS
4%							0.2383
sol							-
témoin							

Les coques de café semblent être une source de nourriture appréciée par les vers. En effet les survies des vers sont similaires à 0.5% et 2%. Par contre avec la litière de *C. odorata*, seul le traitement à 0.5% présente des vers encore vivants à la fin des élevages.

La mortalité des vers dans les conditions de laboratoire est certainement plus forte que celle en milieu naturel. Les causes de cette importante mortalité peuvent être:

- les conditions d'élevage (espace réduit, renouvellement des vers, qualité des résidus);
- le développement des champignons;
- les éventuels produits toxiques contenues dans les feuilles de *C. odorata*.

4.2.2. Consommation de terre par *H. africanus*

4.2.2.1. Évolution pondérale

Dans le sol sans résidus organiques, la biomasse des individus décroît au cours du temps. La perte de biomasse est estimée en moyenne à $0.35 \text{ mg ver}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ (Fig. 16A). On observe une tendance inverse dans les élevages enrichis de résidus organiques. Les courbes de croissance ont l'allure d'une courbe logistique (Fig. 16B et C) mais les vitesses de croissance diffèrent. Avec les coques de café la prise de poids est estimée à $13 \text{ mg ver}^{-1} \text{ jour}^{-1}$; le premier adulte apparaît à la 9^e semaine et le poids maximal atteint est de 1340 mg. Dans les élevages avec la litière de *C. odorata*, la vitesse de croissance est $4.95 \text{ mg ver}^{-1} \text{ jour}^{-1}$, un individu adulte apparaît à la semaine 13 et le poids maximal est de 560 mg. Les courbes de croissance des individus dans les trois milieux de culture diffèrent significativement ($p<0.001$, test de Kruskal-Wallis).

4.2.2.2. Consommation relative

On entend par consommation relative, le poids (g) de terre sèche consommée en un jour par unité de biomasse.

Dans les élevages sans résidus organiques, l'évolution de la consommation relative des vers est similaire à celle de la biomasse des vers: elle décroît au cours du temps. La consommation d'un ver décroît en moyenne de $17.5 \text{ g g ver}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ de terre sèche au début à $7.3 \text{ g g ver}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ à la fin de l'expérimentation (Fig. 16A). Il y a ainsi une corrélation positive ($r^2, p<0.05$) entre le poids des vers et leur consommation relative (Fig. 17A).

Quand le sol est enrichi de coques de café, un *H. africanus* juvénile peut consommer jusqu'à 19.6 g de terre en un jour. Bien que la consommation ne soit pas régulière dans le temps on observe une baisse puis une stabilisation ($7 \text{ g ver}^{-1} \text{ jour}^{-1}$) avec l'augmentation de poids (Fig. 16B). Une relation logarithmique matérialise la baisse de la consommation du sol par les vers adultes (Fig. 17B).

Dans le sol amendé avec de la litière de *C. odorata*, la consommation des vers est également élevée chez les juvéniles ($14.3 \text{ g g ver}^{-1} \text{ jour}^{-1}$) et faible chez les adultes ($5.4 \text{ g g ver}^{-1} \text{ jour}^{-1}$) à la fin des élevages (Fig. 16C). On retrouve ici une relation logarithmique entre la consommation et le poids des vers (Fig. 17C).

L'évolution de la consommation relative des vers entre les traitements est significativement différente ($p<0.05$, test de Kruskal-Wallis).

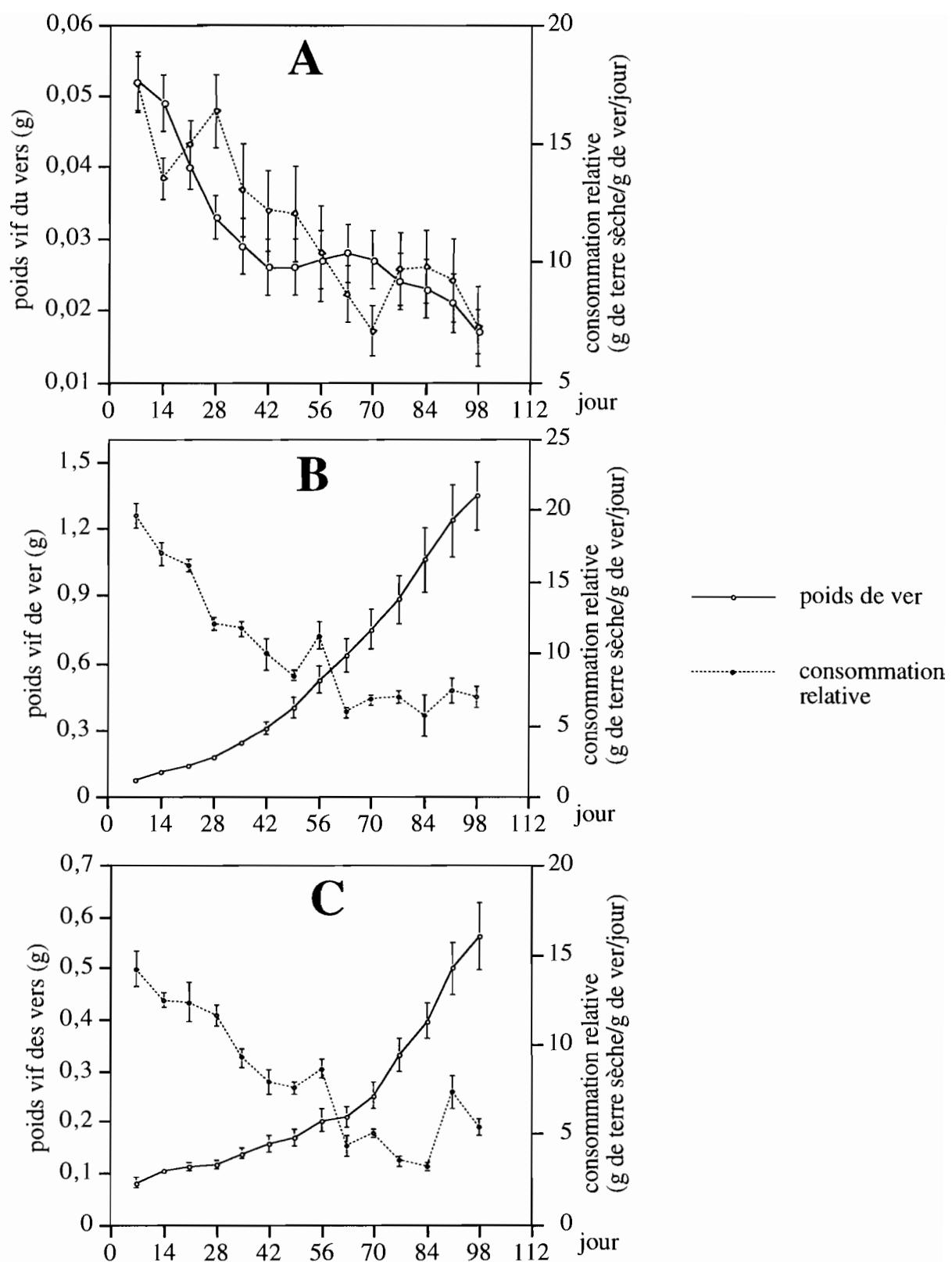


Figure 16. Évolution pondérale et consommation relative du ver *H. africanus* dans les élevages sans résidus organiques (A), avec 2% de coques de café (B) et 2% de litière de *C. odorata* (C).

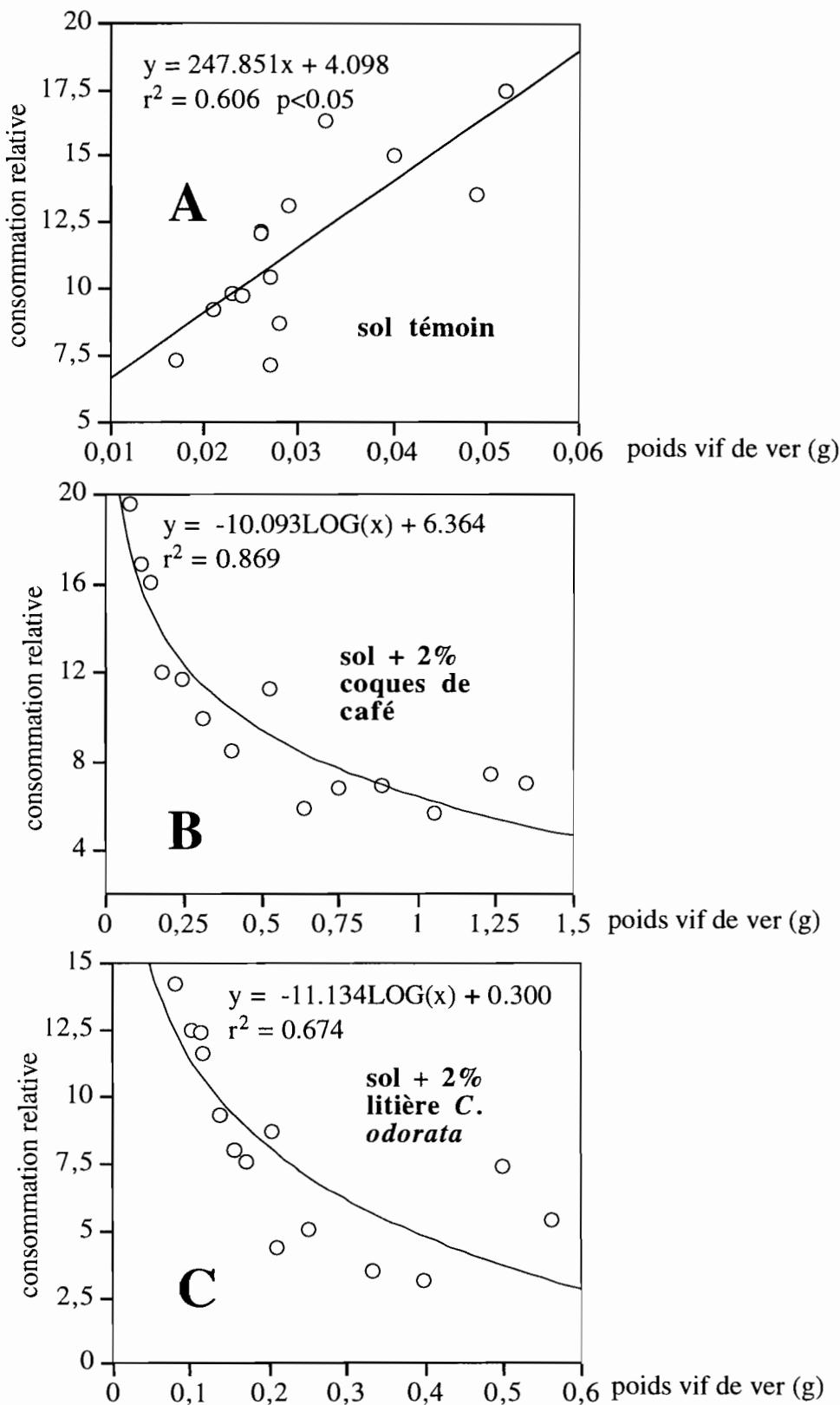


Figure 17. Relation entre la consommation relative moyenne et le poids moyens des *H. africanus*.

4.2.2.3. Estimation des données de survie

A la fin de l'expérimentation, le taux de survie des individus est de 50%, 85%, 80% respectivement dans les élevages témoins, amendés avec 2% de coques de café et enrichis avec 2% de litières de *C. odorata* (Fig. 18). La plus forte espérance de vie s'obtient pour les vers des élevages avec litières de *C. odorata* (87.9 ± 6.4 jours) contre 74.9 ± 7.5 jours pour le sol témoin et 70 ± 5.8 jours avec les coques de café. L'évolution de la survie des vers dans les élevages témoins diffère significativement de celle avec les coques de café ($p=0.0289$, test du logrank).

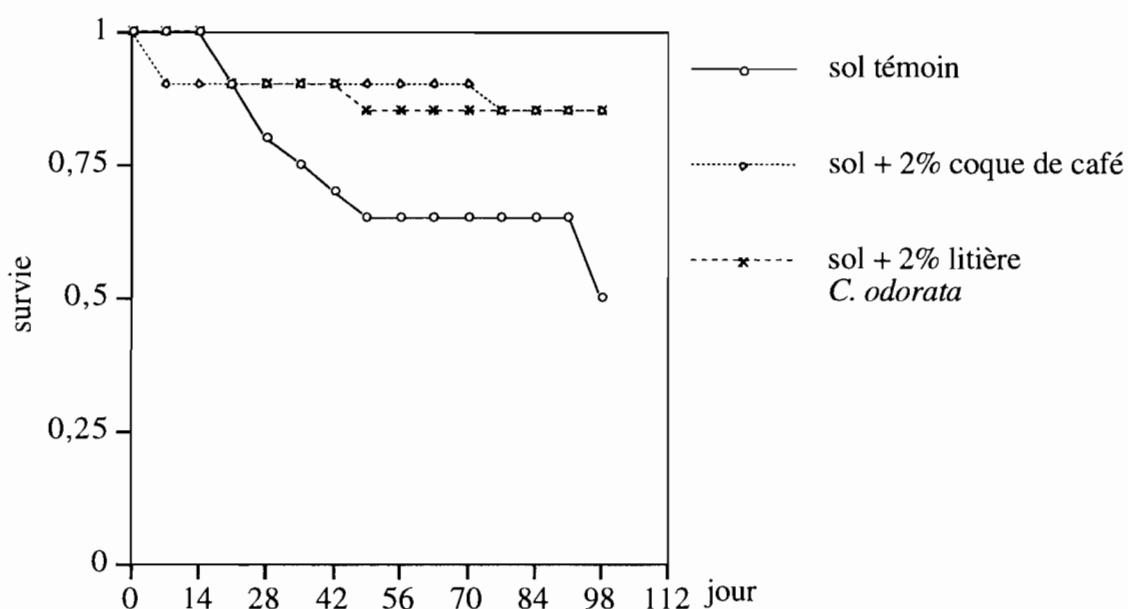


Figure 18. Courbe de survie d'*H. africanus*

4.2.2.4. Discussion et conclusions

La consommation de sol par le ver de terre *H. africanus* est influencée par la présence de résidus organiques. Dans le sol témoin (sans résidus organiques), la consommation est proportionnelle au poids du ver. La faible teneur en matière organique du sol semble limiter la consommation du sol. Il s'en suit une baisse du poids des vers qui ne peuvent croître efficacement pour atteindre le stade adulte.

En présence de résidus organiques, la consommation de sol varie en fonction de l'âge et de la richesse en matière organique du sol. Les juvéniles consomment jusqu'à 17 fois leur poids pour assimiler la matière organique nécessaire à leur croissance. Ce résultat s'observe également chez *M. anomala* (Lavelle et al. 1989b). Quand ils deviennent adultes et entrent en reproduction, l'essentiel de la consommation du sol sert à la maintenance et explique la faible consommation relative sauf en période de ponte où la consommation augmente significativement. Les coques de café sont préférables aux résidus de *C. odorata* puisque la

consommation relative est plus importante et les vers réalisent plus rapidement les étapes de leur cycle de vie (précocité de la maturité, production de cocon, survie plus importante). Cette étude semble confirmer l'hypothèse selon laquelle, dans la nature *H. africanus* consomme un mélange de terre et de litière. Ce ver de terre ingère un sol enrichi en matière organique par l'ingestion selective de débris organiques: il appartient ainsi à la catégorie des vers de terre polyhumique. Ce ver a par ailleurs un effet décompactant sur le sol. Les importantes quantités de terre ingérées par ce ver augurent du rôle qu'il peut jouer dans le sol de savane protégée. En effet, alors que certains vers de terre (*M. anomala*, *Pontoscolex corethrurus*) compactent le sol en formant des agrégats dans les couches superficielles qui en s'accumulant, modifient la structure du sol, *H. africanus* ameublit le sol et peut ainsi jouer un rôle sur l'infiltration de l'eau. A l'inverse de l'espèce *H. africanus* de la région de Lamto, les individus de l'espèce *H. africanus* de la région d'Ibadan (Nigéria) produisent des turricules compacts (Madge 1969; Tondoh données non publiées). Quelques spécimens rapportés du Nigéria et mis en culture dans le sol de savane protégée du feu ont produit des turricules semblables à ceux du Nigéria. On peut donc affirmer que la diversité fonctionnelle des individus de ces deux régions peut être due à une variabilité génétique. Des études génétiques, sont nécessaires pour éclairer cette diversité fonctionnelle au sein de la même espèce.

Le principal défaut des élevages en conditions de laboratoire semble être l'absence de couche de litière en surface car sur le terrain, *H. africanus* semble sélectionner les débris de litières disponibles. Pour vérifier cette hypothèse, il faudrait faire des collectes de vers qui circulent en surface et extraire le contenu de leur gésier

4.2.3. Caractérisation des turricules

4.2.3.1. Les fractions granulométriques

Dans le sol témoin comme dans les turricules de la classe de poids (400-1400 mg) les sables grossiers représentent les proportions les plus importantes, de 41.4 et 40.3% respectivement (Fig. 19). Dans les turricules d'individus des classes de poids (200-400 mg) et (40-150 mg), les sables fins représentent la fraction granulométrique la plus importante respectivement (34.9 et 34.8%). Les limons grossiers sont faiblement représentés dans tous les échantillons: 7.6% dans le sol, 7.9% dans les turricules de vers immatures, 7.4% dans les turricules de vers subadultes et 6.3% dans les turricules de vers adultes.

Par rapport au sol témoin les turricules d'immatures sont caractérisés par une réduction significative de la proportion des sables grossiers ($p<0.0001$), une augmentation significative de la proportion de sables fins ($p=0.0015$); de limons fins ($p<0.0001$) et la

fraction argiles ($p=0.0012$). Les immatures n'ont aucun effet sur la fraction "limmons grossiers".

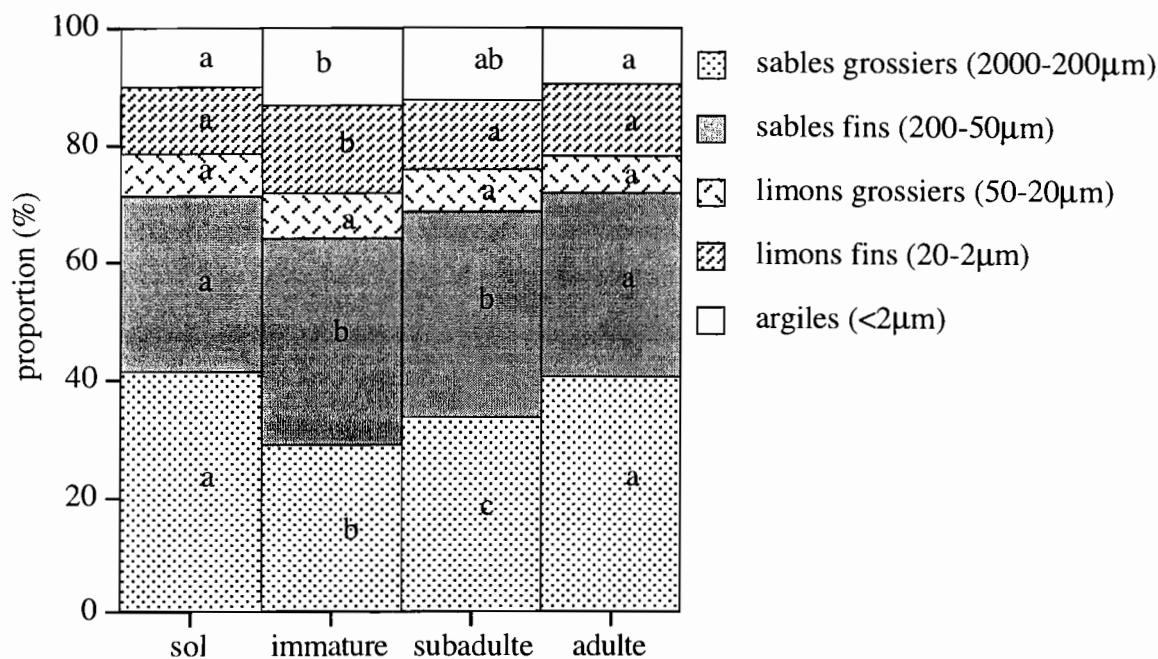


Figure 19. Distribution en classes de taille des particules du sol témoin et des turricules d'*H. africanus*. Les fractions granulométriques suivies de même (s) lettre (s) ne sont pas significativement différentes au seuil de 5% (ANOVA, $p<0.05$, $n=5$).

Par leur activité de consommation, les vers subadultes réduisent de manière significative la fraction "sables grossiers" ($p<0.0001$) et augmentent les fractions "sables fins" ($p=0.0015$). Ils n'ont pas d'effets significatifs sur les autres fractions.

Les proportions des fractions des turricules de vers adultes ne sont pas significativement différentes de celles du sol témoin.

4.2.3.2. Répartition des particules organiques du sol

La distribution de la matière organique du sol dans les différentes fractions granulométriques montre que l'essentiel de la matière organique dans le sol témoin comme dans les turricules est associé aux fractions argileuses et limoneuses (Tableau 5). La fraction fine (0-20 μm: argiles + limons fins) contient entre 61.7 et 73.5% du carbone et de l'azote. Le rapport C/N des fractions grossières représente 1.6 à 2 fois celui des fractions fines de sol et de turricules.

Tableau 5. Teneurs moyennes en carbone organique et azote total; rapport C/N des différentes fractions granulométriques du sol témoin et des turricules adultes produits au laboratoire. Les valeurs suivies de même lettre dans le sens des lignes ne sont pas significativement différentes au seuil 5% (test t, p<0.05, n=5)

(µm)	Carbone (g 100 g sol ⁻¹)		Azote (g 100 g sol ⁻¹)		Carbone/Azote (C/N)	
	sol	turricule	sol	turricule	sol	turricule
2000-200	1.51a	0.91a	0.12a	0.06a	13.0a	16.7a
200-50	0.14b	0.12b	0.01b	0.01b	13.1b	11.6b
50-20	0.93c	1.29c	0.08c	0.11c	11.8c	11.4c
0-20	4.15d	4.11d	0.5d	0.5d	8.3d	8.2d

L'activité de consommation d'*H. africanus* adultes ne modifie pas la distribution du carbone organique et de l'azote total dans les fractions granulométriques du sol. En effet les teneurs en carbone et azote des différentes fractions du sol témoin et des turricules sont similaires.

La somme des teneurs en carbone ou en azote mesurées dans les fractions donne une estimation du carbone organique (ou azote total) du sol témoin et des turricules. Ceci permet d'estimer le taux de matière organique assimilée. Dans les turricules produits après consommation du sol témoin, on estime à 4.5% la perte de carbone et à 4.4%, la perte en azote.

4.2.3.3. Caractérisation chimique des turricules

Les pH respectifs du sol témoin et des turricules des individus adultes de l'espèce *H. africanus* sont similaires (6.2 à 6.7). Par contre les teneurs en cations échangeables (Ca^{++} , Mg^{++} et K^+) et la capacité d'échange cationique (CEC) du sol témoin sont significativement supérieures à celles des turricules des adultes (test t, p<0.05) (Tableau 6).

Le sol témoin, les turricules d'individus juvéniles et les turricules collectés en milieu naturel ont les plus importantes teneurs en carbone organique et en azote total. Les turricules des vers subadultes et adultes ont des teneurs en carbone et azote similaires. Le rapport C/N est significativement plus faible dans les turricules (anova, p<0.05).

Les teneurs en azote minéral des différents échantillons sont différentes les unes des autres (Tableau 7). Nous n'avons pas fait de tests statistiques compte tenu de faible nombre de répétitions (2).

Tableau 6. Teneur moyenne (n=5) en éléments chimiques du sol témoin et des turricules de *H. africanus*. Les erreurs standards sont entre parenthèses. Dans la même colonne, les valeurs suivies de même (s) lettre (s) ne sont pas significativement différentes au seuil de 5% (ANOVA, test t).

	C(%)	N(%)	C/N	pH H ₂ O	pH Kcl	Ca ⁺⁺ (mé%)	Mg ⁺⁺ (mé%)	K ⁺ (mé%)	CEC (mé%)
sol témoin	1.72a (0.1)	0.137a (0.003)	12.5a (0.5)	6.7a (0.1)	6.3a (0.2)	6.3a (0.2)	2.3a (0.03)	0.6a (0.01)	8.3a (0.2)
turricules "terrain"	2.01ac (0.09)	0.160b (0.005)	12.6a (0.3)	-	-	-	-	-	-
turricules "adulte"	1.44b (0.05)	0.136a (0.004)	10.6b (0.1)	6.5a (0.2)	6.2a (0.2)	5.4b (0.1)	2.1b (0.03)	0.5b (0.1)	6.1b (0.2)
turricules "subadulte"	1.51b (0.05)	0.147ab (0.006)	10.3bc (0.1)	-	-	-	-	-	-
turricules immatures	1.90a (0.04)	0.169b (0.005)	11.3b (0.2)	-	-	-	-	-	-

Tableau 7. Variation des teneurs moyennes (n=2) en azote minérale du sol témoin et des turricules de *H. africanus*.

	NO ₃ ⁻		NH ₄ ⁺	
	µg g sol sec ⁻¹	% de N total	µg g sol sec ⁻¹	% de N total
sol témoin	0.34	0.025	4.02	0.066
turricules labo	0.22	0.017	10.98	0.183
turricules terrain	0.10	0.006	11.30	0.160

L'ion ammonium NH₄⁺ est la forme d'azote minéral la plus abondante dans les turricules d'*H. africanus*. Les turricules produits au laboratoire et récoltés in situ, contiennent près de 3 fois plus de NH₄⁺ que le sol témoin.

4.2.3.4. Discussion et conclusions

Du fait de leur faible taille, les jeunes *H. africanus* ingèrent sélectivement les particules fines du sol qu'ils concentrent dans leurs turricules. L'augmentation de 11.4% de la fraction argileuse dans les turricules du ver de terre de région tempérée *Lumbricus rubellus* (Shipitalo & Protz 1988) corrobore l'hypothèse de sélection de particules de sol par certains vers. Cependant *M. anomala*, espèce native de Lamto ne semble pas ingérer de manière sélective les particules du sol (Martin 1991). L'enrichissement relatif en argile des turricules d'individus juvéniles par rapport au sol témoin est une caractéristique commune aux vers de terre tropicaux (Barois et al. 1996) qui paraît dépendre de la texture du sol.

Le taux d'assimilation de la matière organique du sol par *H. africanus* (4.5% pour le carbone et 4.4% pour l'azote) est à prendre avec beaucoup de précautions car il ne concerne que les individus adultes et porte sur un nombre limité de répétitions.

La teneur en matière organique du sol des turricules produits au laboratoire par les vers juvéniles est élevée et semblable à celle des turricules du milieu naturel. En fait les vers du milieu naturel semblent ingérer un sol plus riche en matière organique, combinaison de l'ingestion de litière avec le sol et d'un effet de taille, les populations du terrain étant dominées par des individus de petite taille en moyenne.

Le ver de terre *H. africanus* n'a aucun effet sur le pH du sol qui est plutôt neutre. Cette neutralité peut être due aux teneurs assez élevées en calcium échangeable. La réduction de la teneur en cations échangeables et de la capacité d'échange cationique semble être le fait des vers adultes. Ils réduisent en effet la teneur en matière organique des turricules, ce qui influe indirectement sur le stock de bases échangeables en supposant qu'ils assimilent aussi les cations. La teneur en azote minéral sous forme de NH_4^+ ($11.3 \mu\text{g g}^{-1}$) des turricules de 24 heures est faible comparée à celle de *M. anomala* ($24.3 \mu\text{g g}^{-1}$) (Martin 1990).

Loin de nous donner des informations précises en raison de faible nombre de répétitions et de l'absence d'étude sur le régime alimentaire (analyse des turricules montrant une forte concentration de résidus dans le tube digestif, extraction et analyse du contenu du gésier), les résultats de ce paragraphe ne peuvent permettre de formuler des hypothèses réaliste.

4.3. DÉMOGRAPHIE ET CYCLE DE VIE DU VER DE TERRE *HYPEROIODRILUS AFRICANUS*

Des élevages en conditions de laboratoire et en milieu naturel ont permis de compléter les données obtenues précédemment et de décrire le cycle de vie du ver de terre *H. africanus*.

4.3.1. Démographie en conditions de laboratoire

Le cycle de vie est l'unité fondamentale de la description des organismes (Caswell 1989). Il rend compte de tous les traits d'histoire de vie: paramètres démographiques (taux de survie, fécondité, natalité), temps de développement, âge à la maturité, durée de vie et sex-ratio (Stearns 1992). En écologie des sols, la difficulté de suivre les populations naturelles a privilégié la description du cycle vie des organismes en conditions de laboratoire. Le texte présenté au paragraphe suivant traite de la détermination des paramètres démographiques du ver de terre *H. africanus* dans les conditions de laboratoire.

4.3.1.1. Effect of coffee residues on growth and reproduction of *Hyperodrilus africanus* (Oligochaeta, Eudrilidae) in Ivory Coast

Ebagnerin Jérôme TONDOH

Biology and Fertility of Soils (1998) 26: 336-340

4.3.1.1.1. Introduction

After the role of earthworms in improving soil fertility in tropical soil has been established (Lavelle et al. 1989, Spain et al. 1992) the search for the species most suitable and most amenable to manipulation began. The African widespread earthworm *Hyperodrilus africanus* has been identified by Barois et al. (1993) as one of the broadly distributed species that withstand disturbances linked to agricultural practices. This worm is found throughout West (Ivory Coast, Nigeria) and Central Africa (Congo, Zaire and Angola) in disturbed and undisturbed areas (Omodeo 1954; Madge 1969; Lavelle unpublished data ; unpublished data Tondoh). Populations concentrate in the upper 10-20 cm of soil and feed on a mixture of soil and above ground litter. Individuals are frequently observed at the surface, especially, although not exclusively, during rainfall events. Their role in the burial and further decomposition of litter, in combination with other species including *Eudrilus eugeniae*, has been stressed in a few papers (Hauser 1993; Tian 1995). Unlike the latter species, that has been thoroughly studied due to its value in vermicomposting activity (Reinecke and Viljoen 1988; Viljoen and Reinecke 1989), the basic biology and demographic parameters of *H. africanus* have never been studied, with the exception of a preliminary study on field and laboratory activities by Madge (1969).

In order to fill this gap in knowledge of a species with high potential in agricultural practices (Barois et al. 1993), field and laboratory studies have been undertaken at Lamto (Ivory Coast) in an area of savanna that has been protected from fire for 32 years and further turned into a *Chromolaena odorata* fallow. The potential use of *H. africanus* in management of soil fertility depends among other factors, on its growth and reproductive rates and the capacity to produce a large number of individuals in field or laboratory conditions.

This paper assesses general demographic parameters (growth rate, generation time and fecundity) of *H. africanus* measured in laboratory cultures and the effects of their density on these demographic parameters. Coffee residues supplied as a pulp were used as food because they are available in most humid farming systems of Ivory Coast and are known to be suitable food for the geophagous earthworm *Millsonia anomala* (Rousseaux 1994) and the epigeic *Eisenia fetida* (Orozco et al. 1996).

4.3.1.1.2. Material and methods

4.3.1.1.2.1. Description of *H. africanus*

H. africanus is a 12-cm to 16-cm-long epiendogeic earthworm that lives in the upper 10-20 cm of soil, and feeds on a mixture of soil and above-ground litters. This worm is slightly pigmented on its anterior body.

4.3.1.1.2.2. Study site

The study was conducted at the Lamto Tropical Ecology Research Station ($5^{\circ}02'W$ - $6^{\circ}13'N$) situated in the southern part of the Guinean savanna that penetrates the destroyed rain forest area of southern Ivory Coast. The research station is surrounded by a natural reserve of 2500 ha. The natural vegetation is characterized by a mosaic of grass savanna, shrub savanna and gallery forests.

A portion of the shrub savanna protected from fire since 1964, has turned into a secondary forest with significant undergrowth of the tropical weed *C. odorata*. In the Lamto area, *H. africanus* is only found in the portion of shrub savanna protected from fire and in coconut plantations close to the Bandama River. *H. africanus* was first recorded in 1978, probably introduced with ornamental trees in a garden near the protected savanna. The soil is a sandy ferrasol (FAO-UNESCO 1989).

4.3.1.1.2.3. Chemical characterization of coffee residues

Coffee residues have high total organic (30.4%) and soluble carbon (24 mg g^{-1}) contents. Their polyphenolic/nitrogen (N) ratio (0.22) is inferior to 0.5, a critical value that determines the quality of plant material in terms of decomposition (Palm and Sanchez

1991). Coffee residues may therefore be considered as a good organic material that can decompose to provide a readily-available source of N in the short-term.

4.3.1.1.2.4. Experiments

Cocoons were produced by adults of *H. africanus* collected in the protected savanna close to the research station. They were kept in buckets filled with 9 kg moist soil (14% water content i.e., pF 2.5 or 10 kPa) supplemented with 2 mm sieved coffee residues. A rate of 2% coffee residues was used since Tondoh and Lavelle (1997) showed that it is a suitable concentration for use in demographic studies. Every five days, the culture medium was changed, earthworms were handsorted and cocoons were collected by wet-sieving. After being weighed individually, cocoons were incubated on moist filter paper at 28°C in Petri dishes to assess incubation period and hatching rate.

Newly hatched individuals were kept in soil moistened at field capacity (14%, pF 2.5), which was either supplemented with 2% sieved coffee residues or unaltered. Sixty worms hatched from 30 cocoons were divided into pairs and one of each pair was allocated each treatment in plastic boxes filled up with 100 g substrate. Every five days during 325 days, worms were individually weighed and checked for clitellum development and cocoons were searched for, before worms were placed in a new medium. When worms reached a weight of approximately 200 mg, larger boxes containing 300 g substrate were used. Cocoons produced were weighed and kept for incubation.

A second set of experiments was conducted under similar conditions to evaluate the effects of *H. africanus* density on growth, maturation and cocoon production. Juveniles of *H. africanus* collected from the field were reared in boxes filled with 300g of soil amended with 2% coffee residues. Three treatments were set up with the boxes of each receiving, respectively one, two and four earthworms. Ten replicates were set up at each density. Dead worms were removed when renewing each medium.

4.3.1.1.2.5. Statistical test

A non-parametric Mann-Whitney test was performed to compare the difference between growth and cocoon production of *H. africanus* in soil supplemented with 2% coffee residues and non supplemented soil. The effects of *H. africanus* density on growth and cocoon production were analyzed using the Kruskall-Wallis test (Sokal and Rohlf 1995).

4.3.1.1.3. Results

4.3.1.1.3.1. Life-cycle of *H. africanus*

4.3.1.1.3.1.1. Cocoon size

Cocoons of *H. africanus* are oval. Specimens measured were on average 2.37 ± 0.03 mm (mean \pm SE, $n = 106$) and weighed 15 to 58 mg (28 ± 0.2 mg, $n = 1341$).

4.3.1.1.3.1.2. Incubation period of cocoons

Hatching of the first set of cocoons occurred after 10 to 32 days (17 ± 0.2 days). Cocoons further produced in the cultures hatched after 8 to 35 days (17 ± 0.03 days). Most cocoons (67% for the first set and 81% for the second) hatched in the range between days 14 and 19 (Fig. 1).

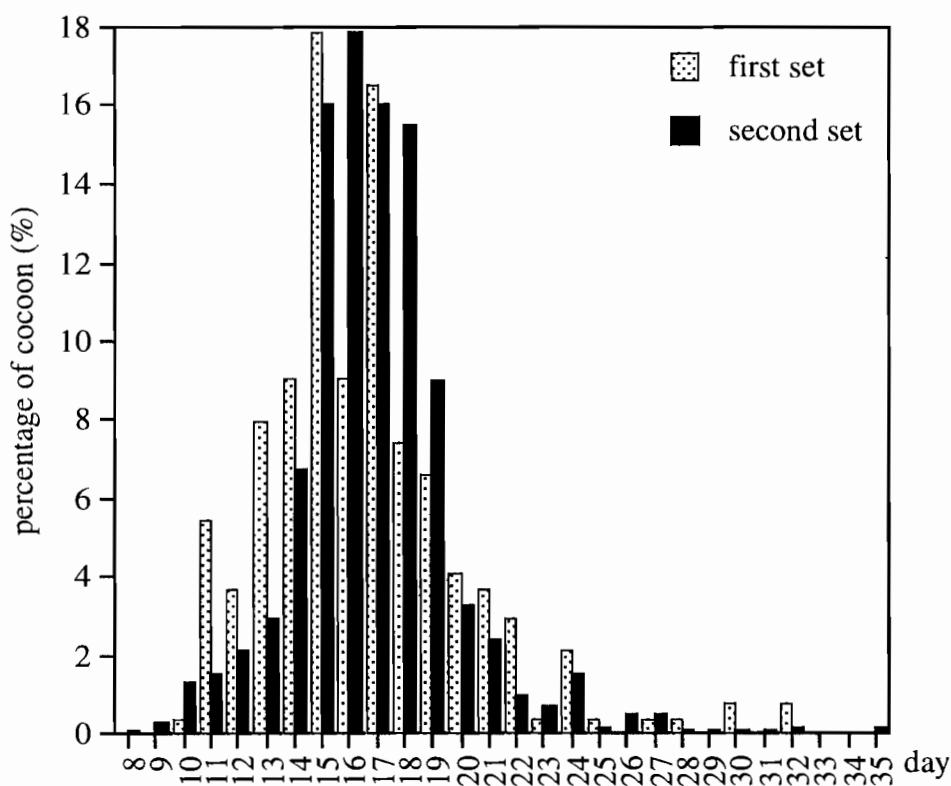


Figure 1. Incubation time of cocoons of *Hyperodrillus africanus*

4.3.1.1.3.1.3. Hatching success

Hatching success in laboratory conditions was respectively 71% in the first set of cocoons, 62% in the second set (Table 1). Cocoons contained 2.1 ± 0.07 and 2.0 ± 0.04 individuals in the first and the second generations.

Fifty-four percent and 41% cocoons of the first and the second generations, respectively, contained two embryos. A few cocoons contained up to 5 hatchlings. Hatching may last several days since all individuals do not leave the cocoon at the same time.

Table 1. Number of hatchlings per cocoon of *Hyperiodrilus africanus*

Number of hatchlings per cocoons	First set		Second set	
	Number of cocoons	%	Number of cocons	%
1	25	21.4	185	33.6
2	63	53.8	226	41.1
3	25	21.4	102	18.5
4	4	3.4	35	6.4
5	-	-	2	0.4
Total	117	100	500	100

4.3.1.1.3.1.4. Growth

The weight of newly hatched worms ranged from 2 to 42 mg around a mean of 12.3 ± 0.2 mg. When fed soil mixed with 2% coffee residues, *H. africanus* grew at a rate of $6.1 \text{ mg worm}^{-1} \text{ day}^{-1}$ and the first adult appeared on day 45 (Fig. 2). The growth of individuals was continuous throughout, although it declined between days 125 and 175. Mortality rate was 3.3% at the end of the experiment. All *H. africanus* individuals had become adults after 75 days. In soil without coffee residues, the worms grew very slowly ($1.0 \text{ mg worm}^{-1} \text{ day}^{-1}$; Fig. 2) and the growth time until formation of clitellum was long (283±3 days).

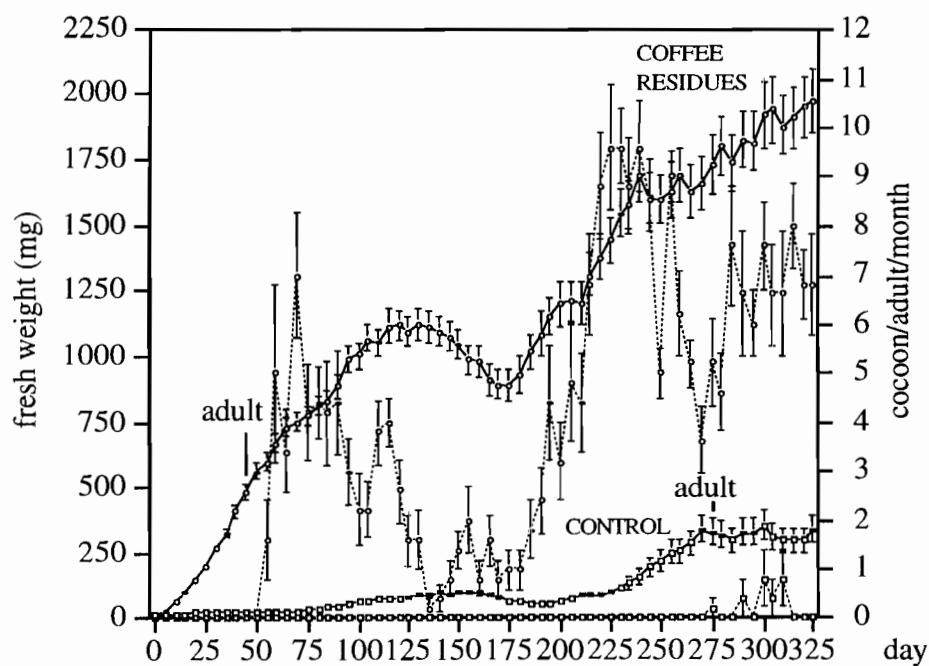


Figure 2. Growth curves and cocoon production of paired *H. africanus* raised in soil enriched with 2% coffee residues and in the control

After 275 days one individual weighing 670 mg was clitellate. Mortality was 56.7% at the end of the experiment. A Mann-Whitney test showed significant differences in growth of *H. africanus* in both treatments ($p<0.05$).

4.3.1.1.3.1.5. Cocoon production

Cocoon production began after 55 days, but was still irregular with time (0.9 to 9.6 cocoons adult $^{-1}$ month $^{-1}$) for *H. africanus* raised in soil amended with 2% coffee residues (Fig. 2). Although *H. africanus* laid continuously cocoons, three successive peaks were observed. The generation time was about 300 ± 7 days and fecundity was very low (0.3 to 0.9 cocoon adult $^{-1}$ month $^{-1}$) in non-amended soil. The fecundity of *H. africanus* in both treatments differed significantly ($p<0.05$).

The complete life-cycle of *H. africanus* was achieved under laboratory conditions within a period of 83 days the average growth and generation times were 59 ± 2 and 66 ± 3 days in soil enriched with 2% coffee residues (Fig. 3).

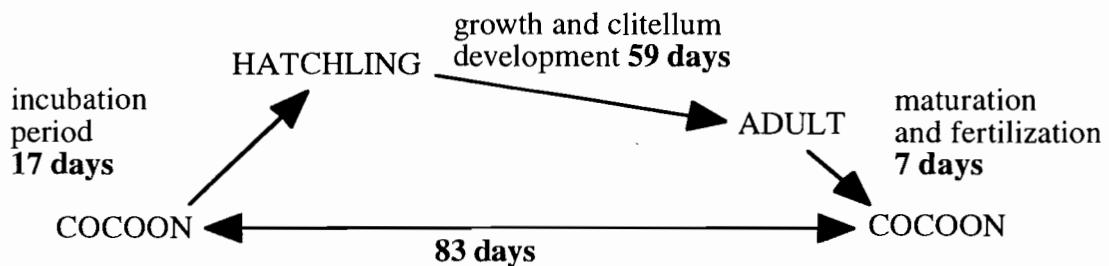


Figure 3. Diagram of the life-cycle of the earthworm *H. africanus* in soil amended with 2% coffee residues

4.3.1.1.3.2. Density dependent effects

4.3.1.1.3.2.1. Growth

The growth of *H. africanus* raised either singly, in pairs or in batches of 4 individuals was significantly different at any stage when subjected to Kruskall-Wallis test ($p<0.05$). The largest weight was achieved by earthworms raised individually. The maximum weights were, respectively, 482.9 ± 289.8 mg, 382.1 ± 117.4 mg and 409.8 ± 92 mg and were reached within a period of 19-21 weeks (Fig. 4). Mortality was high among *H. africanus* raised singly (up to 80% at the end of the experiment), whereas only 55% of earthworms had died by the end of the experiment in the two other treatments. Growth rates were, respectively $1.4 \text{ mg worm}^{-1} \text{ day}^{-1}$, $0.9 \text{ mg worm}^{-1} \text{ day}^{-1}$ and $0.9 \text{ mg worm}^{-1} \text{ day}^{-1}$ in boxes containing one, two and four *H. africanus*, and it took, respectively, 56 ± 0 days, 70 ± 2 days and 49 ± 1 days for the worms to exhibit a clitellum.

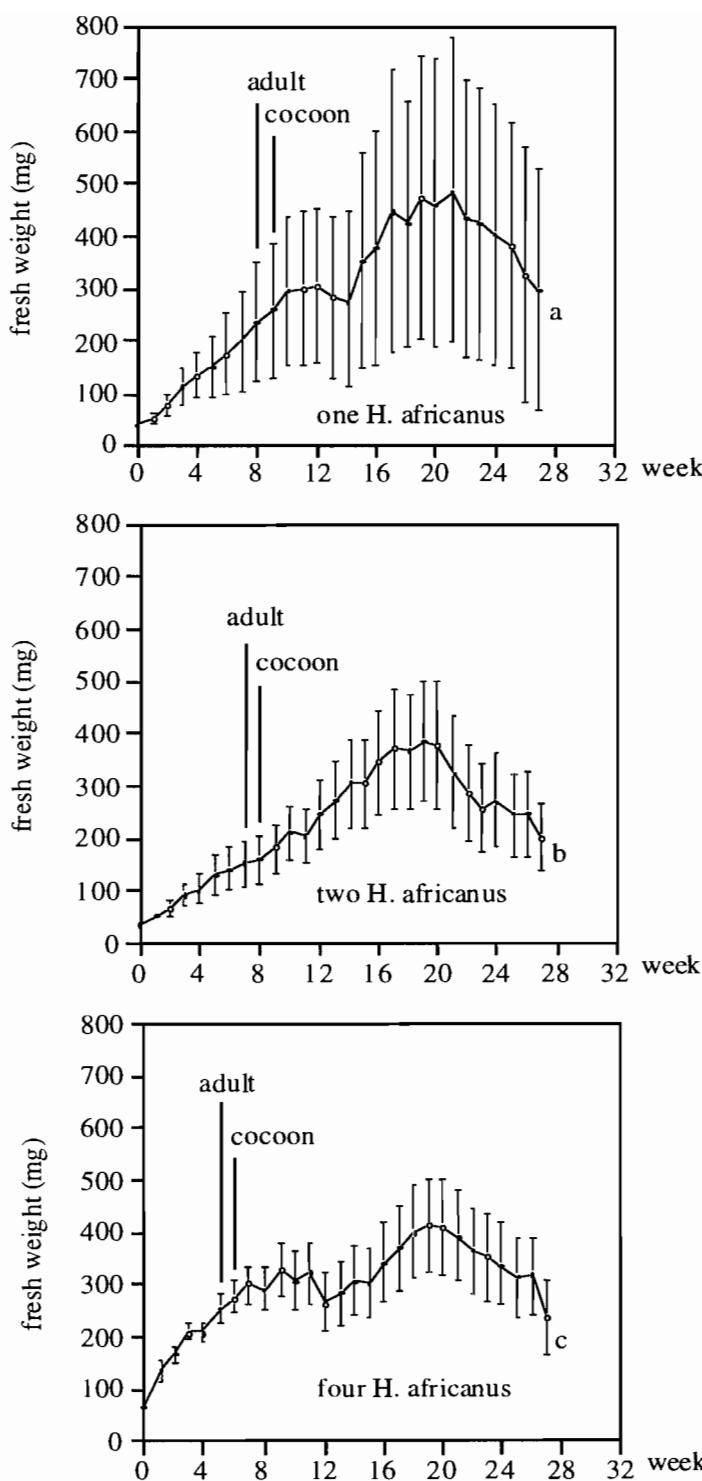


Figure 4. Growth of *H. africanus* raised in group of one, two and four individuals in soil amended with 2% coffee residues

4.3.1.1.3.2.2. Cocoon production

Cocoon production began a week after the appearance of clitellate individuals. When *H. africanus* was raised in batches, cocoon production was high. Groups of four *H. africanus* produced, in total, 172 cocoons in 154 days, and paired individuals produced 83 cocoons

in 147 days. Fourteen cocoons were produced by singles in a short time period, i.e. 77 days. When expressed in terms of cocoons laid per adult per month, the average fecundity of single worms ($0.4\text{-}0.9$ cocoon adult $^{-1}$ month $^{-1}$) was significantly different ($p<0.05$) compared to that of individuals raised in pairs or kept in batches ($0.1\text{-}3$ cocoons adult $^{-1}$ month $^{-1}$).

4.3.1.1.4. Discussion

H. africanus grew and reproduced faster when fed a soil supplemented with coffee residues. Tondoh and Lavelle (1997) indicated similar results for single *H. africanus* that grew slowly (2.9 mg worm $^{-1}$ day $^{-1}$) in comparable conditions. The high amount of soluble carbon and organic phosphorus in coffee residues certainly stimulates growth. The generation time (2.2 months) was short and fecundity was high (up to 115 cocoons adult $^{-1}$ year $^{-1}$). In contrast, Lamto native earthworm species (*Millsonia anomala*, *Dichogaster agilis*, *Millsonia ghanensis*, *Agastrodrilus opisthogynus*, *Millsonia lamtoiana*, *Chuniodrilus zielae*) have longer generation times (15–45 months) and cocoon incubation (23–36 days) and low fecundity ($1\text{-}18$ cocoons adult $^{-1}$ year $^{-1}$) (Lavelle 1978). The incubation period of cocoons of the vermicomposting earthworm *E. eugeniae* (17 days) is similar to that of *H. africanus* (Reinecke and Viljoen 1988). The demography of *H. africanus* indicates that it is more useful for large-scale earthworm production than the peregrine earthworm *Pontoscolex corethrurus* that has a longer generation time (4 months) and slightly lower fecundity (99 cocoons adult $^{-1}$ year $^{-1}$) (Lavelle et al. 1987). The three peaks delimited during cocoon production, probably show the presence of reproduction periods in the life-cycle. The hatching success of 95% for the endogeic worm *M. anomala*, and 90.5% for the epigeic *D. agilis* (Lavelle 1978) were greater than that of *H. africanus*, i.e. the 71%. Reinecke and Viljoen (1988) had in the same medium (moist filter paper) found that *E. eugeniae* had a low hatching success of 48%. Compared to vermicomposting species, the 59 days of clitellum development in *H. africanus* is long. Reinecke and Hallat (1987) observed a clitellum in *Perionyx excavatus* after only 14 days, while Viljoen and Reinecke (1989) found the first clitellate *E. eugeniae* after 25 days. *H. africanus* collected from the field and raised in laboratory conditions did not adapt very well. When kept in pairs, they grew very slowly (0.9 mg worm $^{-1}$ day $^{-1}$), their fecundity was very low (up to 31 cocoons adult $^{-1}$ year $^{-1}$) and mortality was high. The daily increment weight of single individuals (1.4 mg worm $^{-1}$ day $^{-1}$) was inferior to the 3.2 mg worm $^{-1}$ day $^{-1}$ of *H. africanus* hatched in the laboratory and raised individually (Tondoh and Lavelle 1997). In addition, the former laid 11 cocoons year $^{-1}$ in contrast to the 72 cocoons laid by laboratory hatchlings. It seems, therefore, that in order to obtain a high fecundity of *H. africanus*, production should start from individuals hatched in the laboratory.

The growth of *H. africanus* varies with their density. The better growth of *H. africanus* raised individually (1.5 times greater) clearly indicated the density dependence of this

parameter. Space is probably the density-dependent factor since food is not a limiting factor in our experiment. Reinecke and Viljoen (1993) recorded the same feature for *E. eugeniae* at high density. As a regulating factor of population size (Begon and Mortimer 1981) density dependence should be one of the factor regulating *H. africanus* natural populations. Density dependence was also used as regulating factor of *M. anomala* population in the model "Allez les Vers" (Lavelle and Meyer 1983). Although mating is not a prerequisite for cocoon production, fecundity was enhanced when individuals were in batches. Generally speaking, groups of two or four earthworms displayed better demographic parameters (high survival rate, short generation time and high fecundity), which explains the tendency of natural populations of *H. africanus* to aggregate as observed in the field (Tondoh unpublished data).

The possibly parthenogenetic reproduction, fast maturation, high fecundity, high number of embryos (up to five) per cocoons and short generation time indicate that *H. africanus* populations have a high capacity for colonization. These demographic features may explain their large distribution in Africa. This species has potential for massive production and use in appropriate biotechnologies aimed at stimulating plant growth by promoting active earthworm populations.

4.3.1.1.5. Acknowledgements

This work was carried out as part of the Macrofauna STD3-EC funded programme. The author gratefully thanks Professor P. Lavelle and JP Rossi for critically reading the manuscript and making several useful remarks.

4.3.1.1.6. Résumé étendu

H. africanus, ver de terre très répandu en Afrique de l'Ouest et du Centre, vit dans les 20 premiers centimètres du sol et se nourrit d'un mélange de sol et de débris organiques. Le temps d'incubation des cocons est en moyenne de 17 jours et de chaque cocon sortent en moyenne 2 juvéniles. La croissance des vers est plus rapide dans le sol enrichi avec 2% de coques de café: $6.1 \text{ mg ver}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ contre $1.0 \text{ mg ver}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ dans le sol témoin. La durée de croissance jusqu'à l'apparition du clitellum en présence de résidus organiques est en moyenne de 59 jours pour un temps de génération de 83 jours. La fécondité maximale dans ces conditions est estimée à $115 \text{ cocons adulte}^{-1} \text{ an}^{-1}$. La densité-dépendance, phénomène régulateur de l'effectif des populations, existe chez *H. africanus*. Elle ralentit leur croissance pondérale et allonge leur temps de génération dans les élevages de laboratoire.

Après l'acceptation de cet article pour publication, l'acquisition d'un logiciel avec possibilité d'estimation des données de survie a permis d'estimer l'espérance de vie à la naissance du ver *H. africanus* dans les deux milieux d'élevage. Ces données complètent utilement les paramètres démographiques du ver en conditions de laboratoire.

4.3.1.1.7. Estimation des données de survie

Le taux de survie des individus appariés estimé par méthode Kaplan-Meier est respectivement de 60% et 96.7% dans le sol témoin et dans le sol enrichi avec 2% de coques de café. L'espérance de vie à la naissance des vers est estimée à 154.5 ± 9.8 jours dans le sol témoin et 155 ± 0 jours dans le sol amendé. L'évolution de la survie des *H. africanus* est significativement différente dans ces deux milieux de culture ($p=0.0006$, test du logrank) (Fig. 20A). Le taux de survie est de 45% dans les élevages avec deux individus, 37.5% dans les élevages avec 4 individus et 20% dans les élevages avec un individu; les espérances de vie correspondantes sont de 99.4 ± 19.4 jours, 121.8 ± 15.6 jours et 123.9 ± 9.7 jours. Il n'y a pas de différence significative de l'évolution de la survie entre les trois traitements (test du logrank, $p=0.3672$) (Fig. 20B). La densité-dépendance semble n'avoir aucun effet direct sur la mortalité des vers.

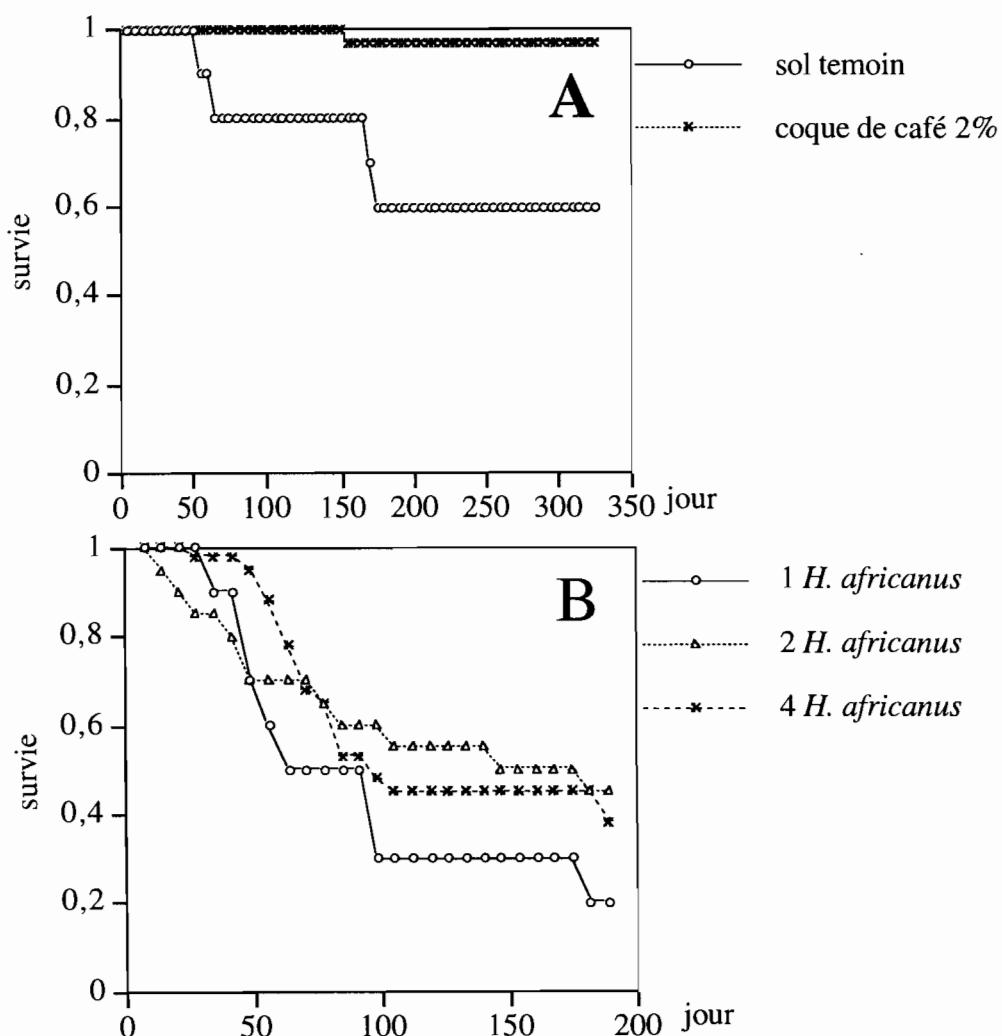


Figure 20. A. Courbes de survie des individus appariés dans les élevages sans ou avec 2% de coques de café. B. Courbes de survie dans des élevages de densité-dépendance enrichis de 2% de coques de café.

4.3.2. Démographie en conditions semi-naturelles

L'objectif de ce paragraphe est de déterminer les paramètres démographiques du ver de terre *H. africanus* en milieu naturel afin de les comparer aux données de laboratoire.

On fait l'hypothèse qu'il n'y a pas eu fuite d'individus et que ceux qui sont présents à chaque pas de temps sont les descendants des adultes ou les descendants des immatures.

4.3.2.1. Élevage de vers adultes

Les résultats obtenus sur l'ensemble des 95 jours d'élevage sont résumés dans le tableau ci-dessous.

Tableau 8. Caractéristiques des individus de l'espèce *H. africanus* aux différentes dates de renouvellement des blocs d'élevage. ind= individus, moyenne= mg ± erreur standard

POPULATION INITIALE			
	effectif (ind 0.625 m^{-2})	classe de poids (mg)	moyenne (mg)
adultes avec clitellum	20	499-880	636.5 ± 22.3
POPULATION APRES 47 JOURS			
	effectif (ind 0.625 m^{-2})	classe de poids (mg)	moyenne (mg)
descendants	100	3-194	17.7 ± 2.1
adulte sans clitellum	11	121-591	275 ± 43.4
adulte avec clitellum	3	528-884	702.7 ± 102.8
Total	114		
POPULATION APRES 95 JOURS			
	effectif (ind 0.625 m^{-2})	classe de poids (mg)	moyenne (mg)
descendants	74	3-253	53.1 ± 5.4
nouveaux adultes	2	818-1380	1099 ± 281
adultes sans clitellum	2	283-389	336 ± 53
adultes avec clitellum	3	755-1036	896.7 ± 81.1
Total	81		

4.3.2.1.1. Croissance pondérale et survie

Durant la période d'élevage, la teneur en eau moyenne du sol a varié de 14.4% à 16.2%, valeurs voisines du point de saturation.

Dans les blocs on a récolté outre les *H. africanus*, un petit nombre d'autres Eudrilidae: 28 au premier démontage et 5 au deuxième.

La descendance pour *H. africanus* sur l'ensemble des 10 blocs au bout de 47 jours d'élevage in situ est estimée à 100 individus immatures de poids variant de 3 à 194 mg. Sur

les 20 adultes représentant les géniteurs, 11 ont perdu leur clitellum et 3 les ont conservés (Tableau 8). Les individus ayant perdu leur clitellum sont reconnaissables par l'existence d'une marque marron foncée à la place du clitellum: ils ont atteint le stade de sénescence.

La survie adulte après 47 jours peut être ainsi estimée à partir des précédentes observations: elle est de 70%.

Après avoir de nouveau mis l'ensemble des individus immatures en élevage pour 48 jours, il ne reste que 74 individus dont le poids varie de 3 à 258 mg pour une moyenne de 53.1 ± 5.4 mg. La survie immature est donc estimée à 74%.

Les individus sénescents sont réduits à deux; l'effectif d'adultes géniteurs est constant. La survie des adultes est estimée à 36%. Deux nouveaux adultes de 818 et 1380 mg sont apparus.

La survie moyenne des adultes sur l'ensemble des 95 jours d'élevage est donc 53%.

Le taux de croissance pondérale des individus est estimé à $7.4\% \text{ jour}^{-1}$, avec un gain de poids journalier moyen estimé à 1.3 mg ver^{-1} .

4.3.2.1.2. Fécondité

On entend par fécondité, le nombre de cocon produit par adulte au cours des 47 premiers jours d'élevage. Les enveloppes de cocons éclos et les cocons récoltés ont été comptés et pesées. On a récolté pour l'ensemble des blocs 35 enveloppes de cocon et 3 cocons. Il existe une corrélation significative ($r^2=0.47$, $p=0.0295$) entre le nombre de cocons vides et la descendance des vers sur l'ensemble des 10 blocs de sol (Fig. 21). On fait ainsi l'hypothèse que le nombre d'enveloppes vides est proportionnel au nombre de cocons produits.

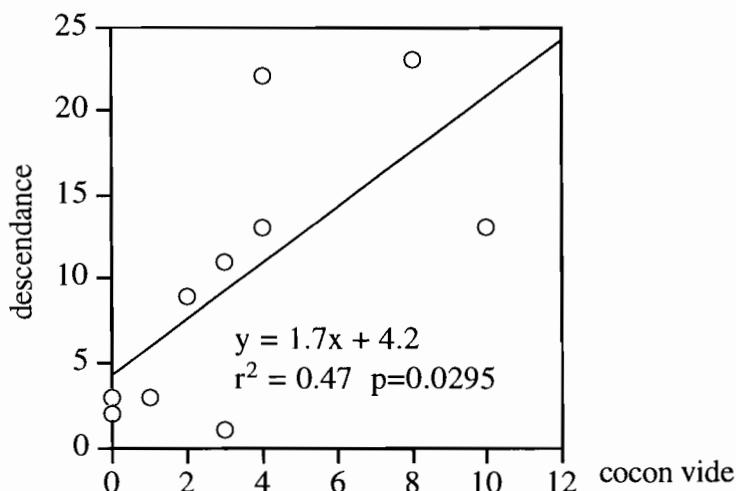


Figure 21. Régression linéaire entre la descendance des vers et le nombre de cocons vides présents dans les 10 blocs de sol.

Le nombre de cocons au bout est de 47 jours est de 38. Quarante huit jours après, on a récolté 10 cocons pour deux adultes. Le nombre total de cocons produits au cours des 95 jour d'élevage est estimé à 48 (Tableau 9).

Tableau 9. Descendance et cocon (effectif 0.0625 m^{-2}) d du ver de terre *H. africanus*

	APRES 47 JOURS			APRES 95 JOURS	
	cocon vide	cocon plein	descendance	cocon vide	cocon plein
bloc 1	4	0	22	0	0
bloc 2	4	0	13	1	0
bloc 3	1	1	3	0	0
bloc 4	10	0	13	2	0
bloc 5	8	1	23	1	0
bloc 6	2	0	9	1	0
bloc 7	0	0	3	1	0
bloc 8	0	0	2	1	2
bloc 9	3	0	11	1	0
bloc 10	3	1	1	0	0
Total	35	3	100	8	2

En supposant que l'ensemble des individus adultes (A) produit un nombre (C) de cocons, la fécondité F par adulte est de $F=C/A$ (Lavelle 1978).

L'expression de la fécondité d'un adulte au bout de 47 jours est $F=38/20= 2$ cocons.

Ramenée à une production mensuelle, la fécondité est estimée à 1.3 cocons adulte $^{-1}$.

Après 48 jours autres jours, la fécondité est estimée à 3.13 cocons adulte $^{-1}$ mois $^{-1}$.

La fécondité moyenne du ver de terre *H. africanus* est donc estimée à 2.2 cocons adulte $^{-1}$ mois $^{-1}$ pour la première série d'élevage.

4.3.2.2. Élevage de vers jeunes

Les résultats de la deuxième série d'élevages sont résumés dans le tableau 10.

4.3.2.2.1. Croissance pondérale et survie

La teneur en eau moyenne du sol varie entre 13.3 et 15.3%. Six et quatre petits Eudrilidae respectivement ont été recueillis au premier et au deuxième démontage.

Dans la cohorte des juvéniles, le taux de croissance pondérale journalier à la fin de l'expérimentation est estimé à 24 % avec une prise de poids moyen de $8.4 \text{ mg ver}^{-1} \text{ jour}^{-1}$. Tous les individus sont vivants. Quatre individus sont adultes et un cocon a été récolté.

Tableau 10. Évolution pondérale en conditions semi-naturelles des deux cohortes du ver de terre *H. africanus*

POPULATIONS INITIALES		
	juvéniles	immatures
effectif (ind 0.313 m ⁻²)	10	10
classe de poids (mg)	18-50	97-234
poids moyen (mg)	34.3±3.8	171.1±15.3
POPULATIONS APRÈS 30 JOURS		
	immatures	subadultes
effectif (ind 0.313 m ⁻²)	10	5
classe de poids (mg)	55-327	141-595
poids moyen	163.2±27.8	409.0±85.8
POPULATIONS APRÈS 60 JOURS		
	juvéniles	juvéniles
effectif (ind 0.313 m ⁻²)	0	6
classe de poids (mg)	0	2-16
poids moyen (mg)	0	7.3±1.9
	subadulte	subadulte
effectif (ind 0.313 m ⁻²)	6	1
classe de poids (mg)	235-571	0
poids moyen (mg)	387.3±51.4	237
	adulte	adulte
effectif (ind 0.313 m ⁻²)	4	3
classe de poids (mg)	578-1006	691-876
poids moyen (mg)	741±92.5	760± 58.3

La mortalité des immatures est importante. Quatre individus sont vivants à la fin des élevages. Leur taux de croissance pondérale journalier est de 7.3% pour une vitesse de croissance de 3.8 mg ver⁻¹ jour⁻¹. Au bout de 60 jours, trois individus deviennent adultes, produisent des cocons et on assiste à l'émergence d'une nouvelle cohorte formée d'individus juvéniles.

4.3.2.2.2. Estimation de la fécondité

Nous n'avons pas récolté d'enveloppes de cocons. L'estimation de la fécondité se fait exclusivement sur la base des cocons présents.

Dans la première cohorte sur 4 adultes, un seul a produit un cocon. La fécondité est estimée à 1 cocon ver⁻¹ mois⁻¹. Chez les immatures, 14 cocons ont été produits par 3 adultes; la fécondité est estimée à 4.7 cocons ver mois⁻¹. La fécondité moyenne est donc estimée à 2.9 cocons adulte mois⁻¹.

4.3.2.3. Estimation de l'espérance de vie

L'estimation de l'espérance de vie des vers s'est faite à partir des données de survie de la première série d'élevage pour les adultes et la deuxième série chez les immatures. Le taux de survie des adultes est de 25%; celui des immatures est de 70%. L'espérance de vie des immatures (52.1 ± 3.3 jours) est inférieure à celle des adultes (80.6 ± 5.1 jours). Il n'y a pas de différence significative entre les courbes de survie (test du logrank, $p=0.7996$). Le cumul de l'espérance de vie des adultes et des immatures (133 jours) correspond à l'espérance de vie moyenne d'un individu.

4.3.2.4. Discussion et conclusions

Les élevages de terrain des populations du ver de terre *H. africanus* se sont révélés être un succès malgré la colonisation des blocs de sol par d'autres vers de terre, les petits Eudrilidae. En effet nous avons pu estimer leur cycle de vie (croissance pondérale, reproduction et survie) et les différents stades correspondants. La présence des petits Eudrilidae dans les blocs peut s'expliquer par deux raisons:

- leur petite taille (ver filiforme de 3 à 7 cm de long et 0.5 à 2 mm de diamètre) leur donne la possibilité de passer à travers les mailles d'acier inoxydable (200 µm);
- leurs cocons ont résisté au traitement à l'eau chaude.

Dans tous les cas, on suppose que leur présence n'a pas eu d'effet significatif sur l'évolution des individus de l'espèce *H. africanus*.

La croissance pondérale, la maturation des individus et leur reproduction dépendent de la densité des populations. En effet pour une population à faible densité, la croissance des vers immatures est rapide. Elle se ralentit quand l'effectif est important. *H. africanus* étant un ver de terre largement dépendant de la matière organique du sol (polyhumique), la faible teneur en matière organique du sol disponible dans les blocs en surpopulation va entraîner un ralentissement de la croissance pondérale et donc une augmentation du temps de génération. Dans les blocs surpeuplés, 2% des individus deviennent adultes, alors qu'à un ou deux individus par bloc, 50% sont adultes après leur phase de croissance. Cette densité-dépendance a été également observée dans les élevages en laboratoire: à forte densité, la croissance pondérale est faible ($0.9 \text{ mg ver}^{-1} \text{ jour}^{-1}$). Le suivi des individus juvéniles fait apparaître un temps de génération d'au moins 60 jours.

La production moyenne de cocons étant de 3 cocons adulte⁻¹ mois⁻¹, la fécondité d'un individu adulte en conditions semi-naturelles est estimée à 36 cocons adulte⁻¹ an⁻¹. Cette

estimation annuelle de la fécondité du ver de terre est comprise dans l'intervalle de production de cocons obtenu au laboratoire ($11\text{--}115$ cocons adulte $^{-1}$ an $^{-1}$).

Les élevages de terrain ont permis d'estimer également l'espérance de vie moyenne du ver de terre *H. africanus* en saison des pluies. Il vit en moyenne pendant 133 jours (5 mois) sur le terrain, espérance de vie inférieure aux 170 jours obtenus au laboratoire.

Les élevages en conditions semi-naturelles se sont révélés fort utiles dans la confirmation des résultats obtenus en conditions contrôlées au laboratoire. Ils ont en plus apporté un éclairage sur la durée de vie du ver de terre *H. africanus*. Malgré la confirmation des observations de laboratoire par les élevages semi-naturelles, l'évaluation des survies est biaisée car elle supprime les causes de mortalité liées à l'environnement (stress hydrique, température excessive ou préation par les fourmis magnans). On peut donc penser que la croissance et la reproduction des individus en conditions naturelles lorsque le sol est humide est très proche de celles observées au laboratoire et en conditions semi-naturelles.

Les élevages au laboratoire et en conditions semi-naturelles ont permis de connaître la quelques aspects de la biologie et de la démographie du ver de terre *H. africanus* qu'il importe d'approfondir à travers une étude des populations dans leur milieu naturel.

5. FONCTIONNEMENT DES POPULATIONS NATURELLES DU VER DE TERRE *HYPERTIODRILUS AFRICANUS*

5.1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous ne développerons ici que la méthode de récolte des turricules des *H. africanus* en milieu naturel et les transformations des données brutes de l'échantillonnage. En effet, les méthodes d'analyses statistiques et les techniques d'échantillonnages des *H. africanus* utilisée dans ce chapitre ont été présentées au chapitre 3 (§ 3.2.3 , page 26 et § 3.3.1, page 30).

5.1.1. Prélèvement des populations du ver de terre *H. africanus*

Les individus et cocons de l'espèce *H. africanus* ont été collectés avec l'ensemble du peuplement de vers, de terre de manière continue, pendant 19 mois, de juin 1994 à décembre 1995 selon la méthodologie décrite au chapitre 3 (§ 3.3.1.2 , page 32).

5.1.2. Prélèvement des turricules du ver de terre *H. africanus*

Le prélèvement des turricules s'est fait sur une petite parcelle située à proximité de celle utilisée pour le suivi des populations. On délimite deux transects parallèles formés chacun de dix carrés alignés et contigus d'1 m de côté. Tous les matins à 7h30, on prélève les turricules sur les 10 carrés. Ils sont ensuite séchés au laboratoire dans une étuve à 105°C. Après 24 heures passées dans l'étuve, les turricules sont ensuite pesés. Ces prélèvements ont été faits de manière ininterrompue pendant un an à raison de 10 jours par mois. Afin de ne pas perturber la production de turricules, on change de transect tous les mois.

5.1.3. Transformation des données brutes

Le tri manuel direct de monolithes d'1 m², quoiqu' efficace pour le suivi des populations du ver de terre *H. africanus* dans le temps, présente des imperfections liées aux grands volumes de terre à trier et à la petite taille de certains individus. En effet la fatigue des opérateurs, combinée à la petite taille des juvéniles et de certains immatures, sont sources de sous-estimation. Il est donc important de corriger les biais provoqués par ces imperfections. Comme Lavelle (1978), nous avons utilisé le tri après lavage tamisage pour corriger les densités sous-estimées de vers et de cocons. La méthode de lavage-tamisage dont l'efficacité est considérée comme "totale", est néanmoins contraignante car elle ne permet pas de trier des volumes importants de terre.

5.1.3.1. Correction de l'effectif des individus

Le système de correction s'inspire de la méthode de Lavelle (1978). La correction tient compte de la distribution en classes de taille des individus. A l'effectif de chacune des

classes est appliqué un facteur multiplicatif $N=a_1/a_2$, où a_1 est la densité par m^{-2} des vers de la classe "a" récoltés par lavage-tamisage, et a_2 la densité par m^{-2} des vers de la même classe récoltés par tri direct (Tableau 11).

Tableau 11. Densité moyenne ($n=19$, individus m^{-2}) des différentes classes de poids de *H. africanus* recoltés par les deux méthodes de tri sur l'ensemble des 19 mois d'échantillonnage

Classe de poids (mg)	Tri manuel (TM)	Lavage-tamisage (LT)	TM/LT (%)	Facteur multiplicatif
0-50	98.9	274.4	36.04	2.8
50-100	50.9	79.7	63.9	1.6
100-150	28.9	35.9	80.5	1.2
150-200	23.7	25.8	91.9	1.1

Il existe une corrélation significative ($r^2=0.98$, $p=0.0196$) entre l'efficacité du tri manuel et la taille des vers (Fig. 22). L'efficacité du tri manuel (TM/LT) des juvéniles (0-50 mg) est la plus faible (36.1%). Elle croît avec la taille des individus. A partir d'une biomasse estimée à 200 mg, le tri manuel peut être considéré comme "totalement" efficace.

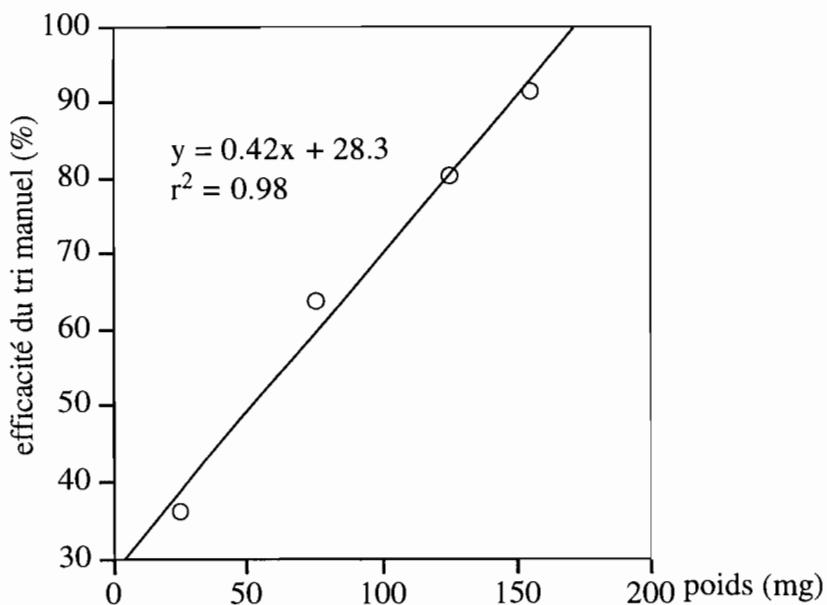


Figure 22. Efficacité du tri manuel du ver *H. africanus* en fonction du poids des individus

5.1.3.2. Correction de l'effectif des cocons

Le système de correction du nombre de cocons récoltés ne tient pas compte de la distribution en classes de taille des cocons dont la taille varie faiblement (Tableau 12).

Tableau 12. Quantité mensuelle de cocons de *H. africanus* récoltés par les deux méthodes de tri

Mois	Tri manuel TM	Lavage-Tamisage LT	TM/LT (%)	Facteur multiplicatif
juin 94	153	584	26.2	3.8
juillet 94	129	512	25.2	4.0
août 94	94	120	78.3	1.3
octobre 94	40	72	55.6	1.8
novembre 94	119	240	49.6	2.0
décembre 94	47	152	30.9	3.2
janvier 95	14	160	8.8	11.4
février 95	23	208	11.1	9.0
mars 95	5	32	15.6	6.4
avril 95	26	72	36.1	2.8
mai 95	33	176	18.8	5.3
juin 95	24	72	33.3	3.0
juillet 95	71	152	46.7	2.1
août 95	26	104	25.0	4.0
octobre 95	38	128	29.7	3.4
novembre 95	96	264	36.4	2.8
décembre 95	56	252	15.9	6.3

A l'effectif des cocons sera appliqué comme précédemment un facteur multiplicatif moyen

$N_{moyen} = a_1/a_2$ moyen de l'ensemble des mois d'échantillonnage.

$$N_{moyen} = 4.3$$

5.1.3.3. Estimation de la fécondité mensuelle des adultes

On fait l'hypothèse que la quantité C de cocons récoltée pendant un mois est produite par les adultes (A) présents. La fécondité par adulte est donc estimée par la formule C/A.

5.2. REJET DE TURRICULES A LA SURFACE DU SOL

5.2.1. Résultats

La production de turricules fluctue dans le temps et présente deux pics. Le premier pic qui correspond à la plus importante production de turricules se situe en mai, durant la grande saison des pluies; le deuxième se situe en octobre, durant la petite saison des pluies. La grande saison sèche se caractérise essentiellement par l'absence de turricules. Les productions mensuelles de turricules varient de 1.2 g m^{-2} en novembre à 22.5 g m^{-2} en mai (Fig. 23). Si on considère la production de turricules en surface comme un indice d'activité des vers, on peut dire que l'activité du ver de terre *H. africanus* est rythmée par les variations saisonnières. L'inactivité quasi générale des individus en saison sèche cède la place à un début d'activité avec le retour des pluies.

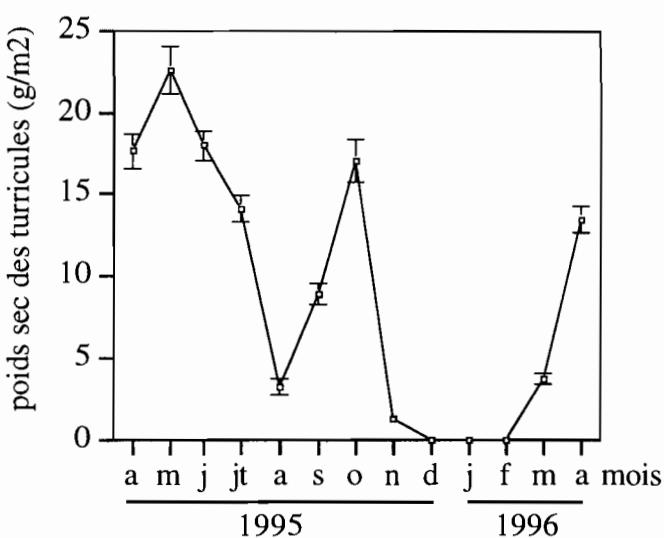


Figure 23. Variations saisonnières de la production en surface de turricules par les populations naturelles d'*H. africanus* pendant un an (avril 95 à avril 96).

5.2.2. Discussion et conclusions

Le caractère saisonnier de la production de turricules est également connu chez les autres espèces de vers de terre des savanes de Lamto (Lavelle 1978) et chez le peuplement de vers de terre des plantations expérimentales d'ananas de l'Inde Orientale (Tiwari & Mishra 1995). Dans des expériences de laboratoire, Madge (1969) observe également une production maximale de turricules d'*H. africanus* pour des teneurs en eau du sol comprises entre 12.5% et 17.2% (pF3). La production annuelle de turricules par *H. africanus* est estimée à 1.1 t ha^{-1} (production cumulée d'avril 95 à mars 96) alors que la consommation

annuelle de *M. anomala* peut atteindre 498 t ha^{-1} en savane protégée du feu (Lavelle 1978). Si on considère que le tiers des turricules produits par *M. anomala* (166 t ha^{-1}) est rejété en surface (Lavelle 1978), la quantité de turricules rejétés par *H. africanus* apparaît négligeable par rapport à celle de l'espèce *M. anomala*. Cette comparaison doit être nuancée car les conditions micro-climatiques de la savane protégée ne sont plus les mêmes (couvert végétal plus dense en 1995, variabilité pluviométrique..).

5.3. VARIATIONS SAISONNIÈRES DE L'ABONDANCE DES INDIVIDUS DE L'ESPÈCE *HYPERIODRILUS AFRICANUS*

5.3.1. Densité

La variation interannuelle des populations est très marquée. L'année 1994 se caractérise par l'existence de 2 pics séparés par une chute de l'effectif en août: le premier pic en fin de grande saison des pluies juillet-août ($89.7-90.5 \text{ ind m}^{-2}$) et le deuxième (le plus important) à la fin de la petite saison des pluies en octobre: 130.9 ind m^{-2} (Fig. 24). Il s'ensuit une phase de décroissance qui coïncide avec la grande saison sèche au cours de laquelle l'effectif est réduit (13.2 ind m^{-2} en janvier). En 1995, un pic situé en juillet divise la courbe d'évolution des effectifs en deux phases. Une phase de croissance exponentielle de la densité de janvier à juillet culmine avec un maximum de 74.9 ind m^{-2} suivie d'une phase de décroissance au cours de laquelle l'effectif chute pour atteindre 6.3 ind m^{-2} en décembre. Malgré l'existence d'une différence entre l'abondance des individus sur l'ensemble des deux années, on retrouve les deux phases principales: forte densité en période humide et faible densité en période sèche.

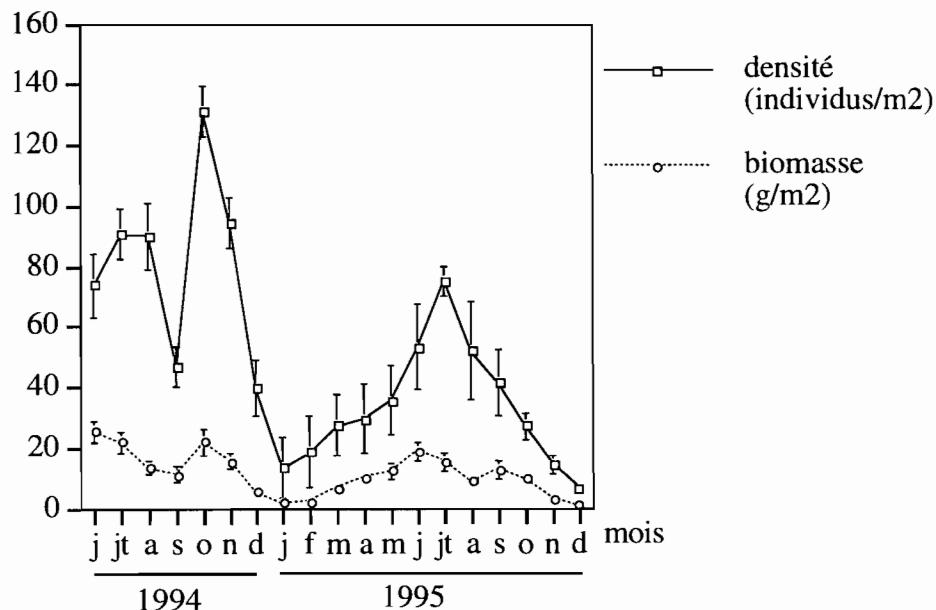


Figure 24. Variation saisonnière de la densité et de la biomasse des individus de l'espèce *H. africanus*.

5.3.2. Biomasse

En 1994 comme en 1995, les fluctuations de biomasse font apparaître deux pics: l'un en fin de grande saison des pluies et l'autre en petite saison des pluies (Fig. 24). En 1994, la biomasse varie de 4.9 g m^{-2} (décembre) à 25.3 g m^{-2} (juin). Dans l'année 1995, elle varie de 0.7 g m^{-2} (décembre) à 18.9 g m^{-2} (juin).

Les variations annuelles de la biomasse des individus se font également suivant une phase de croissance et une phase de décroissance.

5.3.3. Activité des individus

Lorsque le sol s'assèche, les vers vident leurs tubes digestifs, se déshydratent et s'enroulent en des pelotes très serrées: on dit qu'ils sont en quiescence.

L'activité des populations est estimée à partir de la proportion des individus quiescents. Cette activité est calquée sur le rythme saisonnier: 8.3 à 10% des individus sont quiescents dans la petite saison sèche qui survient en juillet ou en août (Fig. 25).

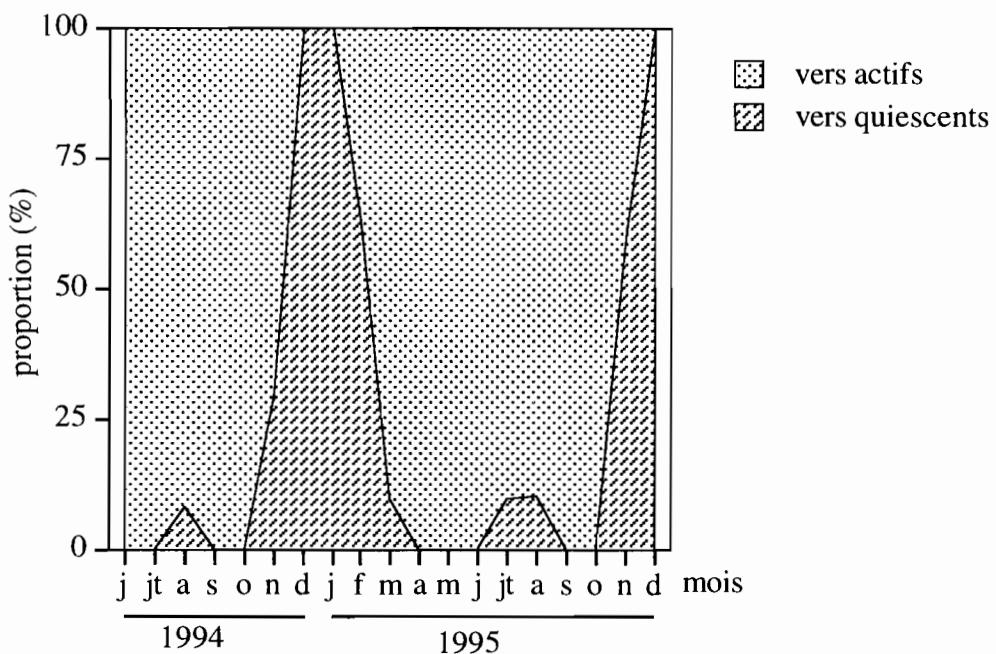


Figure 25. États d'activité des individus au cours du temps

L'essentiel de la quiescence se situe cependant en pleine saison sèche, de novembre à février. En janvier et février, tous les individus sont inactifs. Dès que le sol redevient humides avec le retour des pluies en février, les individus reprennent leur activité.

L'entrée en quiescence des populations dépend de la teneur en eau du sol ($r^2=0.49$) et de la quantité de pluies tombées ($r^2=0.56$) (Fig. 26). L'inactivité des populations commence à partir des teneurs en eau avoisinant 8% et atteint tous les individus aux alentours de 5% (pF 4.2).

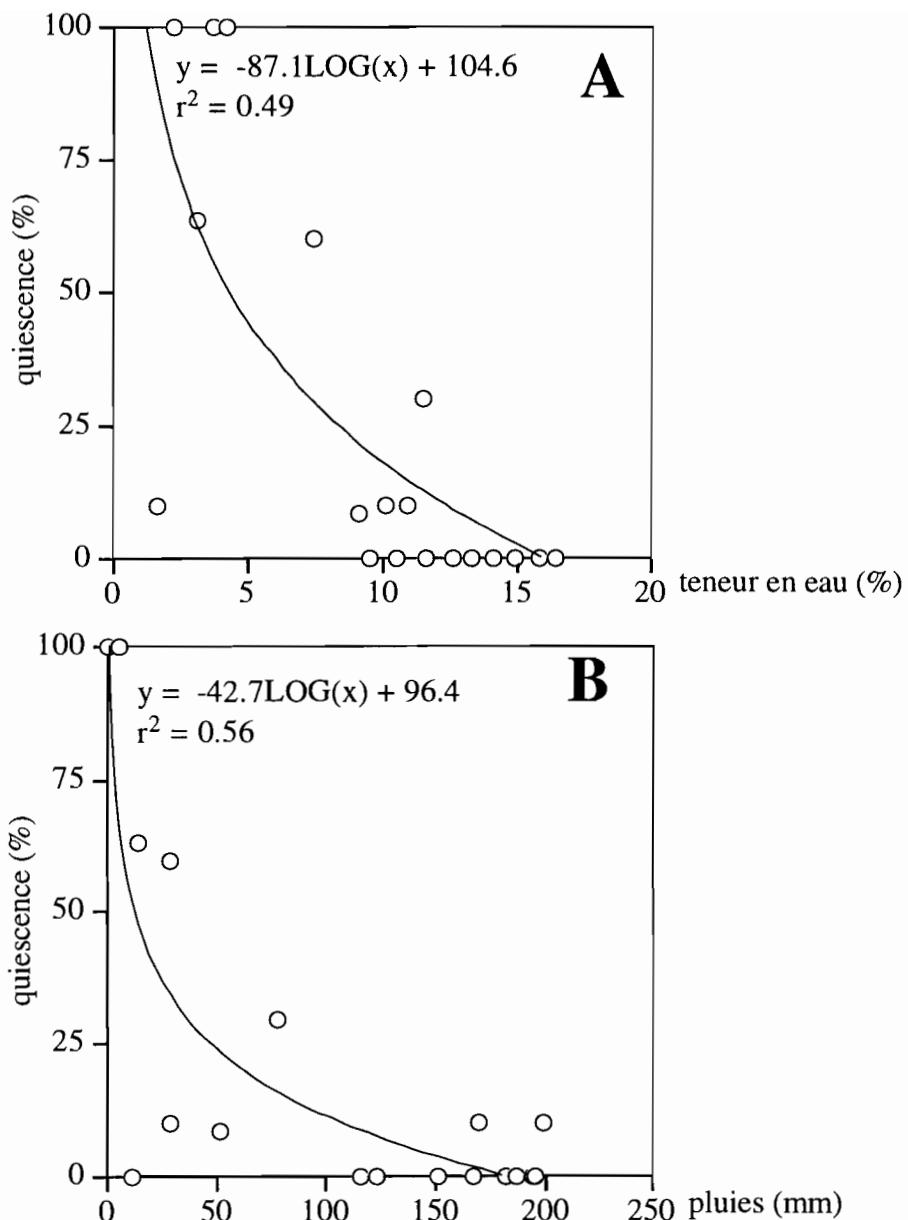


Figure 26. A. Régression entre teneur en eau du sol et la quiescence des individus. B. Relation entre la quiescence des individus et la pluviosité.

Le seuil de pluviosité pour un début d'entrée en quiescence des individus se situe aux environs de 50 mm par mois. En dessous de 25 mm de pluies, 75 à 100% des individus sont inactifs. La quiescence apparaît donc comme un évènement périodique qui a lieu tous les ans et qui se situe en période de sécheresse ou de fort stress hydrique. En fait, l'entrée en quiescence dépend surtout de la quantité d'eau stockée dans le sol.

5.3.4. Discussion et conclusions

L'évolution des populations naturelles du ver de terre *H. africanus* est régie par le rythme saisonnier. La densité et la biomasse des populations sont fortement influencées par les variations saisonnières. Deux périodes à effets fortement contrastées alternent:

- une période de croissance exponentielle qui a lieu en saison humide, généralement de janvier à juin-juillet à pF2.5 ou pF3.
- une période de décroissance consécutive à un assèchement du milieu, d'octobre-juillet à décembre avec un pF supérieur à 3.

Ce modèle classique de fluctuation des populations de l'espèce *H. africanus* peut être perturbé du fait des variations saisonnières: apparition d'un ou deux pics et déplacement des pics. Les fluctuations des populations d'autres espèces de vers de terre des savanes de Lamto sont également sous l'influence des variations saisonnières. Les maximums s'observent à la fin de la petite saison des pluies ou au début de la grande saison sèche (Lavelle 1978). C'est à juste titre que la teneur en eau du sol est un facteur important du modèle Drilotrop (modèle de dynamique des populations de *M. anomala* et de leur environnement physico-chimique) (Martin 1990). Bennour & Nair (1997) ont également observé une corrélation positive ($r^2=0.81$, $p<0.05$) entre la teneur en eau du sol et les populations du ver de terre endogée *Apporrectodea caliginosa* dans le Nord-Est de la Libye. La sécheresse apparaît comme le principal phénomène abiotique responsable de la réduction drastique des effectifs des individus et de la biomasse des populations. L'augmentation de la densité d'*H. africanus* en période humide est consécutive à un pic de natalité qui résulte à son tour de la croissance des vers. Elle dépend de la quantité d'eau stockée dans le sol. Ainsi en période humide, *H. africanus* accomplit l'essentiel de son cycle de vie.

Une analyse démographique plus précise permet d'expliquer les mécanismes mis en jeu.

5.4. L'ANALYSE DÉMOGRAPHIQUE

L'analyse démographique concerne l'ensemble des processus propres aux individus et qui assurent la survie des populations. Elle permet d'étudier le cycle de vie, la cinétique et les stratégies adaptatives du ver de terre *H. africanus*. Le but principal de l'analyse démographique est d'estimer les paramètres démographiques (survie, natalité, fécondité), d'étudier le déterminisme et les modalités de la reproduction, d'identifier les facteurs régulant la dynamique des populations et de définir les stratégies démographiques.

A un instant t donné, on considère qu'une population est composée d'individus à différents stades de développement: les cocons, les juvéniles, les immatures et les adultes.

Pour réaliser l'analyse démographique du ver *H. africanus*, nous n'allons pas utiliser la méthode de Lavelle (1978) qui consiste à établir la structure en classe de poids des individus et ensuite suivre l'évolution de cohortes au cours du temps. En effet *H. africanus* ayant un temps de croissance court (59 jours en moyenne), le pas de temps d'un mois utilisé pour l'observation des populations naturelles s'avère inefficace voire inadapté pour cette méthode. En un mois certains individus ont déjà atteint le stade adulte; il est de ce fait quasi impossible d'isoler de manière objective les cohortes et de les suivre. Nous allons donc tous les mois identifier les différentes classes d'âge d'individus et suivre l'évolution des effectifs moyens respectifs au cours du temps, ce qui revient à établir une structure moyenne en classe d'âge des individus.

5.4.1. Structure de populations en classes d'âge

Rappelons qu'une population du ver *H. africanus* est structurée en quatre stades ou classes d'âge:

- les cocons: oeufs fécondés;
- les juvéniles: individus nouvellement sortis du cocon dont le poids varie entre 2 et 50 mg;
- les immatures: intermédiaires entre individus juvéniles et adultes;
- les adultes: individus ayant un clitellum à la partie antérieure;

L'étude de la structure se fait par l'observation de l'évolution de la densité moyenne de chaque stade de développement et par le suivi au cours du temps de la proportion moyenne des individus de chaque stade par rapport à l'effectif total de la population.

5.4.1.1. Les cocons

Les pics de production de cocons se situent à la grande saison des pluies (juin-juillet) et au début de la grande saison sèche (novembre) (Fig. 27A). La quantité produite en saison des pluies est réduite pendant les périodes sèches.

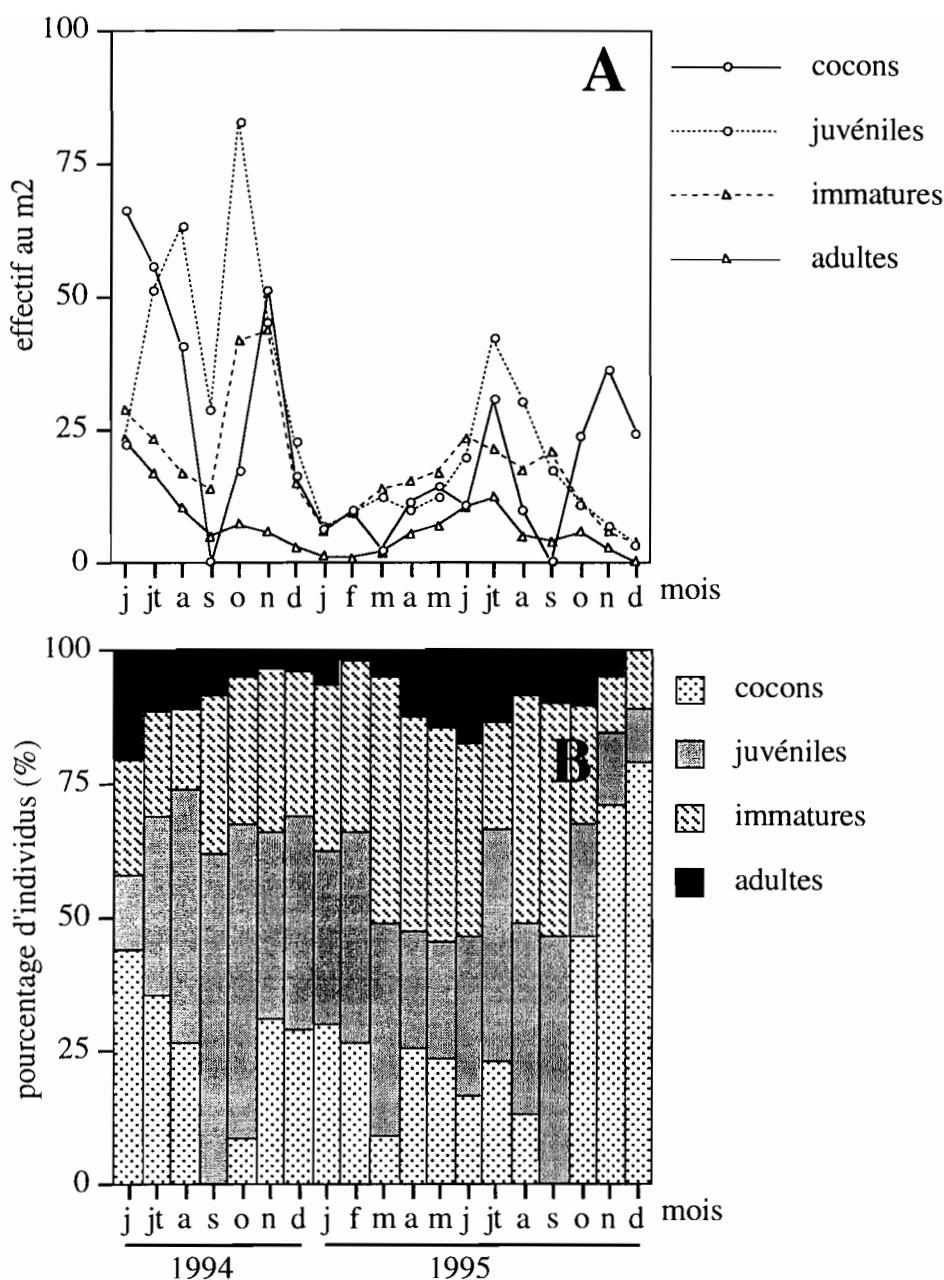


Figure 27. A. Cinétique de la structure moyenne des populations naturelles. B. Variation mensuelle de la structure (%) des populations naturelles

La densité mensuelle des cocons varie de 15.9 à 66.2 m⁻² en 1994; et de 2.2 à 36.1 en 1995. Les cocons représentent une part importante des populations des mois secs de l'année 95: 71.3% en novembre, et 79% en décembre (Fig. 27B).

La quantité de cocons produite par m² est estimée à plus de 246.4 en 94 et à 176.4 en 1995.

5.4.1.2. Les juvéniles

L'évolution de l'effectif des juvéniles permet d'estimer la natalité. Les pics de natalité permettent à leur tour d'estimer les périodes de reproduction.

Les pics de natalité coïncident avec les pics de cocons (Fig. 27A p. 104). Deux pics se distinguent dans l'année 1994: l'un à la fin de la grande saison de pluies (août) et l'autre dans la petite saison de pluies (octobre). En 1995, un pic assez faible en mars précède le principal pic de natalité centré sur juillet, en saison des pluies. La natalité moyenne mensuelle varie de 22.1 à 82.6 juvéniles m^{-2} en 1994; et de 6.3 à 74.9 juvéniles m^{-2} en 1995. Les juvéniles représentent l'essentiel de la densité des vers mais 10.2 à 61.9 % de l'effectif total de la population (Fig. 27B p. 104). Les fluctuations des effectifs sont très importantes. Cette classe d'âge est très sensible à l'assèchement du milieu.

5.4.1.3. Les immatures

Les immatures constituent la tranche d'âge de la population qui fluctue le moins. Les pics d'effectif sont en octobre-novembre (41.5 et 43.4 ind m^{-2}) pour l'année 94 et en juin-juillet (23.2 et 20.9 ind m^{-2}) en 95 (Fig. 27A p. 104). Les effectifs sont cependant faibles par rapport aux juvéniles. Les densités mensuelles varient de 13.3 à 43.4 ind m^{-2} en 94 et oscillent entre 3.3 et 23.5 ind m^{-2} en 1995. Les immatures représentent entre 10.7 et 45.9% de l'effectif total des populations (Fig. 27B p. 104).

5.4.1.4. Les adultes

Les adultes représentent la classe d'âge ayant les plus faibles effectifs. Les densités varient de 2.7 ind m^{-2} (décembre 9) à 23 ind m^{-2} (juillet 94) en 1994; et de 0.7 ind m^{-2} (février) et 12.0 ind m^{-2} (juillet) en 1995 (Fig. 27A p. 104). Les pics apparaissent en saison humide (juin, octobre, juillet). L'effectif subit une réduction assez importante en saison sèche. Sur l'ensemble des 19 mois d'observation, ils représentent entre 2.1 et 20.6% de l'effectif total des populations (Fig. 27B p. 104).

La densité des populations du ver *H. africanus* est soumise aux variations saisonnières. Deux pics sont identifiables tous les ans (Fig. 28):

- le premier à la fin de la grande saison des pluies (juin-juillet);
- le deuxième à la fin de la petite saison des pluies (octobre-novembre).

La taille des populations croît de janvier à juillet, mois à partir duquel se produit une chute de l'effectif jusqu'en septembre. Les mois de septembre, janvier, février et mars sont caractérisés par une réduction de la taille des populations. Les valeurs extrêmes de densité moyenne des populations sont de 55.4 et 148.1 ind m^{-2} pour l'année 1994, et de 19.2 à 105.5 en 1995.

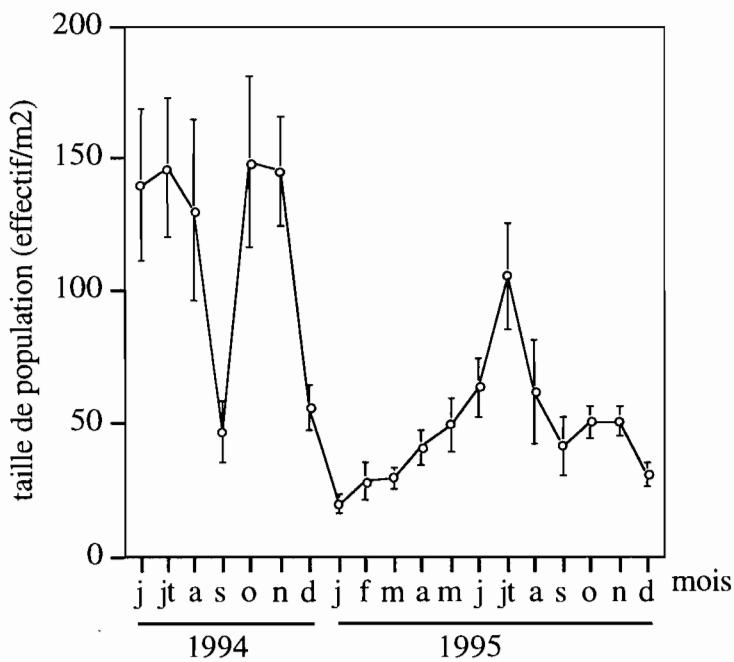


Figure 28. Cinétique de l'effectif total d'une population moyenne

5.4.2. Reproduction des adultes

Les périodes de reproduction sont repérées par le suivi de l'évolution de la fécondité des adultes et par les fluctuations d'effectif des juvéniles (Fig. 29).

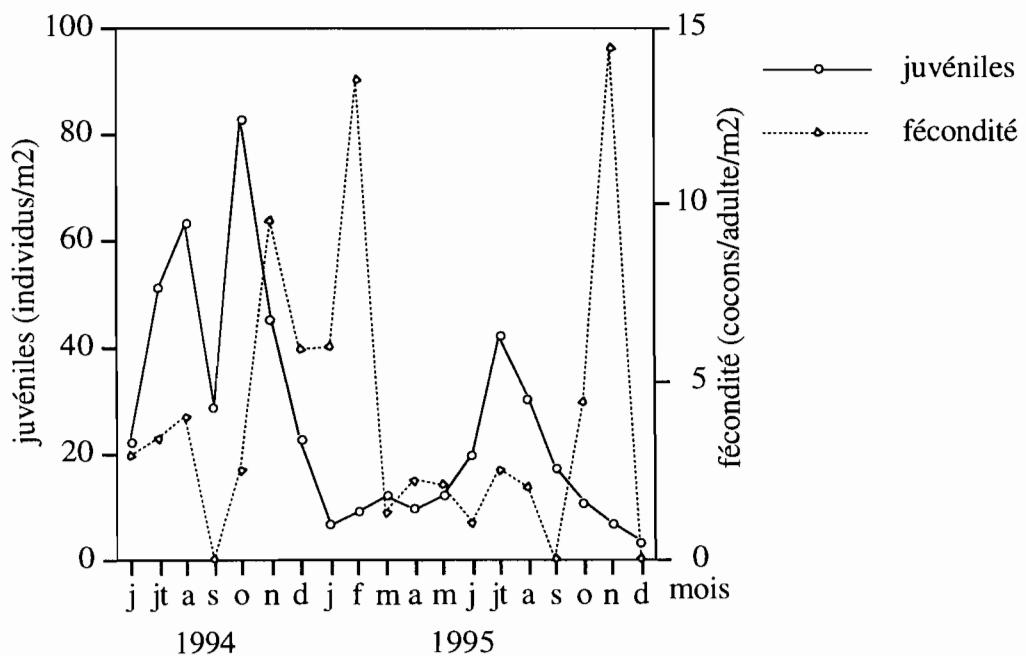


Figure 29. Évolution de la fécondité et de la natalité moyenne

La fécondité représente le nombre de cocons produits par adulte. On considère que le nombre de cocons récoltés à un temps t est produit par les adultes présents. La fécondité

d'un adulte en un mois correspond ainsi au rapport entre le nombre de cocons récoltés et le nombre d'adultes présents. Les pics de fécondité se situent à la fin de la grande saison des pluies et au début de la grande saison sèche; avec une fécondité plus importante à la dernière période .

La fécondité par adulte oscille entre 2.5 (septembre) et 9.5 cocons mois⁻¹(novembre) en 1994; elle oscille entre 1 (juin) et 14.4 cocons mois⁻¹(novembre) en 1995 (Fig. 29 p 106). Dans l'ensemble, les pics de fécondité coïncident avec ceux de natalité. Le pic de fécondité en février 95 correspondrait plutôt à une accumulation de cocons qui ont survécu à la sécheresse et dont le développement est bloqué.

Les pics de natalité semblent également coïncider avec ceux de la fécondité. La fécondité de l'année 94 est estimée à plus de 28.2 cocons adulte⁻¹; celle de l'année 1995 est estimée à 29.9 cocons adulte⁻¹.

5.4.3. Estimation des survies d'une population naturelle

Dans l'impossibilité d'estimer la survie de la population dans sa phase de croissance, nous allons nous limiter pour le moment à l'estimation de la survie des différentes classes d'âge pendant la grande saison sèche (phase de décroissance des populations).

Cette estimation est basée sur le rapport entre les effectifs d'individus de la période de quiescence sur les effectifs avant l'entrée en quiescence, le tout réajusté par rapport à la durée de quiescence.

Survie des cocons (s_0)

L'estimation est réalisée entre le mois de novembre 1994 qui présente un pic de production de cocons, et les mois de décembre 1994, janvier 1995 et février 1995. On fait ensuite une moyenne des survies de cocons de ces trois mois. Le calcul suppose une absence de production de nouveaux cocons.

Survie des cocons en décembre

Effectif en novembre: 51.2 cocons m⁻²

Effectif en décembre: 15.9 cocons m⁻²

$$s_0 = 15.9 / 51.2 \Rightarrow s_0 = 0.311$$

Survie des cocons en janvier

Effectif en novembre: 51.2 cocons m⁻²

Effectif en janvier: 6 cocons m⁻²

La survie au bout de deux mois est de 21.2/180.6 soit $(s_0)^2 = 6 / 51.2$

$$s_0 = (6 / 51.2)^{1/2} \Rightarrow s_0 = 0.342$$

Survie des cocons en février

En procédant de la même manière on trouve une survie s_0 de 0.573.

On estime les survies des autres stades de développement des individus par la même méthode de calcul, entre le mois présentant un pic d'effectif avant l'entrée en quiescence et chaque mois de la grande saison sèche.

Les survies juvéniles sont estimées entre le mois d'octobre et les mois de quiescence (novembre 94, décembre 94, janvier 95 et février 95).

Les survies d'immatures ont été estimées entre le mois de novembre 94 et les mois de pleine quiescence (décembre 94, janvier 95 et février 95).

Les survies d'adultes sont estimées entre le mois d'octobre 94 et les mois de novembre 94, décembre 94, janvier 95 et février 95.

La survie globale de la population est estimée entre le mois de novembre 95 et les mois de décembre 94, janvier 95 et février 95.

Le résumé des données de survie est consigné dans le tableau 13.

Tableau 13. Résumé des données de survie des différentes classes et de la survie globale d'une population d'*H. africanus*

	survie cocon	survie juvénile	survie immature	survie adulte	survie globale
novembre 94	-	0.517	-	0.794	-
décembre 94	0.311	0.521	0.427	0.63	0.382
janvier 95	0.342	0.429	0.362	0.5331	0.364
février 95	0.573	0.574	0.589	0.566	0.577
moyenne	0.41	0.51	0.46	0.63	0.44

Les adultes représentent la classe d'âge qui semble résister le plus à l'effet dépressif de la saison sèche. Ensuite viennent les juvéniles, les immatures et les cocons. La grande saison sèche réduit près de la moitié de l'effectif total de la population.

5.4.4. Distribution verticale

La répartition verticale des vers et des cocons récoltés au cours du temps renseigne sur les déplacements dans le profil au cours des saisons.

L'essentiel des individus se trouve dans les 20 premiers centimètres du sol. La proportion des individus varie respectivement dans la strate 0-10 cm et dans la strate 10-20 cm de 56.6 à 98.8% et de 1.2 à 34.3% (Fig. 30A). L'apparition des individus dans la strate 10-20 cm se fait surtout en saison sèche (novembre, décembre, janvier, février). On rencontre

également quelques individus dans la strates 20-30 cm (1.25 à 9.1%) dans les périodes les plus sèches.

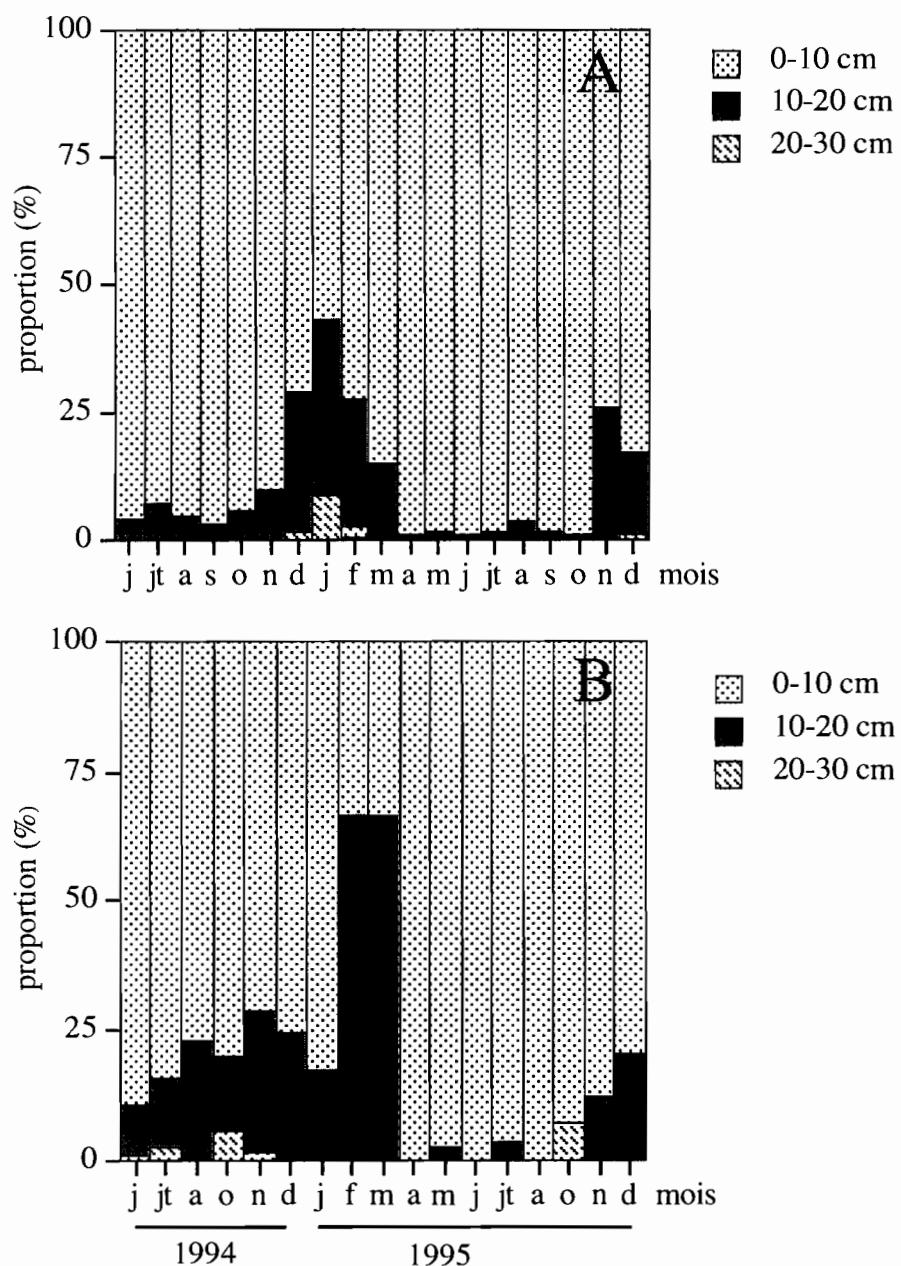


Figure 30. Variations annuelles de la distribution verticale des individus (A) et des cocons (B) entre les strates du sol.

Les cocons se concentrent également dans les 20 premiers centimètres du sol: 33.3 à 100% dans la strate 0-10 cm et 2.5 à 66.7% dans la seconde strate. Mais il y a plus de cocons que d'individus dans la seconde strate en période sèche (Fig. 30B). Quelques cocons (0.83 à 7.1%) se rencontrent encore dans la strate 20-30 cm.

5.4.5. Discussion et conclusions

La structure en classes d'âge des populations du ver de terre *H. africanus* est fortement influencée par les variations saisonnières. Les jeunes individus avec une proportion moyenne annuelle de 60.9% dominent l'effectif des populations. Viennent ensuite les cocons et les adultes. Cette structure en classe d'âge est commune à toutes les populations de vers de terre. C'est le cas des vers de terre de région tempérée *Lumbricus rebellus* et *Dendrobaena rubida* (Römke 1987), *A. calignosa* (Fraser et al. 1996; Bemour & Nair 1997), et des espèces de Lamto (Lavelle 1978).

Le suivi de la structure en classes d'âge de la population a permis de repérer les deux périodes de reproduction: l'une est centrée sur juin-juillet dans la saison de pluies et l'autre a lieu en octobre-novembre. Ce modèle peut subir des modifications liées au raccourcissement ou au prolongement des saisons. Malgré l'absence de cocons en septembre (qui peut se traduire par l'arrêt de la reproduction des adultes après la petite saison sèche) *H. africanus* est une espèce à reproduction continue quand on le compare à *M. lamtoiana* qui ne produit des cocons que d'avril à juin (Lavelle 1978). La production des cocons est un processus continu avec des pics d'accumulation quand il y a plus d'adultes.

Les pics de production de cocons correspondent à ceux de *M. anomala*. En effet ce ver semble produire des cocons toute l'année avec des maximums nettement marqués en juillet-août et décembre-janvier; mais est long à reprendre la reproduction en saison des pluies (Lavelle 1978).

Les pontes de cocons correspondent à des périodes de pleine expansion des populations ou à une réaction de défense quand le milieu s'assèche. Quand le sol est trop humide, les adultes deviennent très gros (1100 mg), mais produisent peu de cocons. C'est lorsque la teneur en eau du sol baisse à l'approche de la saison sèche (8-11.5%) que la fécondité devient importante. L'assèchement du milieu est considéré comme le déterminisme le plus important de la reproduction des adultes. Il déclenche une production importante de cocons qui maximise les chances de pérennité des populations après le stress hydrique. Les cocons, juvéniles, immatures et adultes qui ont survécu à la saison sèche vont continuer leur évolution biologique interrompue, dès l'arrivée des pluies en mars. *En fait il y a deux déterminismes différents: l'un normal, lié à la croissance, l'autre lié au stress hydrique.*

Si on considère que la durée de vie maximale d'un adulte est d'environ 6 mois en suivant l'évolution des adultes de l'année 95, la longévité maximale du ver *H. africanus* est estimée à 8 mois. Comparée à la longévité des autres espèces étudiées à Lamto (1.5 à 5 ans) (Lavelle 1978) et celle de *Lumbricus terrestris* (6 à 7 ans) (Lakhani & Satchell 1970), *H. africanus* est une espèce peu longévive.

La concentration de l'essentiel des individus et cocons dans la strate 0-10 cm combinée à la dépendance d'une source de matière organique figurée permet de classer *H. africanus* dans la catégorie écologique des vers de terre épi-endogés. La répartition près de la surface des

individus explique la forte influence du rythme saisonnier sur la dynamique des populations. A l'approche de la saison sèche, les adultes migrent dans les strates inférieures surtout dans la strate 10-20 cm pour déposer des cocons. Cette stratégie de production de cocons se retrouve notamment chez *M. anomala* espèce native de Lamto (Lavelle 1971), chez l'espèce de région tempérée *A. calignosa* (Benour & Nair 1997) et bien d'autres espèces.

5.4.6. Cycle de vie d'une population naturelle du ver de terre *H. africanus*

Pour résumer la dynamique des populations du ver de terre *H. africanus* en milieu naturel, nous avons réalisé une analyse multivariée (ACP normée) regroupant les paramètres démographiques (la structure en classes d'âge (%), la proportion d'individus quiescents et la fécondité) et quelques paramètres de milieu (la pluviosité, la teneur en eau et la température du sol) des 19 mois d'échantillonnage.

5.4.6.1. Résultats

Les axes 1 et 2 de l'ACP expliquent respectivement 45.1% et 24.1% de la variance totale; soit 69.2% au total. Notre analyse portera essentiellement sur les informations apportées par ces deux axes (Fig. 31B).

5.4.6.1.1. Corrélation entre variables

L'axe 1 du cercle de corrélation isole 2 groupes de variables (Fig. 31A). Le groupe formé par l'ensemble pluie-adulte-teneur en eau du sol s'oppose à l'ensemble fécondité-quiescence-température du sol. La quiescence est négativement corrélée à la teneur en eau du sol et à la pluviométrie. La quiescence est également négativement corrélée à la proportion d'individus adultes. La fécondité des adultes est positivement corrélée à la température du sol et négativement à la proportion d'adultes. L'axe 2 oppose principalement les juvéniles et immatures aux cocons.

5.4.6.1.2. Représentation des mois d'échantillonnage dans l'espace

L'axe 1 oppose la grande saison sèche à l'ensemble formée par la petite saison de pluies-petite saison sèche et la grande saison des pluies (Fig. 31C).

L'axe 2 ordonne les objets suivant une succession dans le temps, visible sur l'agencement des mois d'échantillonnage. L'ensemble grande saison sèche-petite saison pluvieuse et sèche s'oppose à l'ensemble grande saison sèche-grande saison des pluies: la chronologie des différentes étapes du cycle de vie des populations naturelles est ainsi tracée.

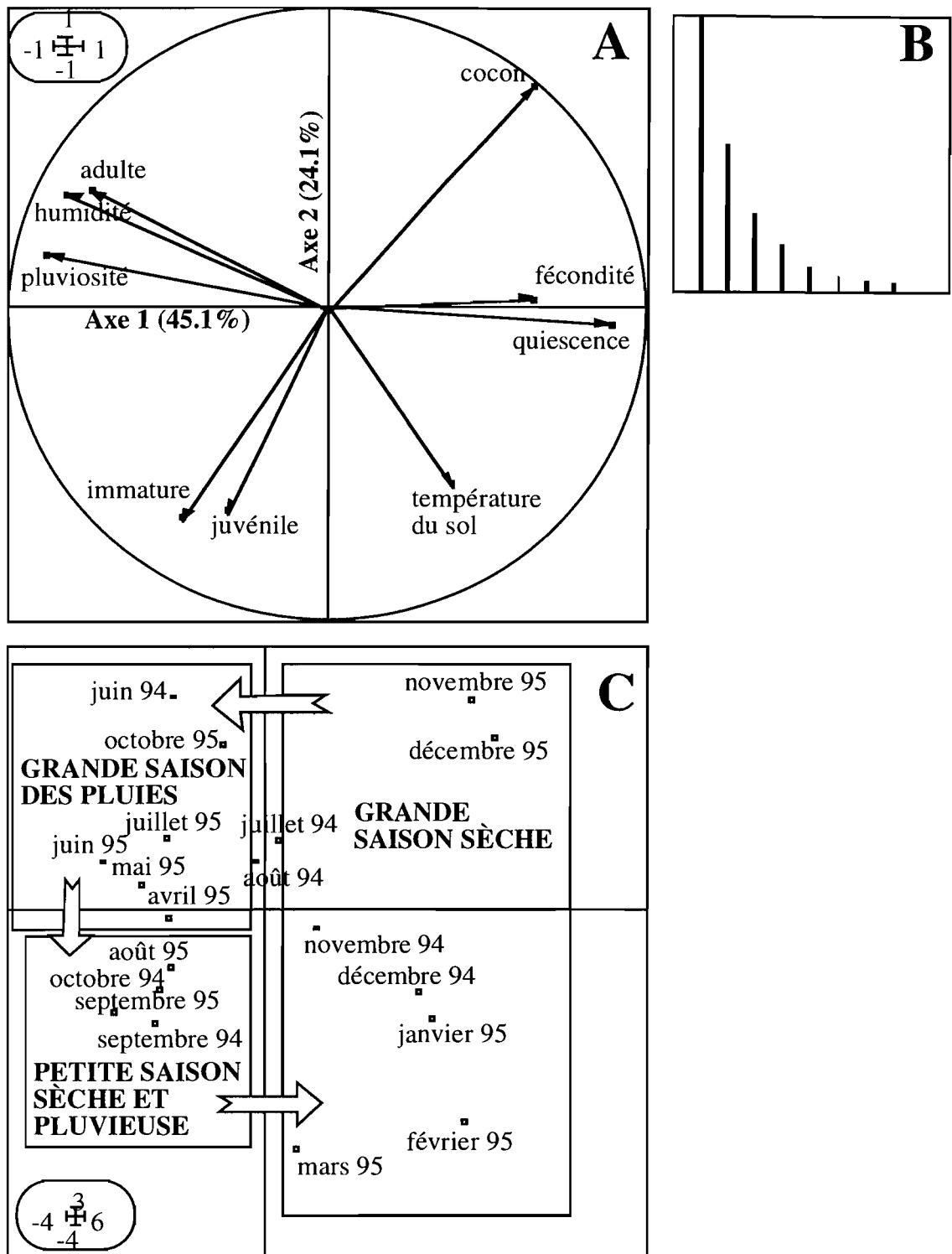


Figure 31. A. Cercle de corrélation des variables démographiques et abiotiques. B. Graphes des valeurs propres. C. Espace factoriel des mois d'échantillonnage.

5.4.6.2. Discussion et conclusions

La dynamique des populations du ver de terre *H. africanus* est principalement calqué sur le cycle saisonnier avec cependant quelques particularités (Fig. 32).

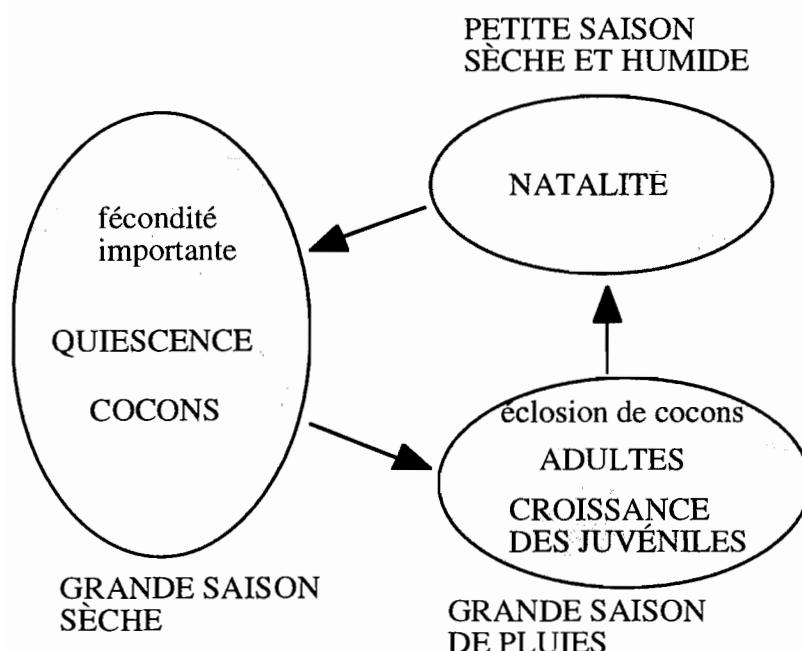


Figure 32. Cycle annuelle de vie d'une population naturelle

La grande saison des pluies, caractérisée par une pluviométrie et une teneur en eau du sol assez importante favorise une croissance rapide des vers pour atteindre la maturité. Les adultes sont présents en grand nombre.

Les petites saisons sèche et humide intermédiaires se caractérisent par une présence assez importante de juvéniles, d'immatures et de cocons. Pendant cette période, l'effort de reproduction est important. Avant l'arrivée de la grande saison sèche, en plus des juvéniles et immatures qui constituent l'essentiel des populations, les adultes vont produire un grand nombre de cocons qui éclosent, traduisant ainsi une forte natalité.

La grande saison sèche se caractérise par une température du sol assez élevée, une forte proportion de vers quiescents et une fécondité assez importante des adultes en début de saison (Novembre). Les populations sont ensuite réduites principalement aux cocons (31 à 75% des populations). Les cocons apparaissent dès lors comme la principale forme de résistance du ver *H. africanus* au stress hydrique et donc comme le stade biologique qui assure la pérennité des populations.

La grande saison sèche apparaît comme le principal événement régulant l'effectif des populations. La quiescence a une valeur de facteur ultime "ultimate factor" car elle traduit une pression sélective sur les individus.

La teneur en eau du sol et la pluviométrie sont les facteurs immédiats "proximate factors" agissant de manière directe sur la dynamique des populations du ver de terre *H. africanus*.

5.4.7. Profils et stratégies démographiques

On appelle profil démographique, l'ensemble des traits démographiques qui caractérisent une population donnée (Barbault 1993). Il s'agit de l'âge à la maturité, l'espérance de vie, la fécondité, la taille des jeunes etc.. Les stratégies adaptatives ou démographiques résultent de l'ajustement des profils démographiques aux modifications de l'environnement biologique et abiotique. L'ajustement entre profil démographique et environnement résulte du jeu de la sélection naturelle. Cette dernière tend à optimiser la valeur sélective globale (fitness) des individus d'une génération à une autre (Barbault 1984).

Mac Arthur & Wilson (1967) ont sur la base d'un modèle de compétition entre génotypes distingué deux types de sélections:

- la sélection-*r* est caractérisée par un taux de multiplication élevée (maximisation de *r*= taux intrinsèque d'accroissement naturelle de la population);
- la sélection-*K* favorise une meilleure conversion des ressources trophiques (maximisation de *K*= capacité biologique du milieu pour l'espèce considérée).

Ces deux sélections aboutissent à l'apparition de deux stratégies *r* et *K*.

Dans la stratégie *r*, la sélection naturelle favorise de façon indépendante la densité les génotypes les plus productifs. Dans la stratégie *K* au contraire, la sélection naturelle est densité-dépendante et favorise les génotypes les plus efficaces. Le renouvellement des effectifs est lent.

5.4.7.1. Profils démographiques

Dans l'impossibilité d'estimer le taux intrinsèque d'accroissement naturelle *r* nous allons utiliser l'indice démographique mis au point pour les vers de terre tropicaux (Lavelle 1979). L'indice *D* de Lavelle (Lavelle 1979) mesure la capacité d'expansion des populations dans leur milieu naturel en l'absence de compétition intra-spécifique. Il comprend à la fois la fécondité, l'espérance de vie à la naissance et la durée totale de croissance des individus.

$$D = \frac{F \times 10^3}{C \times E_v} \quad \text{où}$$

F, la fécondité annuelle par adulte en 1995 est 29.9 cocons adulte⁻¹ an⁻¹

C, la durée totale de croissance en mois est 2 mois.

E_v, l'espérance de vie à la naissance en mois est 5 mois.

On obtient un indice démographique potentiel *D*=2990 indiquant les fortes capacités d'expansion ou de colonisation du ver de terre *H. africanus* comparé au 200 de *D. agilis*.

5.4.7.2. Stratégies démographiques

Nous avons utilisé la démarche suivie par Barbault (1993) pour apprécier les stratégies adaptatives du ver de terre *H. africanus*. Il propose dans un premier temps de décrire les principaux traits reproductifs et démographiques et dans un deuxième temps de caractériser

l'environnement afin d'en dégager les hypothèses relatives aux caractères démographiques et biologiques qu'il est susceptible de favoriser.

Le ver de terre *H. africanus* est caractérisé par les traits reproductifs et démographiques suivants:

- maturité sexuelle précoce (deux mois après l'éclosion des cocons)
- opportunisme de la reproduction: reproduction croisée ou reproduction uniparentale (parthénogénèse ou autofécondation)
- effort de reproduction élevé: production presque continue de cocons
- fécondité importante: $29.9 \text{ cocons adulte}^{-1} \text{ an}^{-1}$
- cocon pouvant contenir jusqu'à cinq embryons
- faible durée de vie (cinq mois)
- forte capacité d'expansion ou de colonisation: $D=2990$
- migration des individus dans les strates inférieures du sol (10-20 cm et 20-30 cm) en cas de stress hydrique.

L'environnement des populations se caractérise par deux faits essentiels:

- les conditions climatiques favorables à la survie, à l'activité et à la reproduction coïncident avec la grande saison des pluies, la petite saison sèche et la petite saison de pluies soit un total de 7 mois sur 12;
- l'existence d'une période d'inactivité des vers de terre coïncidant avec la grande saison sèche et caractérisée par le phénomène de quiescence. L'assèchement du milieu est la contrainte écologique majeure à laquelle doivent faire face les individus. C'est par rapport à ce phénomène que la sélection naturelle va opérer et sélectionner les gènes susceptibles de s'adapter.

H. africanus peut être considéré comme un "stratège r". Ce ver de terre très sensible aux fluctuations de l'environnement, a une capacité d'expansion très forte. Cela sous-entend une forte capacité de reconstitution (renouvellement) de populations réduites par la sécheresse.

L'adaptation du ver de terre *H. africanus* à l'environnement se fait par l'intermédiaire d'une production importante de cocons au début de la grande saison sèche; d'une migration dans les strates inférieures du sol et par la quiescence des populations en pleine saison sèche dont une grande partie se conserve sous forme de cocon.

5.4.7.3. Discussion et conclusions

L'indice démographique excessivement élevé du ver de terre *H. africanus* indique que ses populations ont une forte capacité d'expansion. Leur aptitude de colonisation est beaucoup plus forte que celle de l'Eudrilidae *Chuniodrilus zielae* et du Megascolecidae *D. agilis* (200), espèces natives les plus fécondes dans la savane de Lamto (Lavelle 1979). Plusieurs raisons expliquer ce fort pouvoir de colonisation:

- une taille relativement petite (2 à 15 cm);
- l'existence d'une reproduction uniparentale (autofécondation ou parthénogénèse);

- la capacité physiologique de conserver les spermatozoïdes dans les spermatèques pour une fécondation ultérieure des adultes isolés.

L'existence d'une reproduction uniparentale au sein des populations d'*H. africanus* est particulièrement intéressante. En effet la parthénogénèse réduit le délai entre la maturité sexuelle et le dépôt de cocons et les dépenses d'énergies liées aux besoins d'accouplement (déplacement) (Cluzeau 1992). Le temps de génération est par conséquent réduit de manière significative. L'adaptation à l'environnement se fait au niveau démographique (effort de production de cocon), au niveau comportemental (migration dans les strates inférieures du sol) et au niveau physiologique (quiescence). La quiescence est une tactique efficace car elle permet de "bloquer" le cycle de vie quand le milieu s'assèche et de le poursuivre quand le milieu redevient humide. C'est en quelque sorte une stratégie de régulation du cycle de vie des populations.

L'acquisition de données sur la démographie et d'informations sur la dynamique des populations du ver de terre *H. africanus* permet d'envisager la mise au point d'un modèle de dynamique des populations pour simuler l'évolution et le devenir des populations sur une plusieurs années.

5.5. MODELES ET SIMULATIONS DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DU VER DE TERRE *HYPEROIODRILUS AFRICANUS*

5.5.1. Introduction

"Le devenir des populations dépend d'une part des capacités intrinsèques des individus à survivre et à se reproduire, et d'autre part des interactions des individus avec l'environnement (climat, ressources, autres populations)" (Legendre 1996). Les facteurs de l'environnement agissent sur les paramètres démographiques qui à leur tour déterminent le cycle de vie des individus. La réponse des paramètres vitaux (naissance, croissance, maturité, fécondité et mortalité) aux facteurs de l'environnement détermine la dynamique des populations, l'évolution et l'adaptation du cycle de vie du ver de terre *H. africanus* à son environnement périodique (Fig. 33).

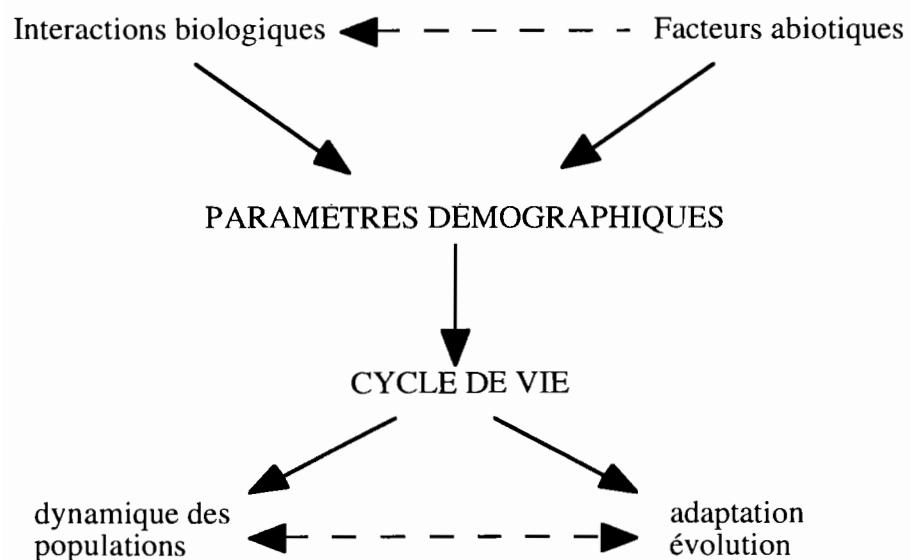


Figure 33. Approche conceptuelle de l'étude des populations

La connection entre démographie et évolution tient au fait que le cycle de vie, unité de description de tout organisme est l'expression du phénotype. Il peut ainsi être soumis à des variations adaptatives (Caswell 1989).

Modéliser la dynamique d'une population d'*H. africanus* reviendra à prendre en compte les composantes intrinsèques des individus (paramètres démographiques) et les composantes interactives (environnement). Nous négligerons la composante biologique (compétition intraspécifique) compte tenu de la prépondérance de l'effet de l'environnement. En effet l'alternance de saisons sèches et humides semble être le principal facteur régulateur de la dynamique des populations. Ainsi, l'environnement par son effet régulateur important semble masquer les interactions biologiques (compétition inter ou intraspécifique, prédation, parasitisme) qui existent dans toute communauté biologique (Barbault 1993).

La modélisation en dynamique des populations est un outil indispensable car elle permet de formuler ou de vérifier des théories, de faire des projections dans le temps et d'estimer certaines quantités démographiques synthétiques (taux de croissance, taux intrinsèque d'accroissement naturel) dont l'estimation s'avère biaisée par d'autres méthodes (Danchin et al. 1995). La modélisation du cycle de vie des populations est également utilisée en biologie de la conservation (Legendre & Clobert 1995; Ferrière et al. 1996). L'objectif que nous poursuivons en modélisant la dynamique d'une population du ver *H. africanus* est de déterminer les paramètres démographiques synthétiques (le taux de croissance, le taux intrinsèque d'accroissement naturel, le taux net de reproduction) des populations naturelles de manière à pouvoir tester des hypothèses relatives à leur fonctionnement. En effet, ces quantités démographiques jouent un rôle précieux dans l'estimation de la valeur sélective absolue ou fitness (Stearns 1992; Danchin et al. 1995). La fitness d'un individu peut être considérée comme la valeur propre dominante de la matrice traduisant l'histoire de sa vie (MacGraw & Caswell 1996).

En écologie des sols, la complexité du système sol et la difficulté d'évaluer avec précision les paramètres démographiques de populations naturelles ont été des obstacles majeurs à la réalisation de modèles de dynamique de populations. Malgré ces difficultés, quelques auteurs ont modélisé avec succès la dynamique des populations de vers de terre.

Le modèle conceptuel de Bouché & Kretzchmar (1977) prévoit la dynamique des populations de vers de terre des régions tempérées en terme de taux globaux de mortalité, de natalité et de croissance.

Le modèle "Allez-Les-Vers" de Lavelle & Meyer (1983) est un modèle discret qui part du même principe. Il a donné une meilleure compréhension des facteurs de mortalité, de croissance et de reproduction du ver de terre tropical *Millsonia anomala*.

Le modèle "Drilotrop" de Martin (1990), amélioration du précédent, est un modèle non-linéaire, stochastique qui comporte à la fois des processus discrets et continus. Il a permis d'étudier la dynamique des populations de *M. anomala* et divers éléments du fonctionnement de la drilosphère (sphère d'influence des vers de terre dans le sol) à partir de processus physiologiques et comportementaux. Ce modèle conduit à l'hypothèse de l'existence d'une mosaïque de sous-populations au sein d'une population de *M. anomala*.

Les modèles "Allez-Les-Vers" et "Drilotrop" fondent leur approche au niveau de l'individu. L'évolution d'une population de *M. anomala* est ensuite déduite du comportement de chacun de ses individus. Malgré le succès de ces modèles dans l'explication de la dynamique et du fonctionnement des populations de *M. anomala*, ils n'ont pu être utilisés pour d'autres vers de terre et souffrent de leur caractère spécifique. Ceci n'est pourtant pas la vocation première d'un modèle qui est d'avoir une application assez large. De plus ces modèles, bien que tenant compte du cycle de vie de l'animal, ne permettent pas d'estimer le taux de croissance, quantité synthétique fondamentale d'une population.

L'étude de la dynamique d'une population du ver *H. africanus* utilisera un modèle assez général qui prévoit la distribution en classes d'âge de la population et qui puisse estimer les paramètres démographiques. L'étude de la biologie du ver de terre *H. africanus* a montré que son cycle de vie est structuré par des stades (cocon → juvénile → immature → adulte) auxquels pourront être associées des valeurs de survie. Les modèles matriciels de populations qui tiennent compte des stades du cycle de vie (Caswell 1989) seront de ce fait les plus indiqués dans l'étude de la dynamique de ce ver. Cette espèce de ver de terre semble très sensible aux variations de l'environnement et ses effectifs locaux sont par conséquent susceptibles de présenter de fortes fluctuations. Dans un environnement hostile (période de vie ralentie en saison sèche) on peut se demander comment ce ver de terre arrive à se maintenir? Quelles adaptations ou caractéristiques développe t-il pour y arriver?

Notre démarche consistera à présenter le modèle utilisé, à estimer les paramètres démographiques et enfin à réaliser des simulations.

5.5.2. Matériels et méthodes

5.5.2.1. Le logiciel ULM (Unified Life Models)

Pour conduire nos investigations, nous avons utilisé le logiciel ULM (Legendre & Clobert 1995). Développé par le laboratoire "Structure et Fonctionnement des Systèmes Écologiques (CNRS-Ecole Normale Supérieure-Université Paris 6)", ce logiciel permet aux biologistes d'aborder de nombreuses questions théoriques et pratiques concernant la démographie d'espèces très différentes. "ULM" est un logiciel pouvant intégrer des modèles matriciels et des systèmes dynamiques discrets. Ces modèles intègrent les composantes essentielles de l'écologie des populations: le cycle de vie des individus, la stochasticité environnementale, la densité-dépendance et la compétition interspécifique (Legendre 1996). Les modèles matriciels qui nous intéressent sont les modèles en classes d'âge (Caswell 1989). Ils projettent l'effectif de la population au temps $t+1$ à partir de celui au temps t , en fonctionnant à une échelle de temps discrète tout en tenant compte de la structure de la population. L'évolution temporelle du système est connue par itération de la relation d'évolution

$$n(t+1)=A.n(t) \text{ où:}$$

- $n(t)$ est le vecteur de population au temps t
- A est une matrice dont les entrées non nulles sont les paramètres démographiques.

L'effectif de la population au temps t est la somme des composantes de $n(t)$.

Le comportement du système est entièrement décrit par les propriétés de la matrice et peut être étudié par des algorithmes d'algèbre linéaire appropriés (valeurs propres, vecteurs propres). La valeur propre dominante λ de la matrice donne le taux de croissance asymptotique de la population dont on connaît le rôle précieux dans l'estimation de la fitness.

D'autres quantités démographiques peuvent être calculées (voir ci-dessous): valeur reproductive (vecteur propre à gauche V), structure stable de la population (vecteur propre à droite W), temps de génération, taux net de reproduction, sensibilité et élasticité du taux de croissance aux variations des paramètres du modèle. Pour définir ces paramètres en quelques mots:

- *la structure de population* quantifie la distribution des individus en classes d'âge. Elle représente l'accumulation du passé de la population à un instant donné;
- *la valeur reproductive* d'une classe d'âge représente sa contribution à l'effectif présent et futur de la population;
- *le taux net de reproduction* R_0 est le nombre de descendants produits par un individu moyen;
- *le temps de génération* T est le temps nécessaire pour que la population s'accroisse de R_0

$$T = \frac{\ln(R_0)}{\ln(\lambda)} = \frac{\ln(R_0)}{r} \quad \text{où } r = \ln(\lambda) \text{ est le } \textit{taux intrinsèque d'accroissement naturel};$$

- *le temps de génération de cohorte* représente l'âge moyen des parents d'une cohorte (ensemble des individus nés au même moment).
- *la sensibilité* et *l'élasticité* mesurent l'impact d'un paramètre démographique sur le taux de croissance (quantité descriptive fondamentale d'une population).

5.5.2.2. Modélisation et simulations

Les paramètres démographiques inclus dans le modèle ont été obtenus en élevage au laboratoire et par des prélèvements de terrain. Les paramètres utilisés sont des moyennes car les modèles matriciels considèrent la population comme un ensemble d'individus moyens (Legendre 1996).

5.5.2.2.1. Modèle déterministe

Le cycle de vie du ver de terre *H. africanus* est modélisé par une matrice de taille 6 (Fig. 34).

$$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & c \\ f & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s & v \end{bmatrix} \quad \text{avec } f = s_0 \cdot \alpha \cdot d$$

Figure 34. Modèle matriciel du cycle de vie du ver de terre *H. africanus*

Sur la première ligne de la matrice apparaît le nombre de cocons (c) produits par adulte. La diagonale contient la survie adulte (v) alors que la sous-diagonale renferme la fertilité des cocons (f), la survie des juvéniles (s_1) et la survie des immatures (s). La fertilité (f) des cocons est obtenue par le produit de la survie des cocons (s_0), de la proportion de cocons éclos (α) et du nombre de juvéniles par cocon (d).

Le temps d'incubation du cocon étant en moyenne de 17 jours et la durée de croissance du ver *H. africanus* juvénile étant en moyenne de 59 jours (Fig. 35), on considère que le passage d'une classe d'âge à une autre dure 15 jours. Le cycle de vie est ainsi structuré en 6 classes d'âge de 15 jours.

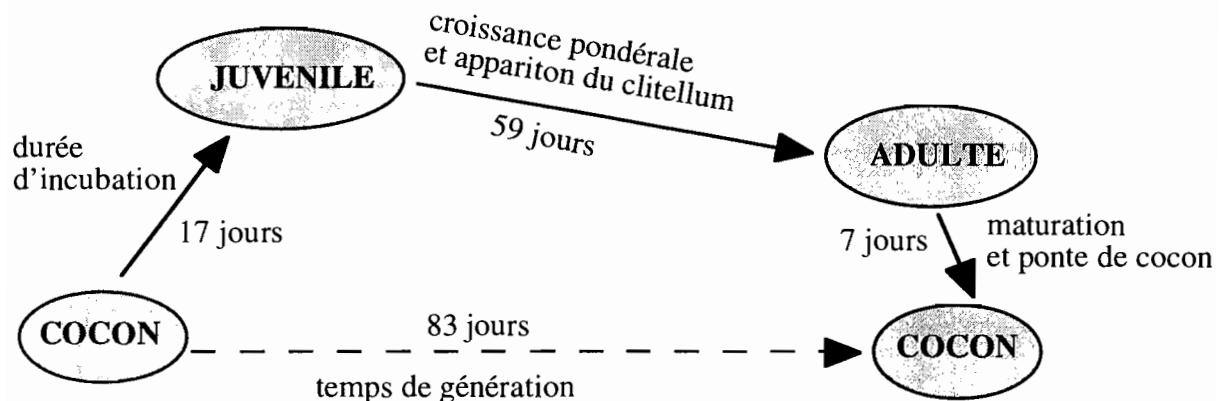


Figure 35. Diagramme du cycle de vie du ver *H. africanus*

La première classe d'âge correspond aux œufs fécondés (cocons), la deuxième (J) correspond aux juvéniles (2-50 mg); les classes I₁, I₂ et I₃ correspondent aux vers immatures, intermédiaires entre les juvéniles et les adultes clitellés; la classe A représente les individus adultes clitellés (Fig. 36).

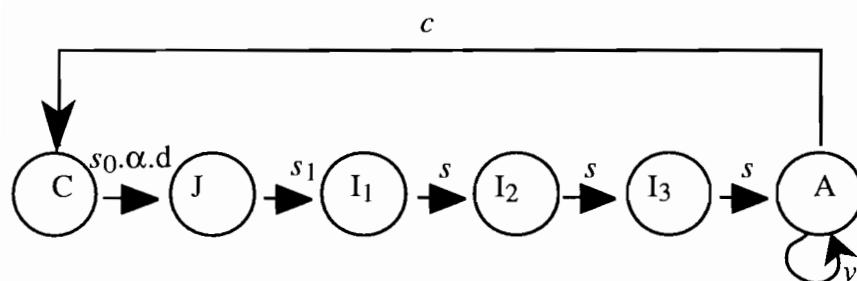


Figure 36. Signification biologique du modèle matriciel

C: cocon; s_0 : survie cocon; α : proportion de cocons éclos; d : nombre de juvéniles par cocon
 J: juvénile; s_1 : survie juvénile

I₁, I₂, I₃: immatures; s : survie immature
 adulte; v : survie adulte; c : cocons produits

Rappelons que l'évolution temporelle du système est connue par itération de la relation d'évolution $n(t+1)=A.n(t)$ (voir § 5.5.2.1, p. 119 pour détails), soit:

$$\begin{bmatrix} nC \\ nJ \\ nI_1 \\ nI_2 \\ nI_3 \\ nA \end{bmatrix}(t+1) = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & c \\ f & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s & v \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} nC \\ nJ \\ nI_1 \\ nI_2 \\ nI_3 \\ nA \end{bmatrix}(t)$$

où:

nC : effectif des cocons

nJ : effectif des juvéniles

nI_1 : effectif des immatures 1

nI_2 : effectif des immatures 2

nI_3 : effectif des immatures 3

nA : effectif des adultes.

Dans ce modèle, les valeurs des paramètres sont considérées comme "potentielles". A cette étape, toute influence de l'environnement est exclue.

Le mois de janvier 1995 est considéré comme point de départ. La description détaillée du modèle est en annexe 3a (p. 192).

5.5.2.2.2. Prise en compte de la périodicité environnementale

Les populations du ver *H. africanus* sont très sensibles à l'assèchement du milieu. La fluctuation d'effectif et de biomasse suit celle de la teneur en eau du sol. La période humide correspond à un maximum d'activité: consommation de terre, croissance et reproduction. L'arrivée de la saison sèche se caractérise par l'inactivité des vers, la réduction des effectifs et finalement par l'entrée en quiescence (état de vie ralenti). On fait l'hypothèse que l'environnement est périodique et que le cycle de vie de ce ver est adapté à cet environnement. Les paramètres démographiques sont donc soumis aux fluctuations de la teneur en eau du sol et le cycle biologique est influencé. On modélisera cette périodicité environnementale en réduisant l'environnement à une constante q :

- $q=0$: période humide caractérisée par l'absence de vers quiescents;
- $q=1$: période sèche avec présence de vers quiescents.

L'indicateur de quiescence est déterminé à l'aide de la relation:

$q=\text{if}(t<23, \text{ss}, \text{prevf}(q, 23))$

Cette instruction sert à reproduire périodiquement l'environnement tous les 24 pas de temps (un an); avec ss , l'indicateur de saison sèche.

$ss=stepf(t, 13, 15) + stepf(t, 20, 23)$, qui veut dire que le stress hydrique se produit pour des périodes comprises d'une part entre les pas de temps 13 (juillet) et 15 (août) et d'autre part entre les pas de temps 20 (mi-octobre) et 23 (décembre).

L'opérateur mathématique $prevf(q, 23)$ vaut 1 pendant les périodes sèches, avec une périodicité annuelle (Fig. 37).

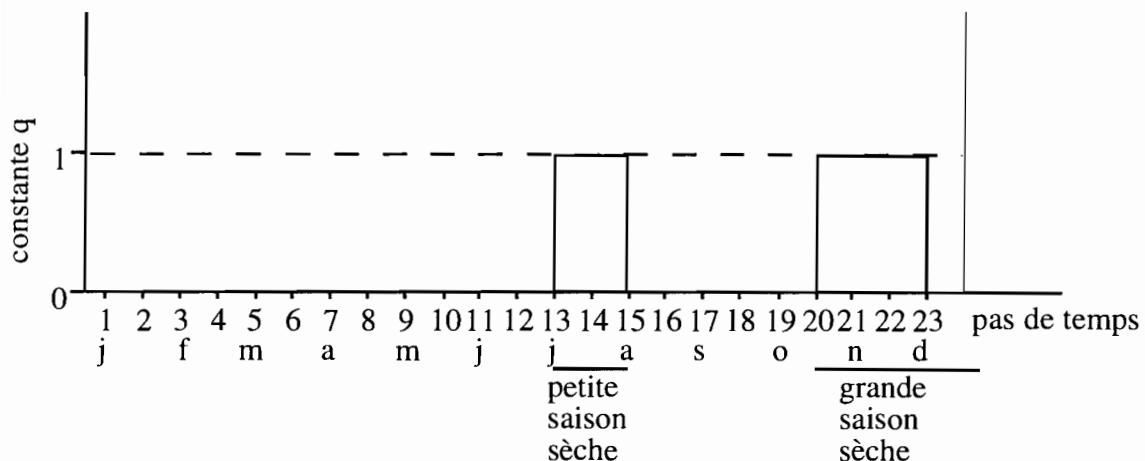


Figure 37. Périodicité de la quiescence des populations d'*H. africanus*

Le modèle avec quiescence périodique est un modèle défini par 12 relations. A chacun des stades précédemment décrits dans le modèle déterministe, est ajoutée un stade "quiescent" correspondant (Fig. 38).

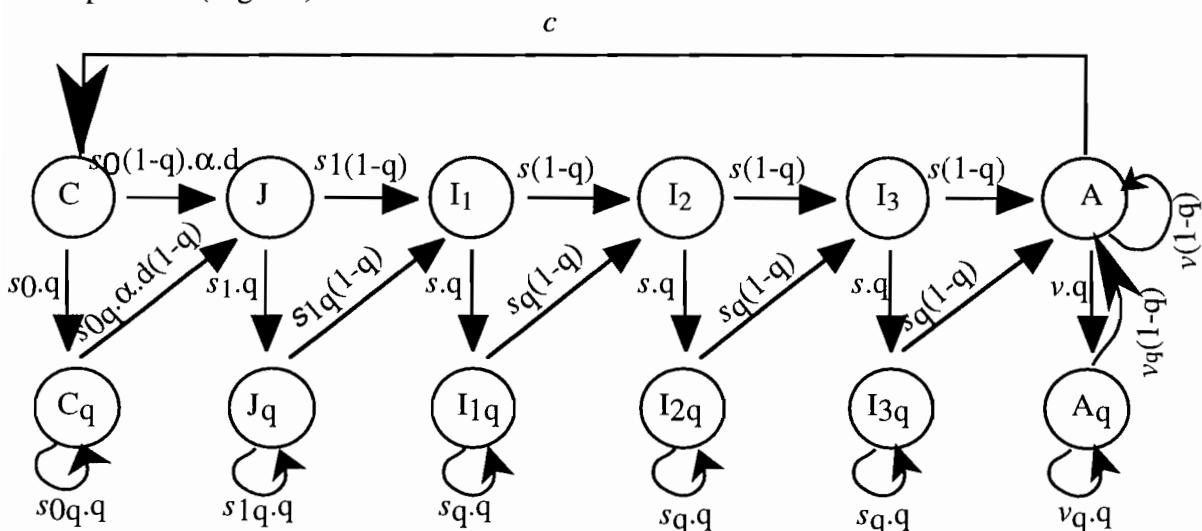


Figure 38. Modèle tenant compte de la périodicité environnementale

Signification biologique des stades complémentaires

X: individus actifs

X_q: individus quiescents

s: survie d'individus actifs

s*q: proportion d'individus entrant en quiescence

s_q : survie d'individus quiescents

$s_q(1-q)$: proportion d'individus quiescents devenant actifs et passant au stade supérieur.

La description détaillée du modèle est en annexe 3b (p. 194).

5.5.2.2.3. Prise en compte de la stochasticité environnementale

On introduit dans le modèle à périodicité environnementale, une autre échelle de variabilité non prévisible (stochastique et non cyclique), la variabilité climatique. Les variations aléatoires de l'environnement ont un impact sur les paramètres démographiques qui vont fluctuer dans le temps. En fait, on crée du bruit autour des valeurs des paramètres démographiques car nous ne disposons pas suffisamment de données pour évaluer leur variabilité interannuelle (Annexe 3c, p. 198).

On réalisera ensuite des simulations à l'aide de la procédure de Monte-Carlo qui permet de simuler un nombre important M (1000) de trajectoires sur T pas de temps. Les simulations de Monte-carlo permettent d'estimer le taux de croissance moyen, la variance, la probabilité et le temps d'extinction moyen d'une population (Legendre 1996).

5.5.2.3. Estimation des paramètres démographiques

L'une des difficultés rencontrées en modélisation de la dynamique de populations réside dans l'estimation des paramètres démographiques des populations naturelles. Dans le cas présent, la combinaison des résultats d'élevage au laboratoire et des prélèvements de populations naturelles sur le terrain a permis d'estimer ces paramètres.

Les valeurs de durée d'incubation des cocons, du nombre d'embryons par cocon, du taux d'éclosion et de survie des cocons proviennent des élevages au laboratoire.

Les valeurs de survie des cocons, des juvéniles, des immatures et d'adultes quiescents ont été déterminées à partir des estimations faites chez les populations naturelles (§ 5.4.3, p. 107).

Les survies des cocons, des individus juvéniles, immatures et adultes en période humide (données manquantes) sont estimées à partir des mesures de laboratoire et des données de terrain, par simulations à l'aide du logiciel ULM.

5.5.2.3.1. Estimation des paramètres démographiques en période humide

5.5.2.3.1.1. Taux d'éclosion des cocons

L'estimation a été faite à partir d'élevage de cocons dans la terre humidifiée à 10% et 14%, au laboratoire. Nous avons utilisé 10 cocons dans des boîtes contenant 300 g de terre humidifiée à 10 et 14% (pF2.5). Chaque milieu d'élevage est repété 4 fois. Au bout de 45 jours, le taux d'éclosion des cocons sur l'ensemble des élevage est de 0.93 ± 0.07 .

Les 45 jours correspondent à trois pas de temps du modèle, le taux d'éclosion (α) corrigé est de $(0.93)^{1/3} = 0.98$.

5.5.2.3.1.2. Survies des cocons, des juvéniles, des immatures et des adultes

Les fluctuations d'effectif des populations naturelles ont montré clairement l'existence de deux phases dans le cycle de vie: une phase de croissance et une phase de décroissance des effectifs (§ 5.3.1, p. 99).

Les survies en période humide (données manquantes) seront estimées à partir du taux de croissance instantané $\lambda(t)$ des populations pendant la période humide.

$$\hat{\lambda}(t) = \exp\left(\frac{\ln(n(t)) - \ln(n(0))}{t}\right)$$

On fait l'hypothèse que la période de croissance s'étend de janvier 1995 à juillet 1995. soit une durée de 7 mois. Le pas de temps étant de 15 jours, les 7 mois correspondent à 14 pas de temps.

$t=0 \approx$ janvier 1995 $\Rightarrow n(0) =$ effectif de la population en janvier 1995

$t=14 \approx$ juillet 1995 $\Rightarrow n(14) =$ effectif de la population en juillet 1995

On peut donc estimer que:

$$\hat{\lambda} = \exp\left(\frac{\ln(105.5) - \ln(19.2)}{14}\right)$$

$$\lambda=1.129$$

Le taux de croissance instantané est de 1.129

On remplace ensuite dans le modèle matriciel déterministe les paramètres démographiques connus (résultats de laboratoires et données de terrain) par leur valeur. Par une série de simulations, on attribue aux survies juvénile, immature et adulte inconnues, des valeurs nous permettant d'obtenir approximativement le même taux de croissance instantané:

- s_0 (survie des cocons) = 0.9

- s_1 (survie des juvéniles) = 0.77

- s (survie des immatures) = 0.62 $\implies \lambda=1.129$

- v (survie des adultes) = 0.6

5.5.2.3.2. Estimation des survies d'individus quiescents

Les survies d'individus quiescents sont estimées à partir des survies obtenues pour les populations naturelles. Il s'agit de ramener ces survies mensuelles au pas de temps de 15 jours du modèle: survie (15 jours) = (survie mensuelle) $^{1/2}$.

L'estimation faite sur la base des survies mensuelles de terrain permet d'avoir les valeurs de survie suivantes:

- survie cocons (s_0q)=0.64
- survie juvéniles (s_1q)=0.71
- survie immature (s_q)=0.68
- survie adultes (v_q)=0.79

L'ensemble des paramètres démographiques utilisés est résumé dans le tableau 15.

Tableau 14. Valeurs moyennes des paramètres démographiques

Estimations faites à partir des mesures de laboratoire	
taux d'éclosion (α)	0.98±0.03
individus par cocon (d)	2±0.26
Estimations faites à partir des données de terrain	
survie cocon quiescent (s_0q)	0.64
survie juvénile quiescent (s_1q)	0.71
survie immature quiescent (s_q)	0.68
survie adulte quiescent (v_q)	0.79
Estimations faites par ajustements mathématiques	
survie cocon (s_0)	0.9
survie juvénile (s_1)	0.77
survie immature (s)	0.62
survie adulte (v)	0.6

5.5.3. Résultats

5.5.3.1. Modèle déterministe

5.5.3.1.1. Quantités démographiques

Les principales quantités démographiques de la population du ver *H. africanus*, caractéristiques de la phase de croissance, sont résumées dans le tableau 15.

Le taux de croissance instantané de la population en période humide est de 1.129. Le taux intrinsèque d'accroissement naturel paraît important. Si on considère que la période P équivaut au temps de génération et disposant de la valeur du taux intrinsèque d'accroissement naturel (r), on peut alors estimer le taux net de reproduction des adultes (R_0).

$$R_0 = e^{P \times r} \quad R_0 = 2.24$$

Tableau 15. Principales quantités démographiques du modèle déterministe

taux de croissance	λ	1.129
sensibilité à s_0 (survie cocon)	S_{s0}	0.176
élasticité à s_0	E_{s0}	0.140
sensibilité à s_1 (survie juvénile)	S_{s1}	0.210
élasticité à s_1	E_{s1}	0.140
sensibilité à s (survie immature)	S_s	0.766
élasticité à s	E_s	0.421
sensibilité à v (survie adulte)	S_v	0.299
élasticité à v	E_v	0.159
sensibilité à c (cocon produit)	S_c	0.053
élasticité à c	E_c	0.140
sensibilité à d (individus par cocon)	S_d	0.079
élasticité à d	E_d	0.140
taux d'accroissement intrinsèque	r	0.121
période	P	6.662

La structure de la population montre une prépondérance des juvéniles (31.8%) et de cocons (20.4%)(Fig. 39). Viennent ensuite les immatures 21.7%, 11.9% et 6.5%. Les adultes représentent 7.7% de la population. L'ensemble des immatures représente 40.1% de la population.

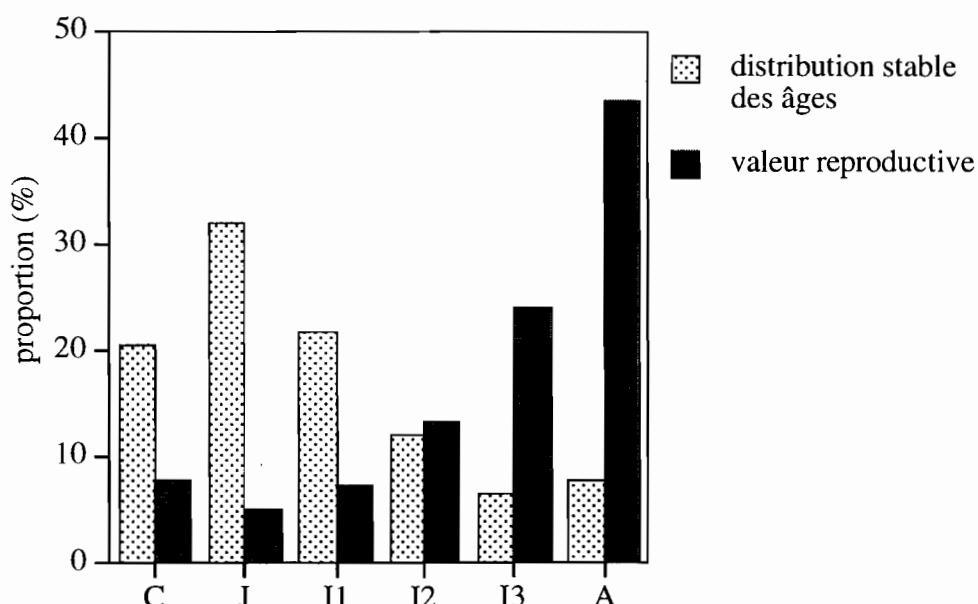


Figure 39. Distribution des individus en classes d'âge et valeurs productives correspondantes. C: cocons; J: juvéniles; I₁, I₂, I₃: immatures; A: adultes

On observe un schéma inverse pour les valeurs reproductive (contribution à l'effectif présent et futur de la population) des différentes classes d'âges. Elles sont fortes pour les adultes (43.4%); faibles pour les juvéniles (4.9%) et cocons (7.6%); intermédiaires pour les immatures (7.2, 13.1, 23.8%). L'ensemble des immatures contribue pour 44.1% à l'effectif de la population.

5.5.3.1.2. Sensibilité, Elasticité du taux de croissance λ

Le taux de croissance est plus sensible aux variations des survies immatures (0.766). Elles présentent également la plus forte élasticité (0.421). La sensibilité et l'élasticité des survies d'adultes sont d'une importance intermédiaire alors que celles des survie de cocons et de juvéniles sont les plus faibles (Tableau 15, p. 127). Le taux de croissance est moins sensible aux variations de la quantité de cocons produits et du nombre de juvéniles par cocon (Tableau 15, p. 127). Les paramètres de survie sont ainsi les paramètres démographiques les plus importants dans l'étude du cycle de vie du ver *H. africanus*.

5.5.3.1.3. Dynamique de population

La dynamique de la population d'*H. africanus* en période humide est assez bien simulée par le modèle matriciel déterministe. Elle est exponentielle et semble être proche de celle observée sur le terrain (Fig. 40).

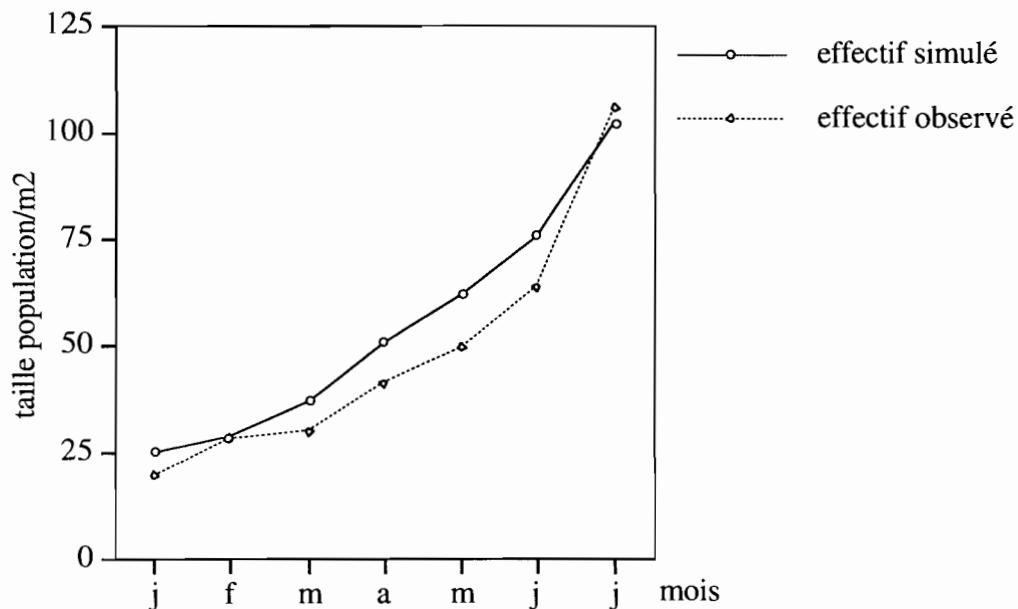


Figure 40. Cinétique de la population d'*H. africanus* pendant la période humide de l'année 1995

5.5.3.2. Périodicité environnementale

Quand on considère la périodicité environnementale sur un pas de temps $t = 24$ (un an), le taux de croissance λ de la population est estimé à 1.0139. La simulation de la dynamique de

la taille de la population de l'année 1995 donne une trajectoire assez proche de celle observée sur le terrain (Fig. 41).

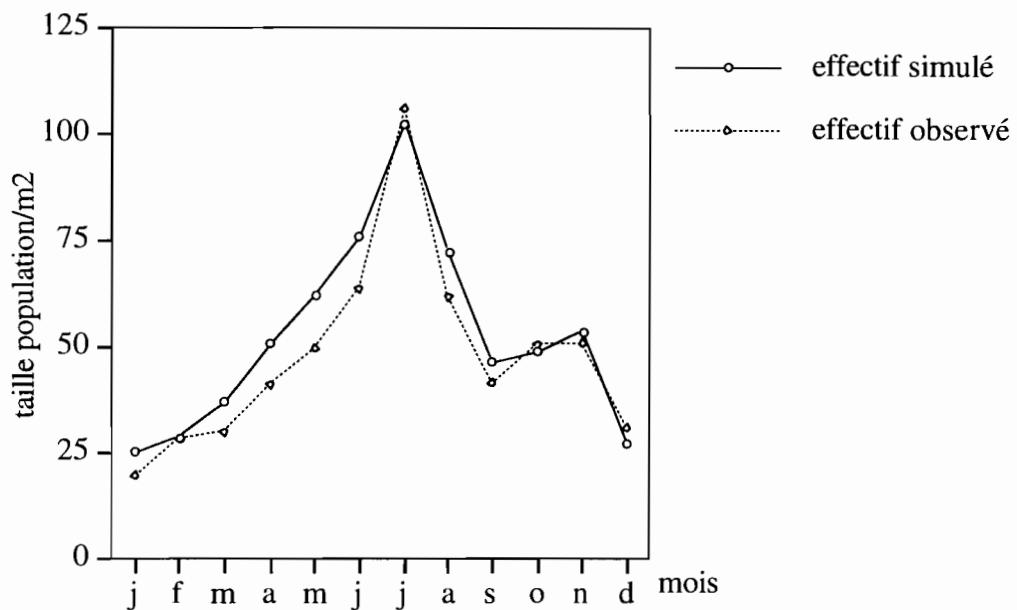


Figure 41. Variations mensuelles de l'effectif de la population d'*H. africanus* au cours de l'année 95

Une projection sur cinq ans de la taille de la population montre une fluctuation interannuelle plus ou moins cyclique de la population. On observe une augmentation de la taille de la population mais le taux de croissance demeure constant 1.0079 (Fig. 42).

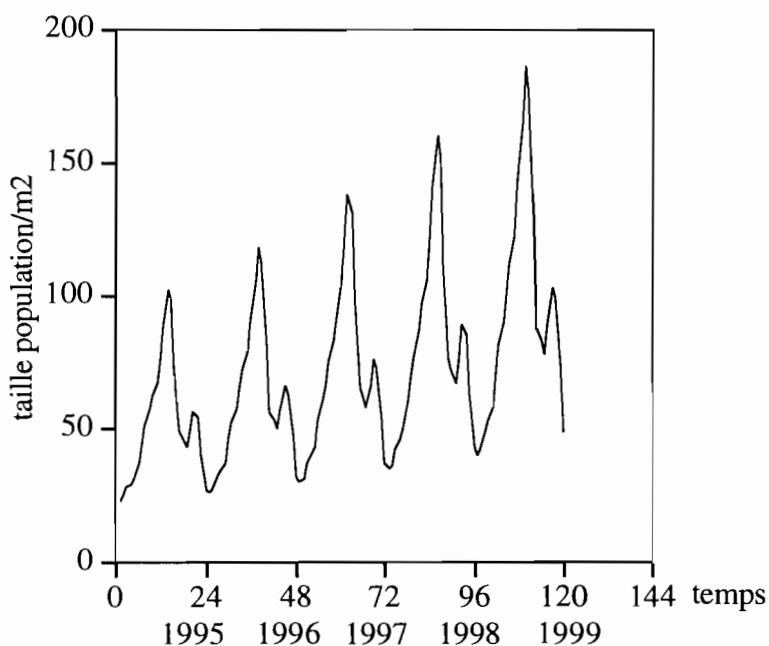


Figure 42. Simulation de la cinétique de l'effectif total de la population d'*H. africanus* sur 5 ans (120 pas de temps).

Le modèle avec quiescence périodique permet de faire une projection de la dynamique des individus actifs et quiescents de chaque classe d'âge (Fig. 43).

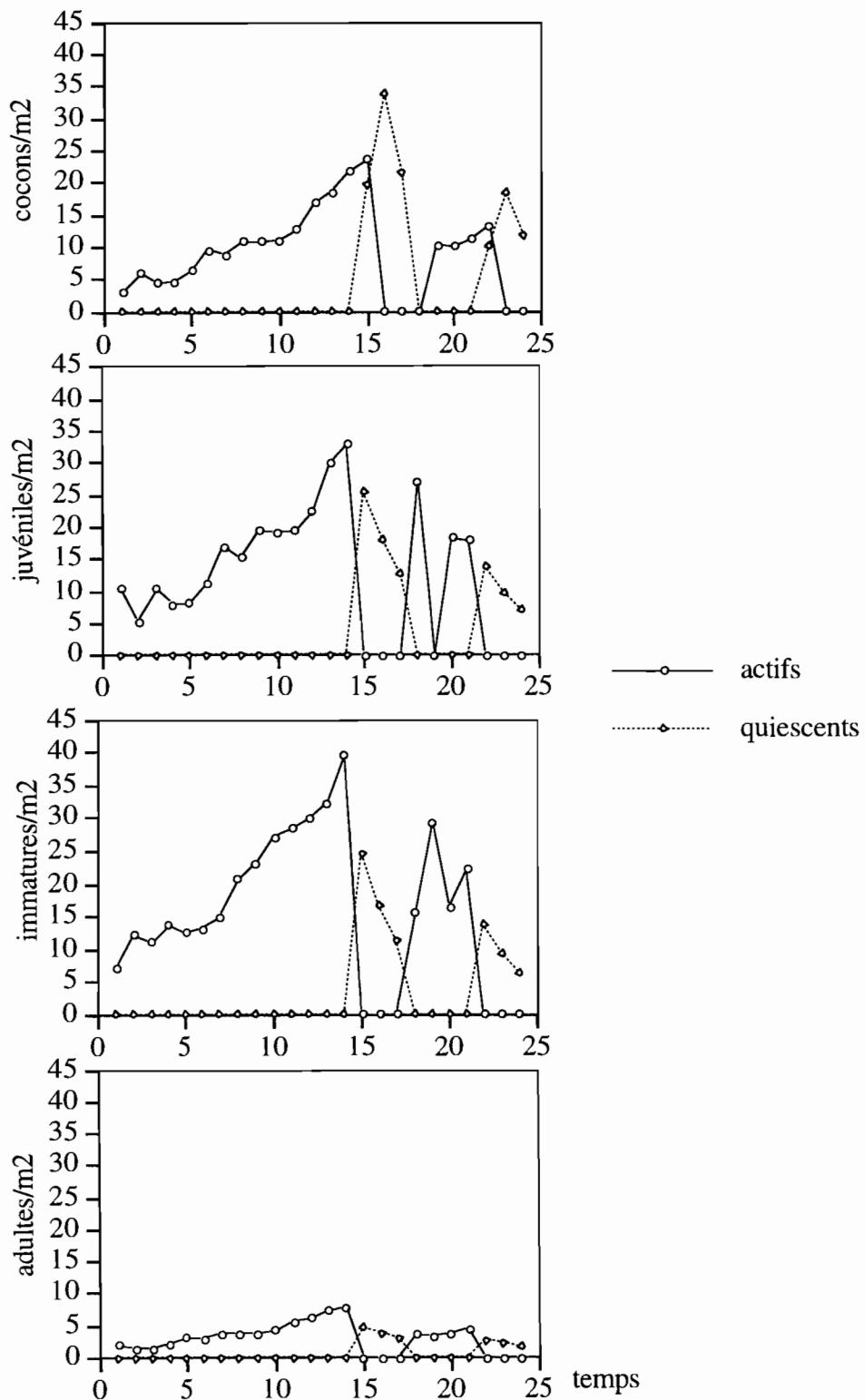


Figure 43. Simulations de la dynamique des individus actifs et quiescents de différentes classes d'âges

Ces simulations confirment l'absence de cocons en septembre ($t=18$) et la prépondérance de cocons en novembre et décembre. Néamoins les proportions diffèrent: 71.3% (observée) contre 46.4% simulée en novembre et 79% (observée) contre 44.2% (simulée) en décembre. A l'inverse de la population observée, la population simulée contient des adultes en décembre: ils représentent 6% de l'effectif total.

5.5.3.3. Stochasticité environnementale

Ne disposant pas de données sur les variations interannuelles des populations naturelles, nous allons introduire la stochasticité environnementale par le biais "de bruit environnemental" autour des valeurs moyennes des paramètres démographiques. On attribue ainsi des écart-types fictifs (0.2) aux différentes valeurs de survie, et (0.1) au taux d'éclosion des cocons. L'écart-type du nombre moyen de juvéniles par cocons estimée au laboratoire est 0.26.

Lorsqu'on suit 1000 populations d'*H. africanus* pendant 120 pas de temps (5 ans) à l'aide d'une simulation de Monte-Carlo, on obtient une population moyenne dont les caractéristiques sont consignées dans le tableau ci-après.

Tableau 16. Quantités démographiques d'une population moyenne d'*H. africanus* après une simulation de Monte Carlo

probabilité d'extinction	p_e	0.211
temps d'extinction moyen	T_e	81.4
variance	σ^2	604.4
taux de croissance moyen	λ	0.992123
variance	σ^2	0.000274
taux intrinsèque d'accroissement naturel	r	-0.0079

Le taux de croissance de la population moyenne est inférieur à 1, ce qui veut dire que l'extinction à long terme est certaine (Fig. 44). Compte tenue des incertitudes, on peut estimer que le taux de croissance λ est proche de 1, c'est à dire que la population est à peu près à l'équilibre. La probabilité d'extinction après cinq ans est estimée à 0.211. Le temps moyen d'extinction est estimé à 3 ans (81.4 pas de temps).

La probabilité et le temps moyen d'extinction, faibles dans les premières années, augmentent avec des intervalles de temps plus grand (Fig. 45). Le temps moyen d'extinction totale de la population du ver *H. africanus* est estimée à 13 ans (320.6 pas de temps).

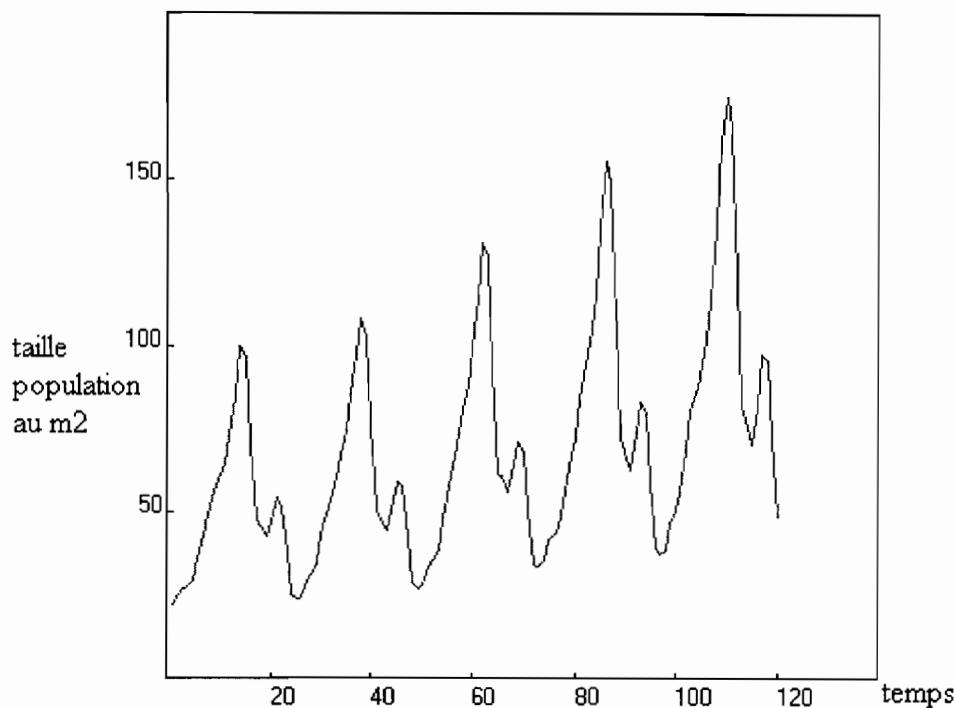


Figure 44. Trajectoire moyenne d'une population d'*H. africanus* simulée par la procédure de Monte-Carlo sur 120 pas de temps (5 ans).

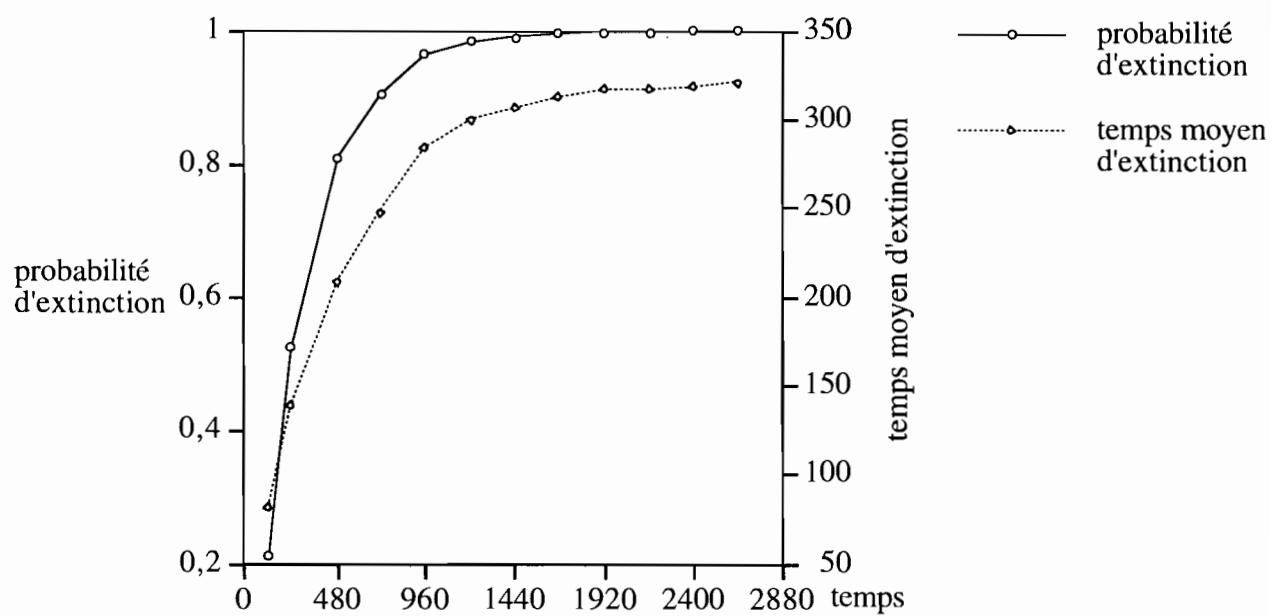


Figure 45. Evolution de la probabilité et du temps d'extinction instantanée d'une population au cours du temps de simulation en stochasticité environnementale

Une simulation de la trajectoire moyenne de la population sur un intervalle de temps assez grand par la procédure de Monte-Carlo, montre les aptitudes d'adaptation et de forte expansion du ver *H. africanus* par l'alternance de périodes à fort et faible effectif de population (Fig. 46). L'extinction totale de la population est prévisible à partir de 110 ans (2640 pas de temps).

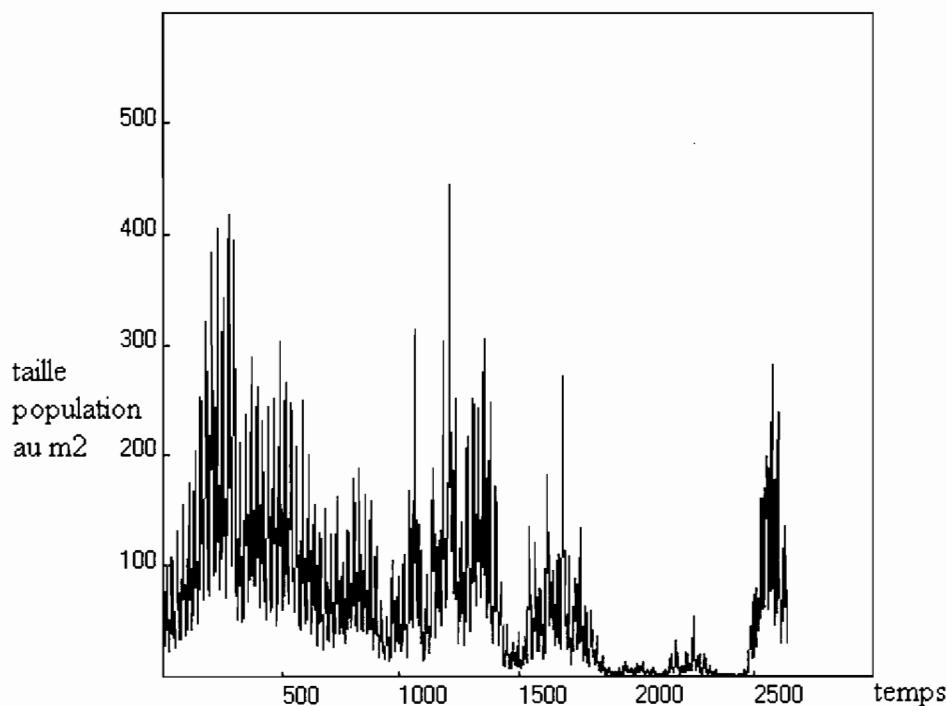


Figure 46. Trajectoire moyenne d'une population d'*H. africanus* simulée par la procédure de Monte-Carlo sur 2640 pas de temps (101 ans).

5.5.4. Discussion et Conclusions

Le modèle déterministe a permis, d'une part de mettre en évidence la forte capacité d'expansion du ver de terre *H. africanus* en période humide et d'autre part de quantifier les paramètres démographiques vitaux de son cycle de vie.

En effet, en période humide, les conditions de vie étant favorables, les individus se développent vite et produisent beaucoup de descendants. Le taux de croissance élevé est donc un avantage sélectif pour ses individus. Le devenir de la population dépend en partie de la survie des immatures et des adultes. Les immatures représentent la classe d'âge la plus sensible aux variations de l'environnement. Ces caractéristiques sont à l'opposée de celles de la plupart des oiseaux: le taux de croissance est plus sensible à la fécondité chez les espèces d'oiseaux peu longévives (Eberhardt & Siniff 1977; Kosinski & Podolski 1979 cité par Danchin et al. 1995). Nous ne disposons pas d'éléments de comparaison en écologie des sols car le modèle ULM a surtout été utilisé pour l'étude de la démographie des oiseaux. La forte sensibilité de la survie immature peut révéler une erreur d'estimation

de ce paramètre démographique (Caswell 1989). L'analyse de l'élasticité renforce le rôle prépondérant des individus immatures. Par leur survie, ils contribuent pour 42.1% à la réalisation du cycle de vie.

Le temps de génération (100 jours) obtenu par simulation est assez proche des 83 jours obtenus au laboratoire.

Avec l'interruption d'activité des périodes sèches, les individus se développent moins vite. Le taux de croissance est plus faible qu'en période humide mais se stabilise autour de 1 car ils s'ajustent à leur environnement défavorable. L'effectif de la population est ainsi régulé par le stress hydrique. L'extinction totale de la population peut intervenir à long terme: elle intervient au bout de 101 ans et est en partie due à une réduction de l'effectif des immatures; classe d'âge la plus sensibles aux effets cumulés de la sécheresse. Dans la population de *M. anomala* au contraire, l'extinction viendrait du trop grand espacement des périodes de reproduction (modèle Drilotrop; Martin 1990). La périodicité environnementale simule assez bien la dynamique d'une population isolée d'*H. africanus* sur toute l'année 1995. On retrouve la saisonnalité de la reproduction et surtout l'adaptation du cycle de vie du ver à l'environnement.

5.5.4.1. Stratégies adaptatives

Pour parer aux effets néfastes de l'assèchement du sol, la stratégie adaptive des individus de l'espèce *H. africanus* consiste à accroître le nombre de leurs descendants pendant la période humide. L'importante croissance des populations sert donc à augmenter la probabilité que des jeunes survivent. La nature aurait ainsi sélectionné au cours du temps les individus capables de croître fortement quand les conditions sont favorables et de réduire l'essentiel de leurs fonctions vitales quand l'environnement change.

5.5.4.2. Évaluation du modèle

Un modèle n'est jamais un monde réel; et malgré l'utilité des modèles élaborés dans l'explication du fonctionnement des populations naturelles du ver de terre *H. africanus*, quelques zones d'ombre subsistent. La critique majeure des modèles est de ne pas tenir compte des données de l'environnement abiotique (pluviosité, teneur en eau du sol, température du sol, disponibilité de ressource en surface) mais de réduire l'environnement à un indice d'activité q. L'une des incohérences se situe au niveau de l'écart observé entre la structure en classes d'âge de la population simulée et de celle observée. Pour le mois de décembre par exemple, la proportion de cocons est de 79% (observée) contre 44.2% (simulée), le pourcentage de juvéniles est de 10.2% (observée) contre 26% (simulée), les immatures représentent 10.8% de la population observée contre 23.8% (simulée), les adultes (6%) ne sont présentent que dans la population simulée. Ce dysfonctionnement peut être dû à un biais dans l'estimation des valeurs de survie. Les estimations de survie sont non

seulement biaisées à cause de l'absence de méthodes appropriées (capture, marquage et recapture par exemple chez les oiseaux); mais l'attribution de la même survie aux trois stades immatures multiplie les sources d'erreur. L'absence de prise en compte des interactions biologiques (compétition inter-intraspécifique) est probablement abusive. On peut penser que le cycle de vie du ver n'est pas exclusivement régulé par l'environnement. Les modèles ne prennent pas en compte l'échelle spatiale (y compris la distribution verticale car *H. africanus* est différemment reparti dans les strates du sol). Nous avons raisonné sur une population moyenne, sans tenir compte de la variabilité inter-individuelle.

Il faut souligner le caractère plutôt qualitatif des modèles qui, loin de nous donner des ordres de grandeur exacts des phénomènes démographiques, renseignent sur le comportement des populations. Ils expliquent des processus purement démographiques, mais pas la dynamique des populations, c'est à dire l'effet de divers facteurs environnementaux sur les paramètres démographiques.

Malgré les imperfections ci-dessus mentionnées et la simplicité des modèles élaborés, il est clair que la modélisation a permis de façon significative de comprendre le fonctionnement de populations naturelles du ver de terre *H. africanus*. Plusieurs hypothèses peuvent ainsi être formulées:

- les populations sont proches de l'équilibre car leur taux de croissance est voisin de 1;
- l'extinction des populations naturelles est possible;
- les immatures représentent la classe d'âge la plus sensible au stress hydrique et dont dépend fortement le cycle de vie;
- le potentiel de reproduction des individus est proportionnel à leur taux de survie.

5.5.4.3. Perspectives

Pour une plus grande efficacité des modèles à étudier la démographie des populations de vers de terre, il serait intéressant de mettre au point une méthode objective d'estimation des paramètres démographiques. C'est à ce prix que la modélisation en dynamique des populations des vers de terre en particulier et de la faune du sol en général aura progressé. Une alternative possible serait la réalisation d'élevages séparés de cohortes sur le terrain, méthode qui fournirait des valeurs de survie plus réalistes par rapport à "la méthode aveugle" de l'échantillonnage aléatoire.

Une des composantes essentielles de l'étude du fonctionnement des populations du ver de terre *H. africanus* doit être la prise en compte de leur distribution spatiale à l'échelle de la parcelle étudiée. Comment les populations s'organisent-elles dans l'espace? S'organisent-elles suivant le patron de distribution de type agrégé, commun aux vers de terre de la réserve de Lamto (Rossi & Lavelle 1998; Rossi 1998)? A travers le sous-chapitre suivant, nous tenterons d'apporter des éléments de réponse.

5.6. VARIATION SPATIO-TEMPORELLE DES POPULATIONS DU VER DE TERRE *HYPERIODRILUS AFRICANUS*

5.6.1. Introduction

L'hétérogénéité spatiale d'un écosystème peut être vue comme le résultat de l'inégale distribution spatiale des populations animales et végétales, ainsi que des ressources organiques ou physico-chimiques disponibles. Dans le sol, les facteurs physiques et géomorphologiques (pente, roche mère, hydrologie) peuvent être à l'origine de l'hétérogénéité spatiale. Cette dernière tient une place importante dans les théories écologiques de succession, d'adaptation, de maintenance de la diversité spécifique, de compétition, de croissance et de dynamique des populations (Legendre & Fortin 1989).

Les méthodes classiques d'étude de la distribution spatiale des populations basées sur l'utilisation d'indices d'agrégation se sont avérées limitées dans l'analyse de cette hétérogénéité (Rossi et al. 1995, Cooper et al. 1997). En effet ces méthodes ne prennent pas en compte la position des points d'échantillonnage qui donnent des informations sur la distribution spatiale des organismes aux échelles supérieures à la taille des unités d'échantillonnage (Rossi et al 1995).

L'utilisation des statistiques spatiales (géostatistiques, corrélogrammes, tests de Mantel) représente une intéressante alternative aux méthodes d'analyse classique (Legendre & Trousselier 1988, Legendre & Fortin 1989). Ces techniques, de plus en plus utilisées dans le cadre de l'écologie des sols, offrent de riches perspectives dans l'étude de la distribution spatiale des nématodes (Robertson 1994; Robertson & Freckman 1995, Wallace & Hawkins 1994, Rossi et al. 1996, Delaville et al. 1996; Rossi & Quénéhervé 1998) et des macroinvertébrés (Rossi 1992; Poier & Richter 1992; Rossi et al. 1995, Rossi 1996; Ouédraogo 1997). Les statistiques spatiales reposent sur l'analyse de l'autocorrélation spatiale. On mesure la "ressemblance" entre les couples de valeurs d'une variable mesurée à des sites d'échantillonnage séparés par une distance donnée.

Le but de cette partie de notre étude est de caractériser la distribution spatiale d'une population du ver de terre *H. africanus* et des ressources organiques du sol (teneur en carbone, teneur en azote, rapport carbone/azote). Nous avons aussi testé l'hypothèse selon laquelle l'organisation spatiale des individus serait (au moins en partie) liée à la structure spatiale des ces paramètres. Nous avons ensuite cherché à décrire la dynamique spatio-temporelle des populations de vers de terre dans le but d'en ressortir l'organisation spatiale des groupes fonctionnels compactants-décompactants, système dont la résultante est une dynamique de la structure physique du sol de savane herbeuse (Rossi 1998).

5.6.2. Matériel et méthodes

L'analyse de la distribution spatiale d'une variable repose sur l'utilisation de diverses méthodes statistiques dont l'emploi conditionne les techniques d'acquisition des données brutes. Les statistiques spatiales, en particulier les méthodes de cartographie, sont généralement utilisées sur des jeux de données issus d'un échantillonnage régulier (Webster & Olivier 1990). Un échantillonnage dans l'espace est régulier (par opposition à aléatoire) si Chessel (1978):

- tous les points d'échantillonnage ont une position définie et identifiée dans une figure géométrique ou sur une carte de l'espace étudié,
- l'identification de ces points fait partie intégrale des données numériques.

A l'opposé de l'échantillonnage aléatoire qui a permis une étude diachronique des populations d'*H. africanus*, le prélèvement régulier permet de réaliser une analyse synchronique. Les 100 carrés situés dans la partie supérieure de la parcelle d'étude constituent la grille d'échantillonnage (Fig. 47).

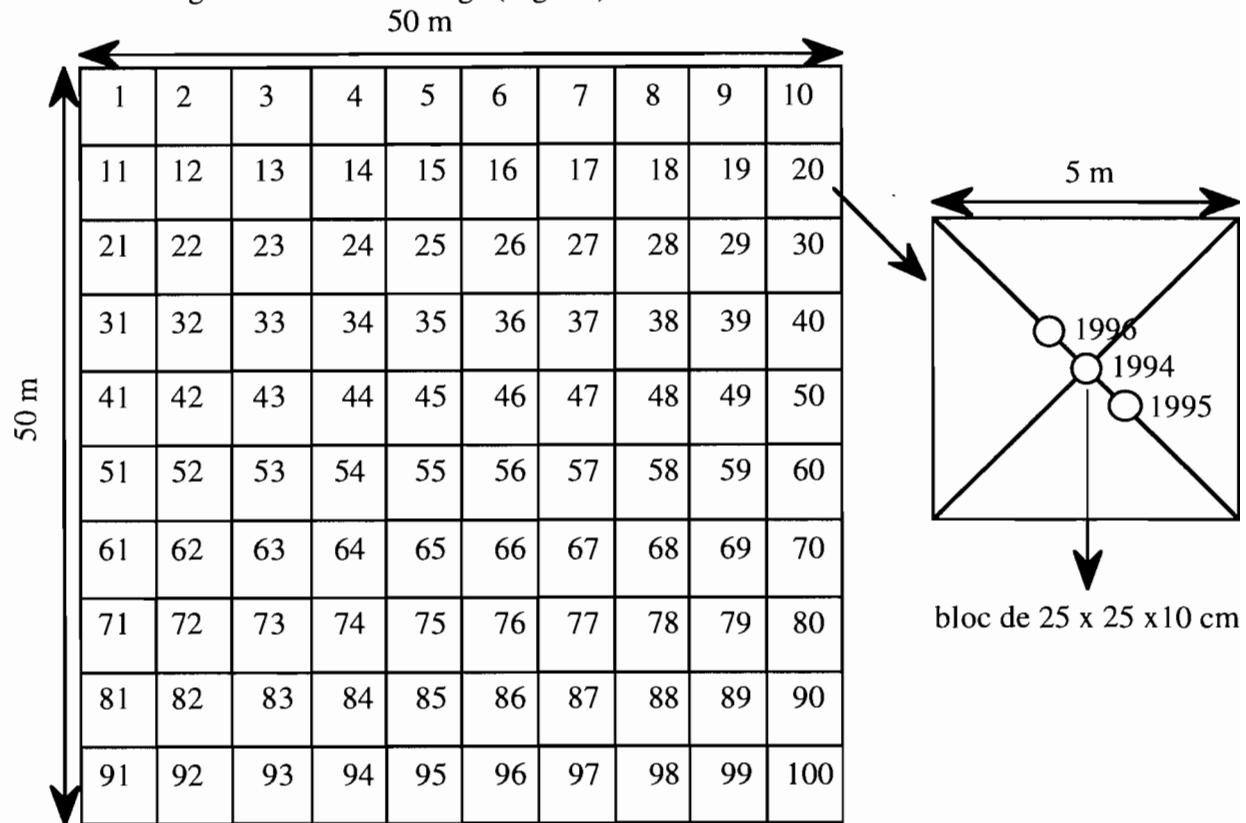


Figure 47. Représentation schématique de l'échantillonnage systématique

Les points d'échantillonnage sont distribués sur une maille carrée de 10 par 10 points séparés de 5 m. Au centre de chaque carré et sur la diagonale, on prélève un monolithe de 25x25x10 cm dont on extrait les vers de terre par un tri manuel rapide. Des échantillons de sol sont collectés en même temps pour quantifier la matière organique du sol (carbone

organique et azote total). Les prélèvements de sol pour l'analyse du carbone et de l'azote ont été réalisés en 1995 et 1996 (Fig. 47, p. 147). Après identification et dénombrement, les vers de terre sont remis dans la fosse et recouverts par le sol. Les prélèvements ont eu lieu dans la période humide des années 1994 (4 au 9 mai), 1995 (25 au 27 mai), 1996 (08 au 10 juillet). A chaque date, les points de prélèvement sont considérés comme identiques. L'emplacement du prélèvement diffère cependant quelque peu d'une année à l'autre. Les unités élémentaires sont des blocs de 25 cm de côté pour 10 cm de profondeur. Cette méthode a l'avantage d'être rapide car la taille réduite des blocs ($1/16 \text{ m}^2$ contre 1 m^2 pour les prélèvements aléatoires) permet de quadriller rapidement toute la parcelle d'étude.

5.6.2.1. Analyses statistiques de l'autocorrélation spatiale

Une variable est dite autocorrélée s'il est possible de prédire les valeurs de cette variable dans l'espace à partir des valeurs mesurées en d'autres points dont on connaît la position dans l'espace (Legendre & Fortin, 1989). L'autocorrélation spatiale mesure essentiellement la ressemblance entre points voisins (Thioulouse et al 1997).

L'analyse de l'autocorrélation spatiale d'une variable permet d'étudier son patron de distribution spatiale (Cliff & Ord 1973, 1981, Legendre & Legendre 1984b). Les données soumises à cette analyse concernent donc des lieux (places-échantillons ou surfaces); pour ces objets on connaît la description prise par la variable - par exemple l'abondance d'une certaine espèce, la diversité, la productivité, etc. - ainsi que les distances (d) entre les paires d'objets. La distribution spatiale d'une variable peut être décrite à l'aide d'une fonction mathématique appelée fonction de structure. Cette fonction prend des valeurs différentes suivant la distance moyenne entre points et le graphe fonction par distance (corrélogramme, variogramme) renvoie une image de l'évaluation de l'autocorrélation en fonction de la distance. A l'inverse des géostatistiques qui sont des méthodes purement descriptives (la forme du variogramme permet de détecter la présence d'une autocorrélation spatiale), l'analyse des corrélogrammes repose sur un test statistique. Nous avons ainsi utilisé l'analyse des corrélogrammes pour tester l'existence d'autocorrélation spatiale et décrire le mode de distribution spatiale de populations du ver de terre *H. africanus* et les ressources organiques (C, N et C/N) du milieu.

5.6.2.1.1. Le corrélogramme

Le corrélogramme est utilisé pour tester statistiquement la présence d'une autocorrélation spatiale dans une série de données. Cette méthode est basée sur l'utilisation de coefficients d'autocorrélation I de Moran (1950) et/ou c de Geary (1954). Les données sont réparties en classes en fonction de la distance qui sépare les points d'échantillonnage. Ces coefficients sont calculés à partir d'une matrice de classe de distances entre stations de format $n \times n$ où n est le nombre de stations de mesure ($n=100$ en ce qui nous concerne).

$$I(d) = \left[n \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij} (y_i - \bar{y})(y_j - \bar{y}) \right] / \left[W \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2 \right]$$

$$c(d) = \left[(n-1) \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij} (y_i - y_j)^2 \right] / \left[2W \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2 \right] \text{ pour } i \neq j$$

i et j sont respectivement les indices de ligne et de colonne.

y_i et y_j sont les valeurs de la variable; \bar{y} est la moyenne des ces valeurs.

w_{ij} (facteur poids) prend la valeur 1 quand la paire (i, j) appartient à la classe de distance d (pour laquelle on calcule la valeur du coefficient d'autocorrélation) et 0 dans les autres cas. par exemple lors du calcul d'un coefficient pour la distance $d = 1$, on attribue $w_{ij} = 1$ à une paire de stations si elle appartient à la classe distance 1 et $w_{ij} = 0$ dans le cas contraire.

W est la somme des valeurs w_{ij} , (donc le nombre de paires dans toute la matrice carrée de distances entre points ($n \times n$) dont on a tenu compte pour calculer la valeur du coefficient pour une classe de distance donnée.

A quelques nuances près, l'indice de Moran et celui de Geary ont la même signification. En effet l'indice de Moran mesure la ressemblance entre points voisins tandis que l'indice de Geary mesure la variabilité (Thioulouse et al. 1997).

- Le coefficient de Moran varie généralement entre -1 et +1, mais il peut dans certains cas excéder -1 et +1. Les valeurs positives du I de Moran correspondent à une autocorrélation positive (Legendre & Legendre 1984b).

- Le coefficient de Geary varie de 0 à une valeur positive indéterminée qui n'excède que rarement 3. Les valeurs c de Geary inférieures à 1 correspondent à une autocorrélation positive. Le c de Geary est égal à 0 lorsque l'autocorrélation positive est maximale alors qu'il peut atteindre une valeur positive quelconque, supérieure à 1, si l'autocorrélation est négative (Legendre & Legendre 1984b).

Il est à noter qu'il faut au moins 30 échantillons pour qu'une analyse d'autocorrélation donne un résultat interprétable (Legendre & Fortin 1989).

5.6.2.1.1.1. Tests statistiques

Les coefficients de Moran et Geary sont calculés pour chaque classe de distance et chaque valeur est accompagnée de la probabilité que celle-ci ne soit pas significativement différente de zéro pour l'indice de Moran; de 1 pour le c de Geary (Sokal & Oden 1978, Cliff & Ord 1981, Legendre & Legendre 1984b). Le test statistique est basé deux hypothèses:

Hypothèse nulle H0: "absence d'autocorrélation spatiale" (répartition spatiale aléatoire). Les valeurs de la variable sont spatialement indépendantes les unes des autres. Chaque valeur du coefficient de I de Moran est $E(I) = -(n-1)^{-1} \approx 0$ où $E(I)$ est son espérance et n le nombre d'échantillon. Quant au coefficient c de Geary, son espérance $E(c) = 1$.

Hypothèse alternative H1: "présence d'une autocorrélation spatiale significative". La valeur du coefficient I de Moran diffère significativement de $E(I) = -(n-1)^{-1} \approx 0$; la valeur du coefficient c de Geary diffère significativement de $E(c) = 1$.

On teste la significativité globale des corrélogrammes avec la méthode des tests multiples (Oden 1984). Ce test consiste à vérifier si au moins une valeur du coefficient de Moran ou Geary est significatif au seuil $\alpha' = \alpha/k$, $\alpha = 5\%$ et k étant le nombre de classes de distance.

5.6.2.1.1.2. Interprétation du corrélogramme

La forme du corrélogramme renseigne sur le type de structure spatiale rencontrée. Legendre & Fortin (1989) ont établi une liste non exhaustive d'exemple d'autocorrélation spatiale en écologie (Tableau 17).

Tableau 17: Exemples d'autocorrélation spatiale en écologie (d'après Legendre & Fortin 1989).

Autocorrélation spatiale significative		
Signe de l'autocorrélation spatiale	faible distance	grande distance
+	Distribution en tache	Structure agrégée ou autres qui se répètent dans l'espace
-	Phénomène d'évitement (exemple de plantes régulièrement espacées); pas d'échantillonnage trop grand	Gradient spatial (en plus d'une autocorrélation positive à faible distance)

Une autocorrélation positive peut révéler la présence d'un patron spatial en "taches". Les "taches" sont des zones significativement plus riches en individus. Les "taches" de vers de terre sont susceptibles d'avoir une distribution propre; elles peuvent être reparties dans l'espace de façon régulière, aléatoire ou contagieuse (Rossi 1998).

Une autocorrélation positive à faible distance suivie d'une autocorrélation négative à grande distance peut être caractéristique d'un patron spatial de type gradient. La forme du corrélogramme doit être lisse et allongé car une distribution en une grande "tache" donne quasiment le même corrélogramme.

Une autocorrélation négative à faible distance peut s'expliquer par un phénomène d'évitement (plantes régulièrement espacées ou animaux solitaires) ou par le fait que l'intervalle entre les points de prélèvement est trop grand par rapport à la taille des "taches".

Une autocorrélation positive à distance élevée peut s'expliquer par une structure en taches qui se répète dans l'espace.

La forme du corrélogramme n'est pas toujours spécifique du type de distribution donnée (Legendre & Fortin 1989; Rossi & Quénéhervé 1998). La cartographie s'avère donc indispensable pour décrire le patron spatial de la variable.

Nous proposons d'utiliser l'indice I de Moran pour étudier la structure spatiale du ver de terre *H. africanus* et de son environnement abiotique car cet indice de Moran met l'accent sur la structure de la ressemblance entre points voisins. Il a été également utilisé par plusieurs auteurs (Legendre & Trousselier 1988; Legendre & Fortin 1989; Rossi & Quénéhervé 1998). Les densités de vers ont été soumises à la transformation $\text{Log}_{10}(n+1)$ pour normalisation.

L'estimation et le test des corrélogrammes a été réalisé à l'aide du module "Autocorrélation" du Progiciel R développé par Legendre & Vaudor (1991).

5.6.2.1.2. Le test de Mantel simple

Le test non paramétrique de Mantel (1967) fait partie des outils statistiques utilisés pour décrire l'autocorrélation spatiale avec test statistique à l'appui (Legendre & Trousselier 1988; Legendre & Fortin 1989, Rossi 1996). Le test de Mantel permet d'estimer et de tester la corrélation entre deux matrices de distance A et B. Les matrices de distances rendent compte des structures spatiales de chaque variable et une corrélation inter-matrice indique des patrons de distribution spatiaux similaires. Il est ainsi possible d'utiliser la méthode pour analyser des variables de natures différentes: quantitatives, semi-quantitatives, qualitatives (Legendre & Fortin 1989). Cette approche permet de tester l'existence de corrélation entre une matrice A, représentant la population que l'on étudie et une matrice B, décrivant la variabilité spatiale de l'environnement par exemple.

La statistique Z de Mantel est la somme des produits croisés des valeurs correspondantes des deux matrices à l'exclusion de la diagonale:

$$Z = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n x_{ij}y_{ij}$$

pour toutes paires de valeurs (i, j) des deux matrices. $i \neq j$; i et j étant les indices de lignes et de colonnes. La statistique de Mantel peut être centrée et réduite et appelée r . Cette statistique est donc équivalente au calcul d'un coefficient de corrélation de Pearson entre les valeurs de deux matrices (diagonale exclue), si bien que les valeurs obtenues sont comprise entre -1 et +1. Que la statistique soit centrée ou non, les probabilités associées sont exactement les mêmes.

$$r = [1/(n-1)] \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n [(x_{ij} - \bar{x})/s_x][(y_{ij} - \bar{y})/s_y] \text{ avec } i \neq j$$

où i et j représentent respectivement les indices de ligne et de colonne; et n les points de mesure.

La statistique de Mantel teste l'*hypothèse nulle H₀* "Les distances entre les points de la matrice A ne présentent pas une corrélation linéaire avec les distances correspondantes dans la matrice B" contre l'*hypothèse alternative H₁* "Les distances entre les points dans la matrice B sont linéairement corrélées aux points correspondants dans la matrice B".

La signification statistique r peut être testée de deux manières (Legendre & Fortin, 1989):

- calculer r et la variance dans l'hypothèse H_0 et faire un test-z;
- faire un test de permutation qui consiste à simuler la réalisation de H_0 par des permutations (1000) répétées de lignes et de colonne d'une des deux matrices A et B et recalculer r à chaque fois. La valeur de la statistique de Mantel obtenue à chaque permutation est comparée à la valeur observée (pour les matrices originales) au seuil de 5%.

La probabilité que l'hypothèse nulle H_0 soit vraie est ainsi estimée. Les statistiques de Mantel significatives ont une probabilité près de zéro, que la statistique soit négative ou positive.

5.6.2.1.3. Le test de Mantel partiel

L'approche basée sur le test de Mantel peut être utilement complétée par le test de Mantel partiel (Smouse et al. 1986; Legendre & Fortin 1989; Rossi 1996). Le test de Mantel partiel repose sur l'idée qu'une corrélation entre deux matrices peut être causée par l'existence d'une relation entre ces deux matrices et une troisième matrice représentant un ou plusieurs facteurs "structurant". Dans ces conditions, la corrélation observée entre les deux premières matrices est artificielle et ne reflète que l'effet commun d'un troisième facteur.

Le test de Mantel partiel estime et teste la corrélation entre deux matrices de distance (A et B) après avoir extrait l'éventuel effet commun d'une troisième matrice, notée ici C. Une façon de tester la corrélation entre A et B tout en tenant compte de l'existence d'une structure spatiale commune consiste à réaliser le test de corrélation entre A et B conditionnellement à une troisième matrice C, constituée de la distance euclidienne (géographique) entre les points d'échantillonnage. On calcule d'abord A' qui est la matrice des résidus des valeurs de A contre celle de C, puis B' qui est la matrice des résidus de la régression des valeurs de B contre celle de C. Après avoir centré et réduit les valeurs au sein de chacune des matrices, on fait ensuite un test de Mantel entre A' et B'. Si la corrélation est fausse du fait de l'effet d'un facteur inconnu provoquant une structure spatiale commune, le test de Mantel partiel ne devrait pas être significatif quand on supprime l'effet de l'espace. Dans le domaine de l'écologie des sols, l'existence d'une forte variabilité spatiale des populations et des variables environnementales se traduit souvent par des patrons de distribution spatiaux très proches. Dans ces conditions, il devient précieux de pouvoir tester la relation entre deux variables conditionnellement à une troisième. Rossi & Quénehervé (1998) ont ainsi montré l'absence de relation entre la densité d'une espèce de nématodes phytoparasites et la teneur

en argile d'un vertisol. Les deux variables avaient des distributions spatiales très proches sans être significativement corrélées. La topographie du terrain pourrait être un des facteurs responsable de ces distributions très proches entre variables indépendantes.

Le test de Mantel partiel permet aussi de faire une modélisation de type "causale" (Legendre & Trousselier 1988; Legendre & Fortin 1989). Dans une modélisation de type causale, l'écogéologue fait des hypothèses sur les facteurs déterminant le processus étudié. La seconde étape consiste à vérifier si les données de laboratoire ou de terrain supportent les prédictions du modèle. Les investigations ne doivent pas être restreintes au modèle initial mais étendues à tous les modèles alternatifs possibles. Chaque modèle conduit à un groupe de prédictions causales qui doivent être vérifiées. Le modèle est validé si, et seulement si, toutes les prédictions sont confirmées par les données.

Les tests de Mantel simple et partiel ont été réalisés à l'aide du programme "Mantel β 3.0" du progiciel R de Legendre & Vaudor (1991).

5.6.2.2. La cartographie

Les corrélogrammes ne peuvent, à eux seuls, fournir une description complète des caractéristiques de la distribution spatiale d'une variable. On peut les considérer plutôt comme des "résumés" des principales caractéristiques des patrons de distribution. Ainsi, Legendre & Fortin (1989) soulignent que la cartographie reste le seul moyen d'obtenir une description complète d'un patron d'organisation spatial.

Pour cartographier les variables autocorrélées nous avons utilisé la méthode de régression locale sur les premiers voisins (Thioulouse et al. 1995). Dans la régression locale, l'ajustement ne concerne que les points de mesure voisins du point où l'analyse est réalisée. Cette technique de cartographie est plus adaptée aux structures en tache de taille modeste par rapport à la parcelle étudiée mais présente l'inconvénient de ne pas tester la significativité de la structure spatiale.

Il faut se garder de choisir un trop grand nombre de voisin, ce qui introduirait une erreur artificielle de modélisation. De plus, la distribution spatiale des vers de terre présente des structures locales exprimées à l'échelle de 10-20 m (Rossi et al. 1995, Rossi 1998) qui peuvent être rendues floues par des régressions effectuées sur un trop grand nombre de voisin. Pour la cartographie graphique, cette procédure très légère l'emporte sur l'estimation géostatistique par krigage (Thioulouse et al. 1995).

La cartographie a été réalisée avec les modules "Lattices", "Levels" et "Maps" du logiciel ADE-4 (Thioulouse et al. 1997)

5.6.3. Résultats

5.6.3.1. Évolution du peuplement de vers de terre

Sur les 7 groupes de vers de terre présents dans le peuplement, *Dichogaster agilis*, *Dichogaster baeri*, *Hyperiodrilus africanus*, *Millsonia anomala* et les petits Eudrilidae apparaissent régulièrement sur les trois années de prélèvement. La famille des Eudrilidae (*H. africanus* et les petits Eudrilidae) représente l'essentiel du peuplement. La proportion de l'espèce *H. africanus* est de 15.9, 38.5 et 9.8% respectivement dans les années 1994, 1995, et 1996; celle des petits Eudrilidae, de 71.4, 37.4 et 74.1% dans les mêmes années.

5.6.3.1.1. Statistiques descriptives

La dispersion intra-annuelle diffère d'une population à une autre. Les petits Eudrilidae (*S. porifera*; *C. zielae*) et l'espèce *H. africanus* affichent les plus faibles coefficients de variation alors que les espèces rares (*M. lamtoiana*, *Agastrodrilus sp* et *D. baeri*) affichent les plus fortes variations (Tableau 18). A l'inverse des individus de *M. anomala* dont la variabilité s'accroît avec le temps (107.5% en 1994, 126.8% en 1995 et 171.2% en 1996), les espèces épigées (*D. agilis* et *D. baeri*) ont une variabilité qui diminue.

Tableau 18. Densité (individus m⁻²) des espèces de vers de terre et paramètres du sol de savane protégée du feu pour les années 1994, 1995 et 1996. Moy = moyenne; σ = écart-type et CV = coefficient de variation; n=100 échantillons.

	1994			1995			1996		
	Moy	σ	CV	Moy	σ	CV	Moy	σ	CV
<i>M. lamtoiana</i>	0.0	0.0	-	0.0	0.0	-	0.2	1.6	800.0
<i>D. agilis</i>	6.2	13.0	209.7	12.2	17.8	145.9	18.7	22.4	119.8
<i>D. baeri</i>	0.8	4.2	525.0	1.4	5.6	400.0	1.1	4.1	372.7
<i>H. africanus</i>	27.7	25.4	91.7	43.8	35.1	80.1	18.6	21.1	113.4
<i>M. anomala</i>	18.7	20.1	107.5	13.8	17.5	126.8	10.4	17.8	171.2
petits Eudrilidae	124.2	96.3	77.5	42.6	45.0	105.6	140.3	98.1	69.9
<i>Agastrodrilus sp</i>	0.3	2.3	766.7	0.2	1.6	800.0	0.0	0.0	-
Carbone (%)	-	-	-	0.80	0.22	27.5	0.88	0.22	25.0
Azote (%)	-	-	-	0.07	0.02	28.6	0.08	0.02	25.0
Carbone/Azote	-	-	-	12.4	1.4	11.3	11.73	2.07	17.6

L'évolution de la variabilité n'est pas évidente chez les Eudrilidae. En effet la dispersion d'*H. africanus* s'accroît en 1996 (113.4%) après avoir chuté en 1995 (80.1%) de sa valeur initiale (91.7%). On observe une tendance inverse avec les petits Eudrilidae: un pic de

variabilité en 1995 (105.6%) sépare les faibles variabilités de 1994 (77.5%) et 1996 (69.9%).

La densité moyenne des populations de *M. anomala*, *D. agilis*, *H. africanus* et des petits Eudrilidae est différente d'une année à l'autre (test de Kruskal-Wallis, $p<0.05$).

La variabilité intra-annuelle du carbone organique (27.5% et 25.0%), de l'azote total (28.6 et 25.0%) et du rapport C/N (11.3 et 17.6%) du sol est faible comparée aux vers de terre. Les ressources organiques du sol (C, N, C/N) diffèrent également d'une année à l'autre: un test t montre une différence interannuelle significative au seuil de 5%, pour le carbone ($p=0.0086$), pour l'azote ($p<0.0001$) et pour le rapport C/N ($p=0.0118$).

5.6.3.1.2. Structures spatiales

Dans la description de la structure spatiale du peuplement de vers de terre, nous nous limiterons aux 4 principaux groupes du peuplement: *H. africanus*, *M. anomala*, *D. agilis* et petits Eudrilidae. L'indice ou coefficient d'autocorrélation spatiale *I* de Moran de l'espèce *H. africanus*, de son environnement biotique (autres espèces de vers de terre) et de quelques paramètres chimiques de l'environnement (carbone, azote, rapport C/N) a été calculé sur 12 classes équidistantes dont l'amplitude (5.3 m) est proche des 5 m entre points de prélèvement. Le niveau de signification des corrélogrammes est de $\alpha'=\alpha/12$, $\alpha=0.05$ avec $\alpha'=0.00417$ (seuil à partir duquel on teste la significativité globale du corrélogramme). Les indices *I* de Moran calculés pour *M anomala*, *D. agilis* et les petits Eudrilidae sont en annexes 4a et 4b (p. 202 et 203). Les corrélogrammes respectifs sont également en annexe 5 (p. 204). Le Tableau 19 regroupe les résultats de l'analyse d'autocorrélation spatiale du peuplement de vers de terre, du carbone (C), de l'azote (N) et du rapport C/N du sol de 1994 à 1996.

Tableau 19. Signification globale du corrélogramme des populations de vers de terre et des paramètres du sol au seuil de Bonferroni $\alpha'=0.00417$. S: présence d'autocorrélation spatiale significative, NS: absence d'autocorrélation spatiale significative, NC: autocorrélation non calculée

	1994	1995	1996
<i>D. agilis</i>	NS	S	S
<i>H. africanus</i>	NS	NS	S
<i>M. anomala</i>	S	NS	NS
petits Eudrilidae	S	NS	S
Carbone	NC	S	S
Azote	NC	S	S
Rapport C/N	NC	S	S

L'espèce *D. agilis* présente une autocorrélation spatiale significative pour les années 1995 et 1996. Les petits Eudrilidae présentent un patron de distribution spatiale significatif en 1994 et 1996, les populations d'*H. africanus* présentent une structure spatiale significative qu'en 1996 alors que celles de l'espèce *M. anomala* ne sont spatialement structurées qu'en 1994. La teneur en carbone, azote et le rapport C/N sont structurés dans l'espace en 1995 et 1996. Ces variables n'ont pas été mesurées en 1994. Seules les structures spatiales du ver *H. africanus* et des ressources organiques (C, N, C/N) seront étudiées avec beaucoup plus de détails.

5.6.3.2. Structures spatiales des populations d'*H. africanus*

En raison du faible nombre de paires utilisés pour le calcul du *I* de Moran dans les trois classes de distances 10 (47.7 à 53.0 m), 11 (53.0 à 58.3 m) et 13 (58.3 à 63.6m), les coefficients de Moran correspondants n'entreront pas en compte dans l'interprétation du corrélogramme (Fig. 48A).

A l'exception de l'année 1996, les indices de Moran calculés en 1994 et 1995 pour chaque classe de distance ne sont pas significatives (Tableau 20). En 1996, les cinq premières valeurs du coefficient *I* de Moran sont positives et significatives. De la classe de distance 7 à 11, les valeurs du coefficient de Moran sont négatives et significatives. La forme du corrélogramme peut suggérer l'existence d'un patron d'organisation des populations d'*H. africanus* suivant un gradient (Fig. 48B).

5.6.3.3. Structures spatiales des ressources organiques du sol

5.6.3.3.1. Le carbone

Le carbone organique du sol présente une structure spatiale significative pour les deux années d'échantillonnage (Annexe 6a, p. 205). Dans la première année de prélèvement, la première valeur de l'autocorrélation spatiale (classe de distance 1, c'est à dire les distances de 0 à 5.3 m) est positive et significative (Fig. 49). Ceci signifie que la zone à forte teneur en carbone est supérieure à la distance entre deux points de prélèvement voisins soit 5.3 m. L'autocorrélation décroît, aux classes de distance 2 (5.3 à 10.6 m) et 3 (10.6 à 15.9 m) et finie par être significativement négative aux classes de distance 5 (21.2 à 26.5 m) et 8 (37.1 à 42.4 m). En 1996, la forme du corrélogramme suggère l'existence d'un patron de distribution spatial en tache du carbone du sol. Les trois premières classes de distance affichent des indices d'autocorrélation positifs et significatifs. Un premier pic apparaît à la classe de distance 2. Ici encore, la "taille" de la tache est supérieure à 5.3 m. A partir de la classe de distance 5, l'autocorrélation augmente (mais elle demeure toujours négative) pour atteindre un second pic à la classe 7 (31.8 à 37.1 m) et pour chuter par la suite à la classe 8 au-delà de laquelle elle n'est plus significative.

Tableau 19. Variations temporelles du coefficient d'autocorrélation spatiale I de Moran. Limites inf: Limites inférieures, Limites sup: Limites supérieures. L'amplitude de classes de distances est de 5.3 m, $p(H0)$ indique la probabilité d'obtenir la valeur du coefficient sous l'hypothèse nulle.

Classes de distance	Limites inf (m)	Limites sup (m)	1994		1995		1996	
			I	$p(H0)$	I	$p(H0)$	I	$p(H0)$
1	0.0	5.3	0.062	0.164	-0.099	0.11	0.305	0.000*
2	5.3	10.6	-0.015	0.464	0.037	0.185	0.234	0.000*
3	10.6	15.9	0.007	0.295	-0.027	0.292	0.182	0.000*
4	15.9	21.2	0.007	0.314	-0.045	0.160	0.077	0.008
5	21.2	26.5	0.008	0.311	0.010	0.285	0.059	0.030
6	26.5	31.8	-0.023	0.357	0.018	0.204	-0.033	0.256
7	31.8	37.1	0.026	0.166	0.039	0.086	-0.175	0.000*
8	37.1	42.4	-0.044	0.223	-0.011	0.496	-0.325	0.000*
9	42.4	47.7	-0.075	0.089	-0.092	0.041	-0.325	0.000*
10	47.7	53.0	-0.200	0.029	0.004	0.445	-0.302	0.002*
11	53.0	58.3	-0.062	0.338	0.026	0.384	-0.345	0.004*
12	58.3	63.6	-0.234	0.235	-0.074	0.417	0.139	0.317

*Probabilités significatives au niveau de probabilité de Bonferroni $\alpha'=0.05/12=0.00417$

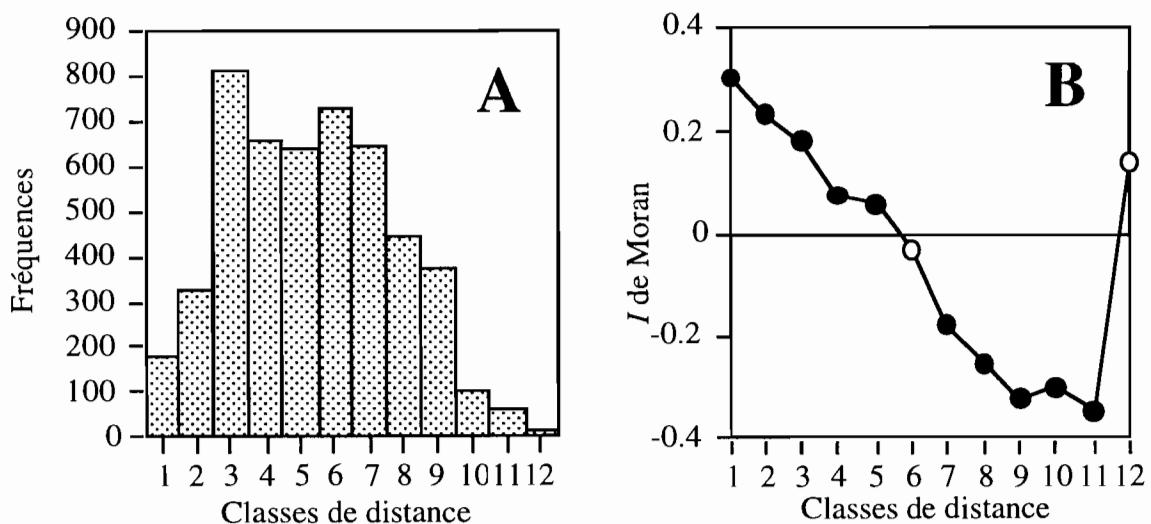


Figure 48. A. Nombre de paire de points entrant dans l'estimation du coefficient de Moran pour chaque classe de distance. B. Corrélogramme de la densité des populations d'*H. africanus* pour l'année 1996. Cercles noirs: valeur individuelle de l'indice significative au risque de 5%; cercles blancs: valeur non significative. Le seuil de signification globale du corrélogramme est à $\alpha'=0.05/12=0.00417$.

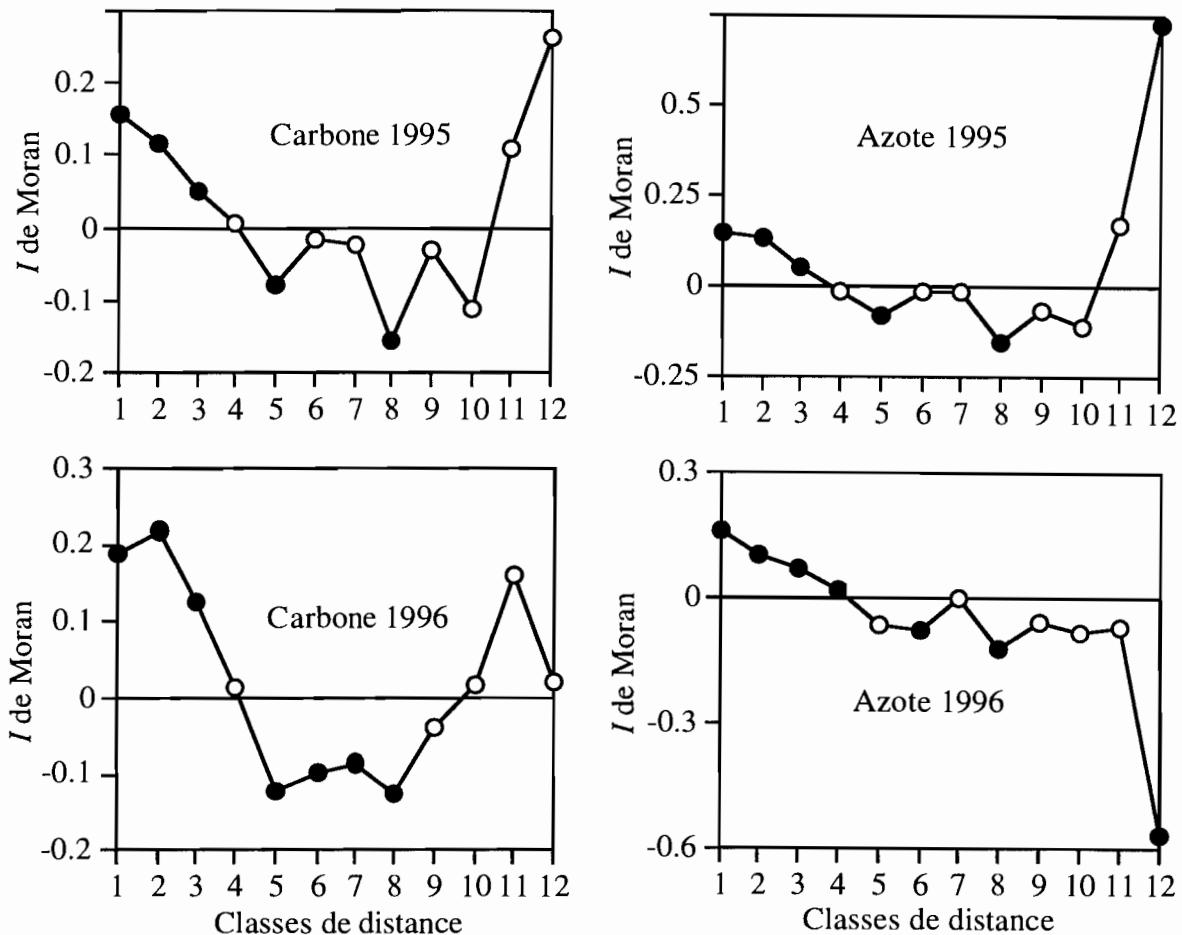


Figure 49. Corrélogrammes du carbone et de l'azote du sol en 95 et 96. Cercles noirs: valeurs individuelles de l'indice significative au seuil de 5%; cercles blancs: valeurs non significatives. Le seuil de signification globale du corrélogramme est à $\alpha'=0.05/12=0.00417$.

5.6.3.3.2. L'azote

L'azote total du sol est spatialement structuré en 1995 et 1996 (Annexe 6b, p. 205). Le patron de distribution spatiale de l'azote est le même sur les deux années (Fig. 49). En 1995 comme en 1996, la taille de la zone à forte concentration en azote est supérieure à 5.3 m, la distance entre deux points voisins.

5.6.3.3.3. Le rapport Carbone/Azote (C/N)

Le rapport C/N, indicateur de la vitesse de décomposition de la matière organique du sol et donc de sa qualité présente une structure spatiale significative en 1995 et 1996 (Annexe 6c, p. 206). Le corrélogramme calculé pour l'année 1995 présente des valeurs positives de coefficient de Moran à faibles distances (classes 1, 2, 3 et 4) et des valeurs négatives à distances élevées (classes 8, 9, 10 et 11) (Fig. 50). Seules les valeurs du coefficient I aux classes de distances 5, 6 et 7 ne sont pas significatives.

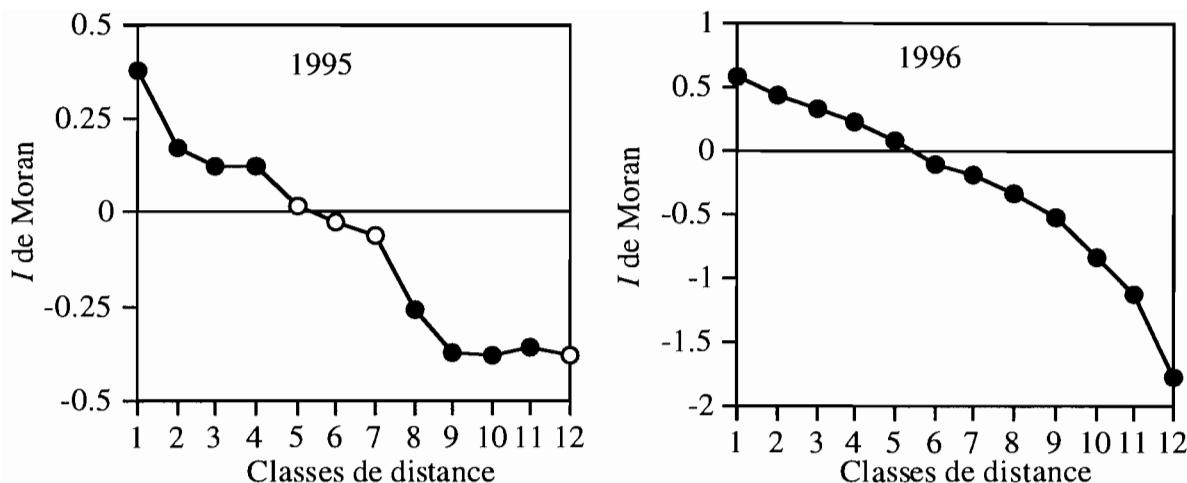


Figure 50. Corrélogrammes du rapport C/N en 1995 et 1996. Cercles noirs: valeur individuelle de l'indice significative au risque de 5%; Cercle blancs: valeur non significative. Le seuil de signification globale du corrélogramme est à $\alpha'=0.05/12=0.00417$ (correction de Bonferroni).

En 1996, les valeurs du coefficient de Moran aux différentes classes de distance sont toutes significatives au seuil de 5% (Fig. 50). Elles sont positives à faibles distances et négatives à distance élevées.

5.6.3.4. Cartes de distribution spatiale des populations d'*H. africanus*, du carbone de l'azote et du rapport C/N du sol

Conformément aux descriptions des corrélogrammes, la carte de distribution spatiale du ver de terre *H. africanus* montre l'existence d'un gradient (Fig. 51). Les plus fortes densités sont concentrées dans le sud-est de la parcelle d'étude. Le gradient est oblique et s'oriente dans le sens de la diagonale de la parcelle.

Le carbone organique du sol affiche les plus fortes concentrations dans la moitié droite de la parcelle. La zone à forte concentration de carbone de l'année 1996 est plus grande et bien délimitée (Fig. 51). La distribution spatiale de l'azote total suit celle du carbone organique du sol. Les orientations du gradient de la qualité de la matière organique du sol (C/N) sont diamétralement opposées en 1995 et 1996. En 1995 la qualité de la matière organique du sol est orientée selon un gradient croissant du bas vers le haut, contrairement à l'année 1996.

Les cartes de distribution des autres populations de vers de terre sont présentées en annexe 7 (p. 207).

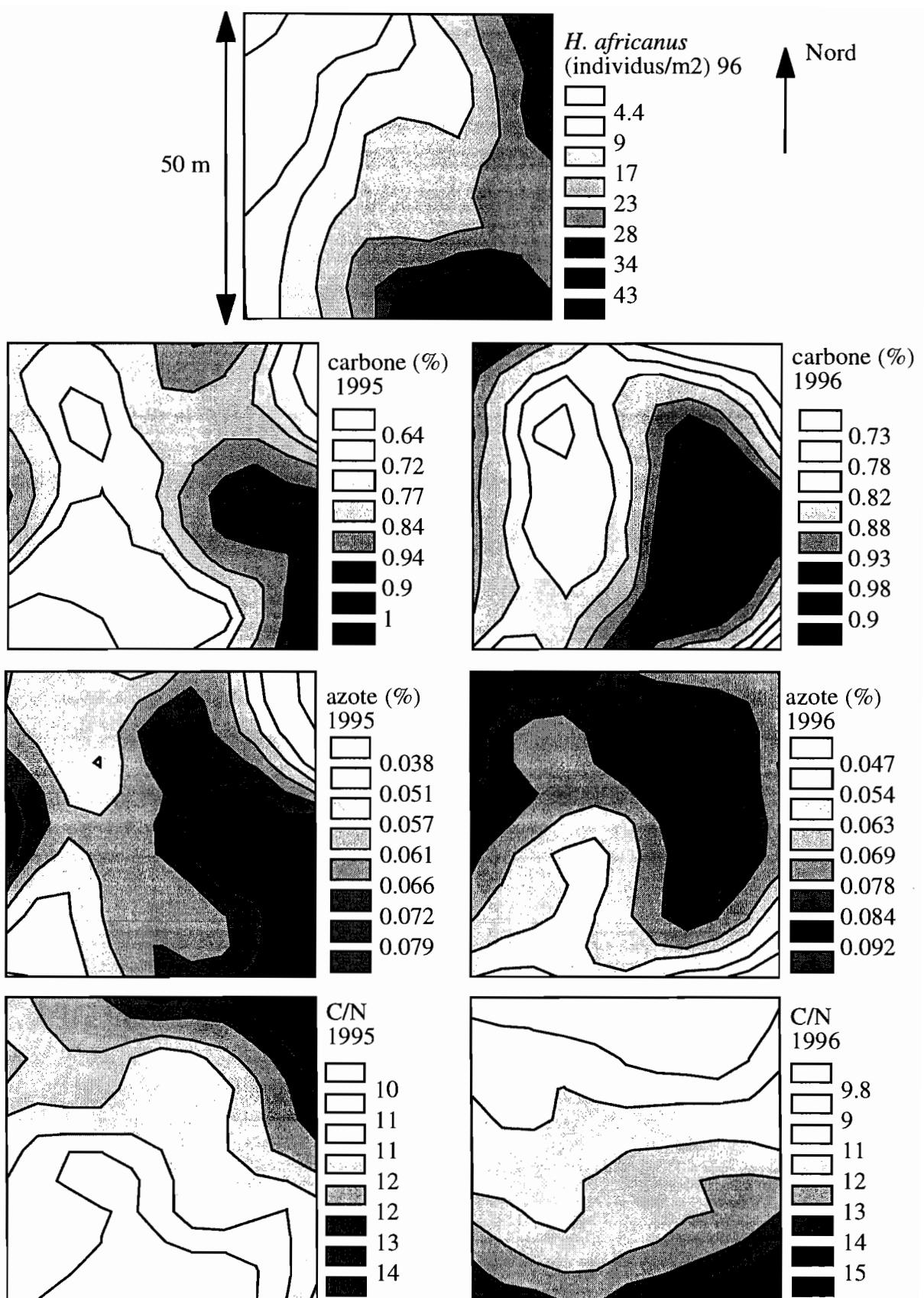


Figure 51. Distribution spatiale des populations d'*H. africanus* (individus m⁻²), de la teneur en carbone organique, en azote total et du rapport C/N du sol

En 1995, les zones de forte densité de *D. agilis* alternent avec les zones à faible effectif, en particulier à la périphérie de la parcelle (Annexe 7, p. 207). En 1996, les individus s'organisent suivant un gradient décroissant du haut vers le bas de la parcelle (Annexe 7, p. 208). Les petits Eudrilidae apparaissent distribués en "taches" contigües qui semblent diamétralement opposées en 1994 et 1996 (Annexe 7, p. 208).

La "tache" formée par les populations de *M. anomala* en 1994 semble principalement être localisée dans la diagonale de la parcelle (Annexe 7, p. 208).

On peut ainsi parler de mobilité inter-annuelle de "tache" formé les populations de vers de terre.

5.6.3.5. Relation entre populations de vers de terre et paramètres du milieu

L'objectif poursuivi est de mettre en évidence les relations simples entre variables biotiques (vers de terre) et/ou ressources organiques (C, N et C/N) sans tenir compte de l'autocorrélation spatiale. Nous avons à cet effet utilisé une matrice de corrélation pour cinq variables (espèces de ver) en 1994 et 7 variables (espèces de ver, C et C/N) en 1995 et 1996. Le seuil de signification du coefficient de corrélation (*r* de Pearson) a été modifiée par la correction de Bonferroni de plusieurs tests simultanés ($\alpha'=0.05/5=0.01$ pour 1994, $\alpha'=0.05/7=0.00714$ en 1995 et 1996) (Legendre & Trousselier 1988).

L'année 1994 se caractérise par une corrélation positive entre petits Eudrilidae et *M. anomala* ($r=0.3$, $p=0.003$) et une corrélation négative entre petits Eudrilidae et *D. baeri* ($r=-0.3$, $p=0.0005$). En 1995, la corrélation entre petits Eudrilidae et *M. anomala* persiste ($r=0.3$, $p=0.0026$) et une autre corrélation apparaît entre *M. anomala* et *D. agilis* ($r=0.32$, $p=0.0014$). En 1996, seule l'interaction vers de terre - facteur du milieu (C/N) est mise en évidence: corrélation positive entre C/N et *H. africanus* ($r=0.30$, $p=0.0023$), négative avec *D. agilis* ($r=-0.28$, $p=0.0042$) et les petits Eudrilidae ($r= -0.33$, $p=0.0007$).

Nous avons par ailleurs observé que plusieurs variables étaient caractérisées par des distributions spatiales significatives. Dans ce cas, Legendre & Trousselier (1988) soulignent qu'il devient impossible de tester les coefficients de corrélation, le degré de liberté étant impossible à estimer. Rossi (1996), et Rossi & Quenehervé (1998) montrent que cette situation est fréquente dans le domaine de l'écologie des sols et utilisent les test de Mantel simple et multivariés afin d'explorer les relations entre variables autocorrelées. En outre cette approche peut être combinée à la technique de l'analyse des coefficients de direction et permet dans ce cas le test de modèles d'interactions multiples en présence de variables autucorrelées (Rossi 1998).

5.6.3.6. Interaction entre variables autocorrélées (*H. africanus* et paramètres du milieu)

L'examen des cartes (Fig. 51, p. 150 et annexe 7, p. 207) a montré que l'effectif des espèce *H. africanus* et *D. agilis* est distribué dans l'espace selon un gradient en 1996. Le rapport Carbone/azote du sol est également distribué suivant un gradient globalement très similaire. Le test de Mantel simple confirme cette organisation en gradient pour les espèces *H. africanus* ($r=0.17$, $p=0.001$), *D. agilis* ($r=0.063$ $p=0.006$) et pour C/N ($r=0.41$, $p=0.001$). Nous avons appliqué le test de Mantel afin de tester la présence d'une relation entre l'espèce *H. africanus* et le rapport C/N. Le test a été réalisé avec trois matrices de distance construites de la manière suivante: une matrice de distance "Espace" formée par les distances géographiques entre points de prélèvement; une matrice de distance "*H. africanus*" formée par les valeurs absolues des différences de densités de *H. africanus* entre points; une matrice de distance "C/N" également formée par les valeurs absolues des différences de valeurs de C/N entre les paires de points de l'année 1996.

Le test de Mantel simple indique la présence d'un gradient spatial dans la distribution des individus de l'espèce *H. africanus* et de la qualité de la matière organique du sol (*H. africanus*•Espace et C/N•Espace sont significatifs (Tableau 21).

Tableau 21. Test de Mantel simple (au-dessus de la diagonale), test de Mantel partiel (en dessous de la diagonale) et probabilités associées. La matrice de distance utilisée comme une constante dans chaque cas est suivie d'un point.

	<i>H. africanus</i>	C/N	Espace
<i>H. africanus</i>	-	0.06 p = 0.011*	0.17 p = 0.001*
C/N	•Espace = -0.013 p = 0.25 NS	-	0.41 p = 0.001*
Espace	•C/N = 0.16 p = 0.000†	• <i>H. africanus</i> = 0.41 p = 0.000†	-

* Test de Mantel simple significatif au seuil de probabilité corrigé de Bonferroni ($\alpha'=0.05/3=0.017$) pour trois tests simultanés. † Test de Mantel partiel significatif au seuil de probabilité corrigé de Bonferroni $\alpha'=0.05/3=0.017$. NS: non significatif.

Ces résultats confirment ceux suggérés par la forme des corrélogrammes (Fig. 48b, p. 147 et 50, p. 149). La co-structure existant entre les populations d'*H. africanus* et la qualité de la matière organique du sol (*H. africanus*•C/N) est également significative (Tableau 21, au dessus de la diagonale).

Le test de Mantel partiel permet de vérifier la relation *H. africanus* - qualité de la matière organique du sol en supprimant "l'effet" de l'espace [(*H. africanus*•C/N)•Espace; Tableau, en dessous de la diagonale]. Le test de Mantel partiel (*H. africanus*•C/N)•Espace n'est pas significatif ($r = -0.013$, $p = 0.25$). Cela montre que la co-structure observée entre *H. africanus* et le rapport C/N du sol est artificielle.

En suivant le même raisonnement, on découvre également que la co-structure observée entre *D. agilis* et C/N est artificielle (test de Mantel partiel pas significatif car $r=0.015$ et $p=0.22$)

5.6.4. Discussion et conclusions

Les vers de terre *M. anomala*, *H. africanus*, *D. agilis* et les petits Eudrilidae représentent les principales espèces du peuplement sur l'ensemble des trois années de prélèvement. La variabilité interannuelle de l'abondance de leur peuplement est (comme nous l'avons montré au chapitre précédent) liée au régime pluviométrique.

Bien que la variation interannuelle des teneurs en C et N et du rapport C/N soit significative, nous ne pouvons faire de conclusions sur les deux ans d'observation. Il faudrait au moins trois observations, surtout en ce qui concerne le rapport C/N pour savoir si l'inversion du gradient est une erreur d'étiquetage des échantillons de sol. La structure en gradient du rapport C/N se conserve cependant sur les deux ans. Le patron de distribution spatiale en "tache" du carbone organique est également signalé en savane herbeuse (Rossi 1998).

Les vers de terre montrent une assez forte variabilité temporelle de leur patron de distribution spatiale. D'une année à l'autre, les cartes de distributions diffèrent. A l'exception des petits Eudrilidae dont la structure en "tache" se conserve dans l'ensemble, on observe une forte variabilité de la structure inter-date pour les autres espèces. Malgré la variabilité des structures spatiales, les petits Eudrilidae et l'espèce *M. anomala* de la savane protégée du feu s'organisent en "tache" comme en savane herbeuse (Rossi 1998). L'espèce *D. agilis* alterne distribution en "tache" (1995) et en gradient (1996). La variabilité des structures spatiales traduit une tendance à la mobilité des "taches".

En ce qui concerne l'espèce *H. africanus*, la variabilité est plus marquée. Le patron de distribution spatiale est de type gradient en 1996. Les zones de fortes concentrations d'individus coïncident avec les "taches" de carbone organique du sol. Cette observation semble réaliste car comme nous l'avions souligné dans le chapitre précédent, *H. africanus* consomme préférentiellement du sol riche en matière organique. C'est donc la distribution de "l'enrichissement" en litière en surface qui compte. Les effectifs d'*H. africanus* et *D. agilis* présentent une corrélation significative avec le rapport C/N en 1996. Cette corrélation linéaire significative est confirmée par le test de Mantel simple. Aussi, on est tenté de conclure à une co-structure entre l'abondance des deux espèces et la qualité de la matière organique du sol. Toutefois, le test de Mantel partiel montre que lorsqu'on supprime l'effet de l'espace, il n'y a pas de relation vraie entre la distribution spatiale de ces vers et celle du rapport C/N.

Pour déterminer les facteurs sous-jacents à la distribution spatiale des individus de l'espèce *H. africanus* par exemple, nous allons procéder à une modélisation de "type causale" (Legendre & Trousselier 1988). Elle consiste à établir des relations de cause à effets entre trois matrices de distances: "*H. africanus*", "C/N" et "ESPACE". Nous nous proposons de valider les cinq modèles ci-dessous (Fig. 52).

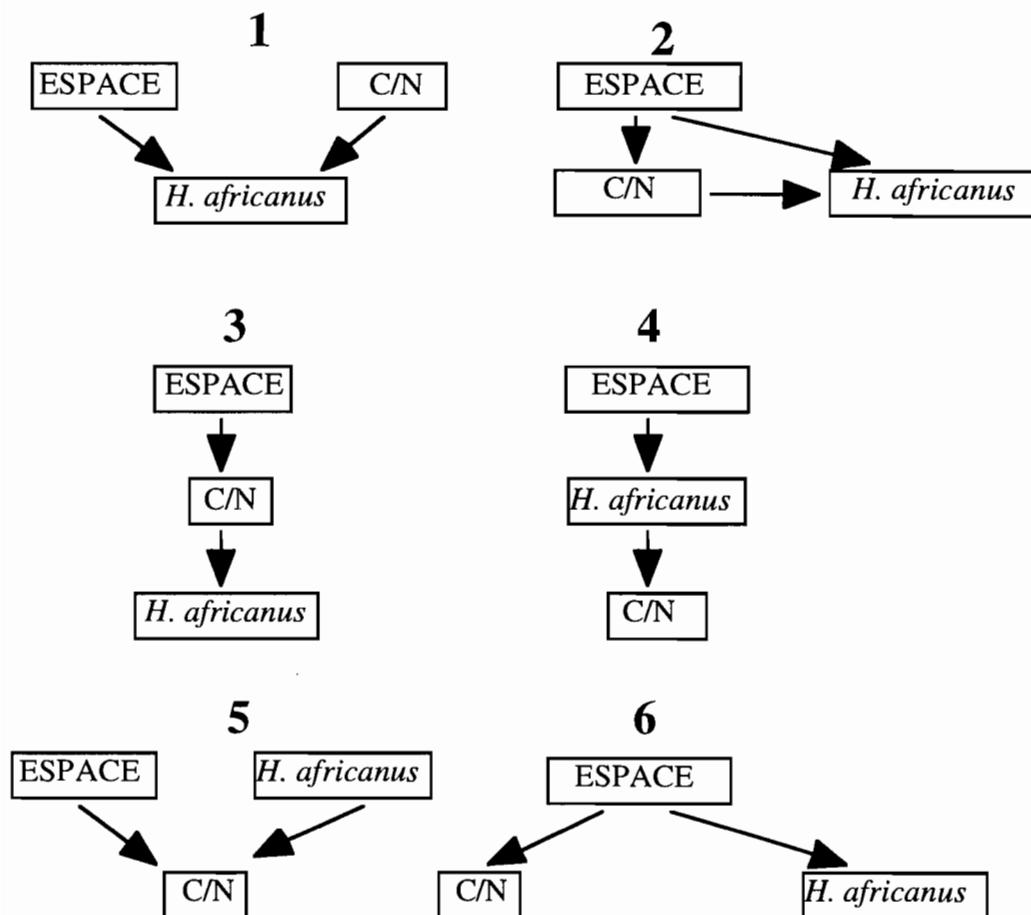


Figure 52. Cinq modèles de relation entre les variables *H. africanus*, C/N et ESPACE (voir le texte pour détails). Les modèles 1, 2, 3, 4 et 5 ne sont pas validés.

Le premier modèle déclare que la distribution spatiale du ver *H. africanus* est sous l'influence de deux sources indépendantes: la structure spatiale du rapport C/N et un ensemble de facteurs inconnus regroupés sous le terme ESPACE. Ce modèle n'est pas validé car le test de Mantel simple ESPACE•C/N est significativement différent de zéro (Tableau 21, p. 152).

Le second modèle postule que la distribution spatiale du ver *H. africanus* résulte à la fois de la répartition spatiale du C/N et du facteur ESPACE qui est à son tour est responsable de la structure spatiale du C/N. Si le modèle était validé, les tests de Mantel simple et partiel auraient été significatifs. Cette condition n'est pas remplie.

Le troisième modèle stipule que la distribution spatiale des "*H. africanus*" est liée à celle du "C/N". Dans ce cas, le test de Mantel partiel (ESPACE•*H. africanus*)•C/N serait égal à zéro. Cette condition n'est pas validé car le test de Mantel est significativement différent de zéro.

Le quatrième modèle déclare que la distribution spatiale de C/N est sous la dépendance de celle des *H. africanus*. Ce modèle n'est pas validé car le test de Mantel partiel (ESPACE•C/N)•*H. africanus* est significativement différent de zéro.

Le cinquième modèle déclare que la distribution spatiale du rapport C/N est sous l'influence de deux sources indépendantes: la structure spatiale du ver *H. africanus* et celle d'un ensemble de facteurs inconnus regroupés sous le terme ESPACE. Ce modèle n'est pas validé car le test de Mantel simple ESPACE•*H. africanus* est significativement différent de zéro (Tableau 21, p. 152).

Le sixième modèle déclare que les patrons de distributions spatiales des populations d'*H. africanus* et du rapport C/N sont indépendamment influencés par un ensemble de facteurs inconnus appelés ESPACE. Pour que ce modèle soit validé, il faut que les prédictions suivantes soient confirmées:

- le test de Mantel simple entre les matrices "ESPACE" et "C/N" est significatif: vrai car ESPACE•C/N=0.41, p=0.001;
- le test de Mantel simple entre les matrices "ESPACE" et "*H. africanus*" est significatif: vrai car ESPACE•*H. africanus*=0.17, p=0.001;
- le test de Mantel partiel entre le matrices "ESPACE" et "C/N" quand "*H. africanus*" est maintenue constante est significatif: vrai car (ESPACE•C/N)•*H. africanus*=0.41 p=0.000;
- le test de Mantel partiel entre les matrices "ESPACE" et "*H. africanus*" quand "C/N" est maintenue constante est significatif: vrai car (ESPACE•*H. africanus*)•C/N=0.16 p=0.000;
- le test de Mantel partiel entre les matrices "*H. africanus*" et "C/N" quand "ESPACE" est maintenue constante n'est pas significatif: vrai car (*H. africanus*•C/N)•ESPACE=-0.0013, p=0.25;
- le test de Mantel partiel entre les matrices "ESPACE" et "*H. africanus*" quand "C/N" est maintenue constante est inférieur ou égal au test de Mantel simple entre "ESPACE" et "*H. africanus*": vrai car (ESPACE•*H. africanus*)•C/N=0.16 < ESPACE•*H. africanus*=0.17;
- le test de Mantel partiel entre "ESPACE" et "C/N" quand "*H. africanus*" est maintenue constante est inférieur ou égale au test de Mantel simple entre "ESPACE" et "C/N": vrai car (ESPACE•C/N)•*H. africanus*=ESPACE•C/N=0.41;
- le produit entre les tests de Mantel simples ESPACE•C/N et ESPACE•*H. africanus* est approximativement égal au test de Mantel simple entre "C/N" et "*H. africanus*": oui car (ESPACE•C/N) x (ESPACE•*H. africanus*)= 0.41x0.17=0.069≈0.06;

Les huit prévisions étant validées, on peut conclure à l'absence de relation vraie entre le patron de distribution spatiale des populations d'*H. africanus* et celui du rapport C/N à l'échelle de la parcelle étudiée. La co-structure observée entre le rapport C/N et l'abondance des populations n'est en réalité due qu'à l'existence d'une structure spatiale commune qui

gouverne indépendamment les patrons d'organisation spatiale des deux variables. Au delà de la qualité de la matière organique, la structure spatiale en gradient des individus en 1996 semble être liée (du moins en partie) aux caractéristiques biologiques de l'espèce. Le ruissellement de l'eau de pluie peut favoriser l'entraînement des individus qui se déplacent de préférence sous la pluie. Le test de Mantel simple confirme l'absence de relation entre la structure spatiale du carbone organique et celle du ver, observation faite également par Rossi et al (1997) dans les pâturages de la Martinique avec l'espèce endogé *Polypheretima elongata*.

D'une manière générale la forte variabilité de la structure spatiale du ver de terre *H. africanus* est probablement liée à sa capacité de mobilité en période humide. Les individus sont plutôt rarement structurés dans l'espace. En présence d'autocorrélation, la distribution des populations dans l'espace se fait suivant un gradient. Il semble que la distribution en gradient est caractéristique des espèces de surface à cause de leur mobilité.

Il est de toute évidence difficile de faire une analyse de la variabilité interannuelle de la structure spatiale des populations sans passer par une approche plus globale. L'étude de la variation spatio-temporelle du ver de terre *H. africanus* ne saurait se faire de manière isolée, sans tenir compte des autres populations coexistant dans l'écosystème. Dans la perspective d'une étude plus globale intégrant toutes les populations, la variabilité interannuelle de la distribution spatiale des populations de vers de terre doit s'interpréter à travers une approche synthétique sur les 3 années d'étude. L'objectif doit être la recherche des structures spatiales du peuplement communes à l'ensemble des trois années d'étude.

5.6.5. Structure spatio-temporelle du peuplement de vers de terre

5.6.5.1. Introduction

Le suivi interannuel des populations naturelles du ver de terre *H. africanus* à la même période (saison humide) sur une grille de 100 stations d'échantillonnage nous a permis d'obtenir une collection de données variables-sites-dates pour le peuplement global de vers de terre. On cherche à mettre en évidence une éventuelle structure commune aux trois années d'échantillonnage (1994, 1995, 1996). L'hypothèse de l'existence d'une structure commune aux différentes dates conduit à se demander si cette structure est stable dans le temps. Le patron d'organisation des différentes espèces commun aux différentes dates devrait nous permettre de mieux comprendre la dynamique des relations entre espèces de vers de terre.

L'analyse Triadique Partielle (ATP) est une méthode d'analyse multivariée qui permet d'effectuer une synthèse inter-dates (Thioulouse & Chessel 1987; Kroonenberg 1989) par extraction de l'information relative à la composition et à l'organisation spatiale de l'assemblage d'espèces de vers de terre communes aux trois années. Cette analyse a été introduite en écologie des sols par Rossi (1998) dans le cadre de l'analyse spatio-temporelle

du patron d'organisation du peuplement de vers de terre dans une savane herbeuse de Lamto.

5.6.5.2. L'Analyse Triadique Partielle (ATP)

L'ATP permet d'aborder les problèmes que pose l'analyse statistique des tableaux de relevés de milieux multivariés et répétés au cours du temps (Thioulouse & Chessel 1987). A chaque date on mesure p variables sur s stations. L'ATP offre à l'utilisateur la possibilité de considérer les données sous deux aspects différents:

- une suite chronologique de tableaux [stations x variables] (un tableau par an);
- une série de tableaux [stations x variables] dont un par station.

Nous avons opté pour la première analyse car elle privilégie l'étude de la structure du peuplement de vers de terre et de l'évolution chronologique du patron de distribution spatiale des populations. Dans une perspective d'étude fonctionnelle, on évalue à l'aide de l'ATP, l'interaction date-peuplement de vers de terre et la dynamique de la structure spatiale du peuplement. On s'intéresse ainsi à la stabilité des structures spatiales communes aux trois dates d'échantillonnage.

Le jeu de données de départ est une succession chronologique de 3 tableaux (stations x variables) correspondant aux trois dates de prélèvement (94, 95, 96). Ces tableaux ont en commun 5 colonnes (variables=espèces de vers de terre) et 100 lignes (stations=points de prélèvements).

L'ATP est une suite de trois étapes complémentaires: l'interstructure, le compromis et l'intrastructure.

L'interstructure fait le bilan des ressemblances (typologies) inter-dates entre tableaux pour chaque espèce de vers de terre. Dans la pratique, les données d'origine sont centrées et réduites (normalisées) par variables à chaque date. La normalisation consiste à soustraire la moyenne de chaque variable à une date et à diviser le résultat par l'écart-type. Les données normalisées sont ensuite réorganisées de façon à obtenir les dates d'échantillonnage en colonnes et les variables en ligne. On obtient un tableau Y à s xp lignes et t colonnes dans lequel on écrit les tableaux de chaque date sur une seule colonne ligne par ligne (voir annexe 8, p. 208). La synthèse interannuelle du peuplement de vers de terre est faite à l'aide d'une ACP ordinaire du tableau Y; on cartographie les distributions spatiales des populations par la représentation des coordonnées des stations pour chaque espèce de vers de terre sur les principaux axes de l'ACP.

La deuxième étape de l'ATP consiste à chercher *le compromis*. Il s'agit de faire pour chaque date, un résumé le plus proche possible de distribution spatiale du peuplement (Thioulouse & Chessel 1987). En définitive, le compromis donne l'information commune aux différentes dates. Dans la pratique, on construit le tableau de compromis à l'aide des

coordonnées factorielles des lignes des facteurs principaux du tableau Y. On obtient ainsi un nouveau tableau Z fictif ($s \times p$) à 300 lignes et 5 variables (annexe 8, p. 208). Le tableau du compromis donne lieu à une synthèse multivariée à l'aide d'une ACP ordinaire. On cartographie ensuite les coordonnées factorielles des stations d'échantillonnage pour apprécier le patron de distribution spatiale des populations commun aux trois années.

L'interstructure représente la dernière étape de l'ATP. Elle permet de suivre l'évolution de la structure du peuplement de vers de terre et celle de son patron de distribution spatiale au cours du temps. Le principe se résume à une projection en éléments supplémentaires des variables et des stations des tableaux d'origine dans l'ACP des compromis. La cartographie des stations de prélèvement et la structure du peuplement de vers de terre sont représentées de manière simultanée (Glacon 1981; cité par Thioulouse & Chessel 1987).

L'ensemble des calculs a été réalisé à l'aide du logiciel ADE-4. Les modules "STATIS" et "Table averaging" sont limités à l'analyse du premier compromis. Les tableaux Y, Z et Z', le second compromis ont été construits à l'aide des divers outils de manipulation de fichiers proposés par ADE-4. Les calculs ont été faits à l'aide du module PCA.

5.6.5.3. Résultats

5.6.5.3.1. L'interstructure

5.6.5.3.1.1. Le premier facteur de l'interstructure

Le tableau Y de l'interstructure comporte 500 lignes (100 stations et 5 variables) pour 3 colonnes (3 dates). L'ACP ordinaire de ce tableau préalablement normalisé par dates et par variables conduit à 3 valeurs propres. La décroissance des valeurs propres est peu marquée (Fig. 53B); nous choisissons donc d'interpréter les deux premiers axes de l'interstructure.

L'axe 1 (35.1% de variance) met en évidence un effet "taille" inter-tableau, les coordonnées des trois années étant toutes de même signe "négatif". Les trois années ayant le même signe, on peut dire qu'elles sont similaires, c'est à dire que le peuplement de vers de terre présente une structure commune aux trois années (Fig. 53A).

L'axe 2 (34.1%) révèle une opposition entre 1995 et 1996. Cela traduit l'existence de différences marquées au niveau de la distribution spatiale des vers de terre entre ces deux années. Cette structure n'est pas exprimée en 1994 comme l'indique la faible coordonnée de cette année sur l'axe 2 (Fig 53A).

Le patron de distribution spatiale des différentes populations de ver de terre est résumé par la figure C. La structure spatiale de *D. agilis* (2) est moins marquée; elle est quasi absente chez *D. baeri* (3).

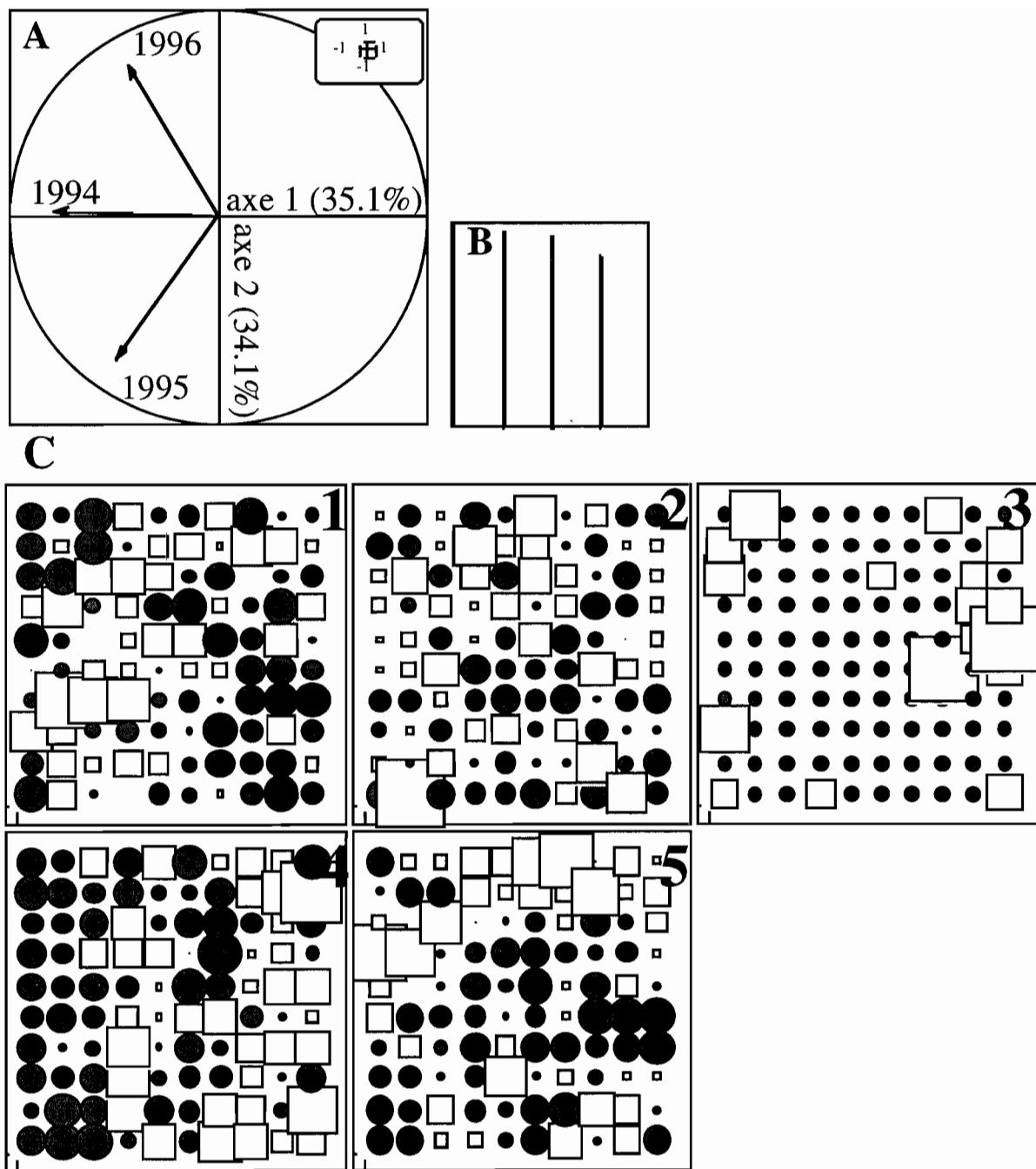


Figure 53. Analyse de l'interstructure. A: Cercle des corrélations des 3 dates sur les facteurs 1 et 2 de l'interstructure. B: Diagramme des valeurs propres. C: Cartographie des coordonnées des 100 stations sur l'axe 1 de l'ACP de l'interstructure: 1 = *M. anomala*; 2 = *D. agilis*; 3 = *D. baeri*; 4 = *H. africanus* et 5= petits Eudrilidae. Les cercles correspondent aux valeurs positives et les carrés, aux valeurs négatives; la surface des symboles est proportionnelle à la valeur absolue à chaque point d'échantillonnage.

Les cercles représentent l'effectif des individus en 1996 et les carrés, l'effectif en 1995. L'année 1994 a une coordonnée légèrement positive mais de valeur absolue très faible; on peut ainsi la considérer comme négligeable.

Les structures des petits Eudrilidae (5), des espèces *M. anomala* (1) et *H. africanus* (4) sont plus ou moins nettes.

L'espèce *M. anomala* affiche des coordonnées positives de part et d'autre de la diagonale de la parcelle. Pour l'espèce *H. africanus*, le patron spatial est un gradient orienté dans le sens nord-ouest (valeurs positives) sud-est (valeurs négatives). La structure des petits Eudrilidae est plus complexe; on observe néanmoins une concentration de valeurs négatives dans le 1/3 supérieur de la parcelle.

5.6.5.3.1.2. Le deuxième facteur de l'interstructure

Le facteur 2 de l'interstructure oppose 1995 (corrélation négative avec l'axe 2) à 1996 (corrélation positive avec l'axe 2). Les structures spatiales des populations de ver de terre, communes à ces deux années sont beaucoup plus nettes (Fig. 54).

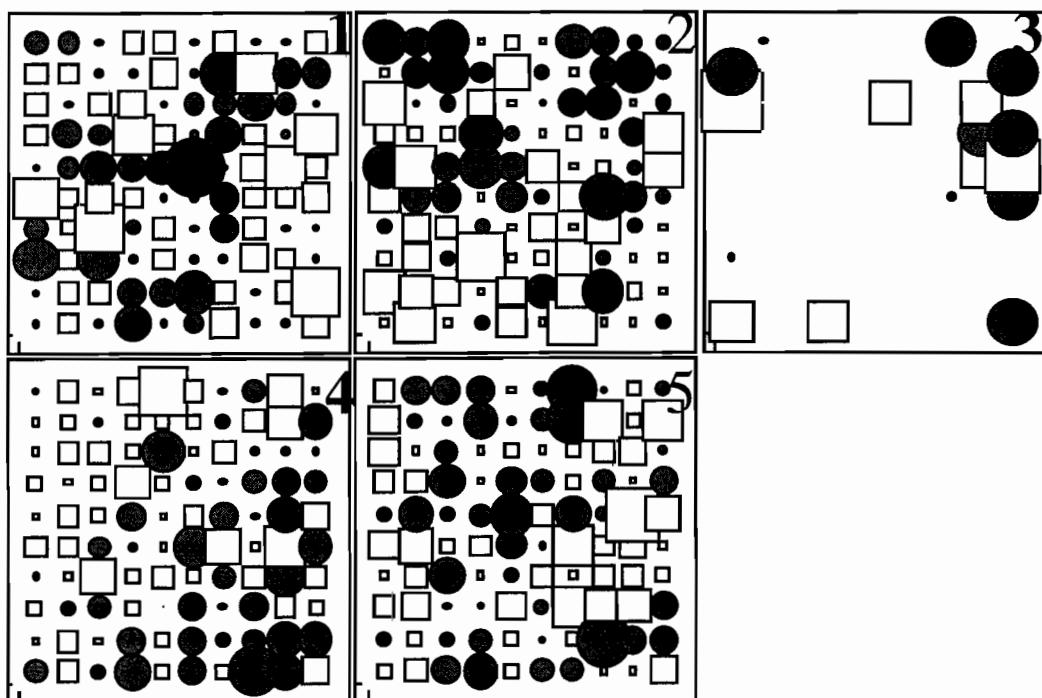


Figure 54. Cartographie des coordonnées des 100 stations sur l'axe 2 de l'ACP de l'interstructure: 1 = *M. anomala*; 2 = *D. agilis*; 3 = *D. baeri*; 4 = *H. africanus* et 5= petits Eudrilidae. Les cercles correspondent aux valeurs positives et les carrés, aux valeurs négatives; la surface des symboles est proportionnelle à la valeur absolue à chaque point d'échantillonnage.

La structure en gradient des individus de l'espèce *H. africanus* (4) est quasi contraire à celle du premier facteur. Les zones à valeurs négatives sur le facteur 1 correspondent aux valeurs positives forte en 1996.

L'espèce *M. anomala* (1) présente une concentration de valeurs positives dans la partie diagonale de la parcelle, patron spatial contraire à celui exprimé par le facteur 1.

L'espèce *D. agilis* (2) affiche une mosaïque de valeurs positives concentrées dans la partie supérieure de la parcelle.

L'organisation spatiale des petits Eudrilidae (5), se traduit par une alternance de valeurs positives et de valeurs négatives.

5.6.5.3.1.3. Conclusions

Les facteurs 1 et 2 de l'interstructure de l'ATP interviennent de manière quasi égale (respectivement 35.1 et 34.1% de l'inertie totale) dans l'explication de l'organisation spatiale interannuelle des populations de vers de terre.

Le facteur 1 décrit une structure commune aux trois années pour chaque population de ver de terre. *H. africanus*, *M. anomala* et les petits Eudrilidae sont caractérisés par des structures spatiales plus nettes; mais différentes les unes des autres. La structure commune du peuplement de ver de terre exprimée en 1994 semble être la plus importante. *Le facteur 1 est une synthèse des années, la structure qu'il représente est un peu plus marquée en 1994. Le second facteur illustre les différences existant entre les années 95 et 96 car elles sont opposées entre elles.* Il existe une variabilité interspécifique de la structure commune aux différentes dates d'échantillonnage.

5.6.5.3.2. Analyse des compromis

5.6.5.3.2.1. Le premier compromis

Les valeurs propres de l'ACP (Fig. 55B) du premier tableau compromis indiquent que 51.3% de l'information portée par le facteur 1 de l'interstructure est traduite par les deux premiers axes de l'ACP du compromis (axe 1: 26.5%; axe 2: 24.8%). L'axe 1 du premier compromis (Fig. 55A) traduit une opposition marquée entre le groupe formé par *H. africanus* et celui formé par *M. anomala* et les petits Eudrilidae.

La figure 55C.1 montre une représentation plane des coordonnées factorielles des stations d'échantillonnage sur le premier axe de l'ACP. On retrouve une représentation assez proche de celle observée pour les populations d'*H. africanus* dans le deuxième facteur de l'interstructure. Les carrés indiquent donc les points de prélèvement où l'effectif des individus est élevée. Ces points représentent les zones de la parcelle où sur les 3 ans de l'étude, la population de l'espèce *H. africanus* dominent le peuplement de ver de terre. Les cercles indiquent les zones à forte concentration de *M. anomala* et de petits Eudrilidae.

L'axe 2 du cercle premier compromis sépare le peuplement de ver de terre en deux groupes distincts (Fig. 55A): le groupe *H. africanus/M. anomala*/petits Eudrilidae s'oppose au groupe *D. baeri/D. agilis*. En fait l'espèce *H. africanus* ayant la plus forte corrélation avec l'axe 2, l'opposition entre groupes de ver de terre se résume à "espèces endogées" contre "espèces épigées".

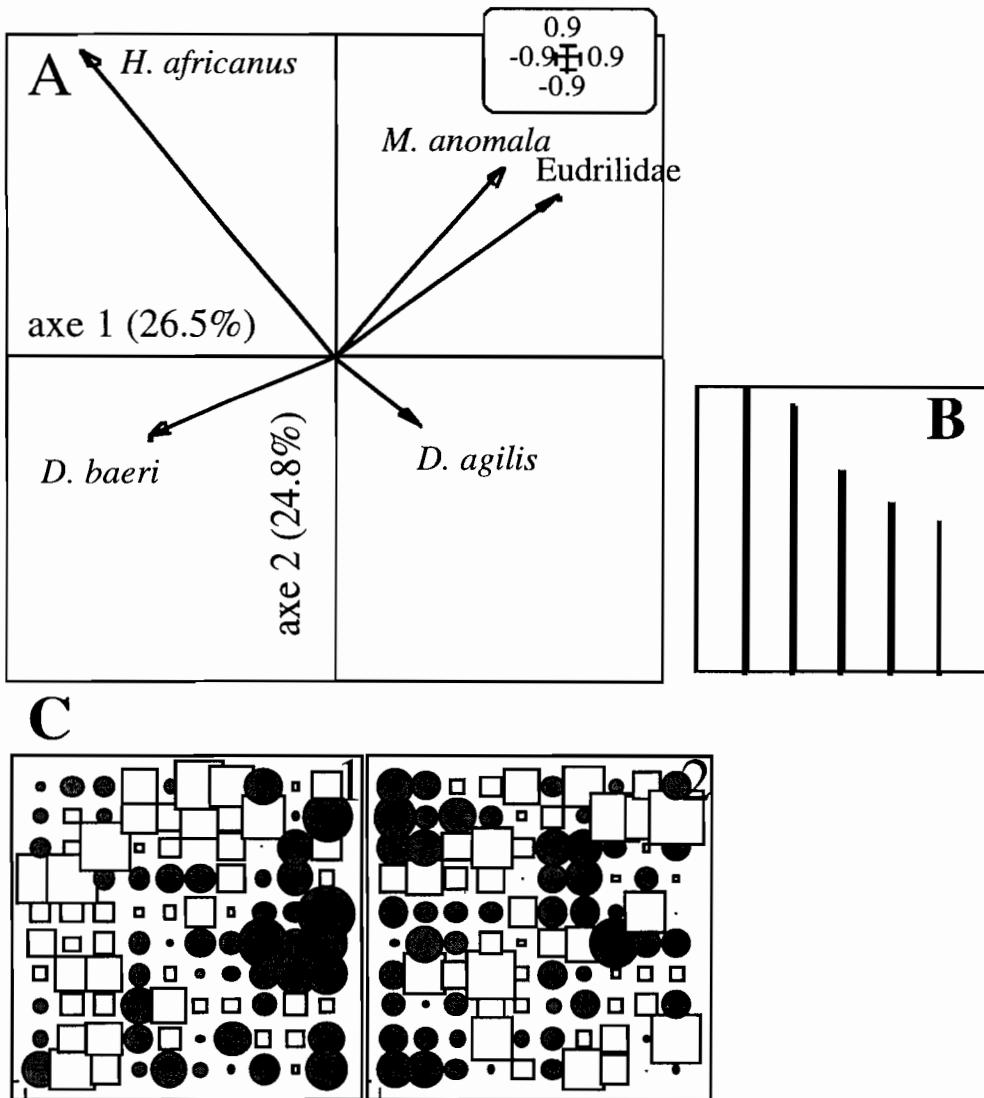


Figure 55. Analyse du premier compromis. A: Cercle des corrélations des espèces de ver de terre sur les facteurs 1 et 2. B: Graphe des valeurs propres. C: Cartographie des 100 stations sur l'axe 1 de l'ACP: les cercles représentent des valeurs positives, les carrés des valeurs négatives; la surface des symboles est proportionnelle à la valeur absolue à chaque point d'échantillonnage.

La figure 55C.2 représente une cartographie des coordonnées des stations sur l'axe 2 de l'ACP du compromis 1.

L'organisation spatiale du peuplement de vers de terre est assez proche de celle observée pour les populations d'*H. africanus* dans le premier facteur de l'interstructure (Fig. 53C4,

p. 160). Les carrés indiquent les "taches" des espèces *D. agilis* et *D. baeri*; alors que les ronds représentent les zones où les individus de l'espèce *H. africanus* et secondairement l'association *M. anomala* /petits Eudrilidae abondent. On a ici une opposition entre catégories écologiques: les endogés (*H. africanus*, *M. anomala* et les petits Eudrilidae) contre les épigés (*D. agilis* et *D. baeri*).

5.6.5.3.2.2. Le second compromis

Comme nous l'avions mentionné plus haut, le second compromis illustre la différence de la structure du peuplement de vers de terre entre les années 95 et 96. L'axe 1 du cercle de corrélation des espèces de ver de terre montre un effet "taille" (Fig. 56A). Toutes les espèces de vers de terre affichent des coordonnées factorielles négatives.

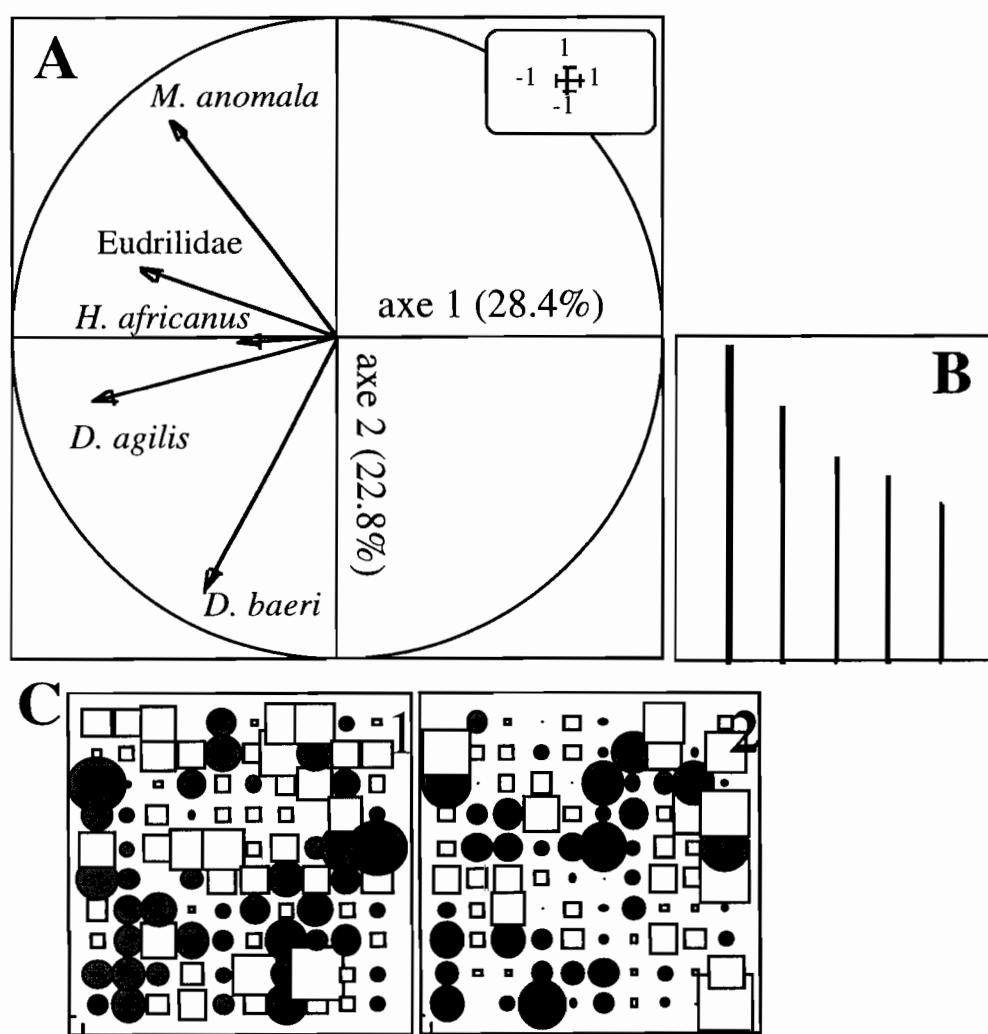


Figure 56. Analyse du deuxième compromis. A: Cercle des corrélations des espèces de ver de terre sur les facteurs 1 et 2. B: Graphe des valeurs propres. C: Cartographie des 100 stations sur l'axe 1 de l'ACP: les cercles représentent des valeurs positives, les carrés des valeurs négatives; la surface des symboles est proportionnelle à la valeur absolue à chaque point d'échantillonnage.

Cet axe met en évidence l'existence de zones où les individus de chaque espèce sont plus nombreux. Les cercles représentent les zones à forte densité de vers et les carrés, les zones à faible concentration (Fig. 56C.1, p. 163).

L'axe 2 de l'ACP du second compromis oppose l'ensemble *M. anomala* /petits Eudrilidae aux espèces *D. baeri* et *D. agilis* (Fig. 56A, p. 163). La prépondérance des populations de *M. anomala* et *D. baeri* est mise en évidence dans la structure commune aux trois années. Dans la représentation plane de ce compromis (Fig. 56C.2, p. 163), les cercles représentent les "taches" de l'espèce *M. anomala* et les carrés, celle de l'espèce *D. baeri*. L'axe 2 du deuxième compromis traduit une mosaïque de populations de *M. anomala* et de *D. baeri*.

5.6.5.3.2.3. Tests statistiques

Lorsqu'on utilise la méthode d'analyse des corrélogrammes pour tester les patrons spatiaux présentés par les deux compromis, seules les structures spatiales du premier compromis sont nettes. Le corrélogramme calculé avec l'indice de Moran révèle un patron spatial très marqué et hautement significatif ($p<0.0001$; correction de Bonferroni appliquée suivant Oden (1984)) pour le premier et le deuxième facteur du premier compromis. Les indices de Moran calculés pour les deux facteurs du deuxième compromis ne sont pas significatifs (Annexe 9, 209). Dans le premier facteur du compromis, le peuplement de ver de terre présente un patron spatial de type "gradient" (Fig. 57A).

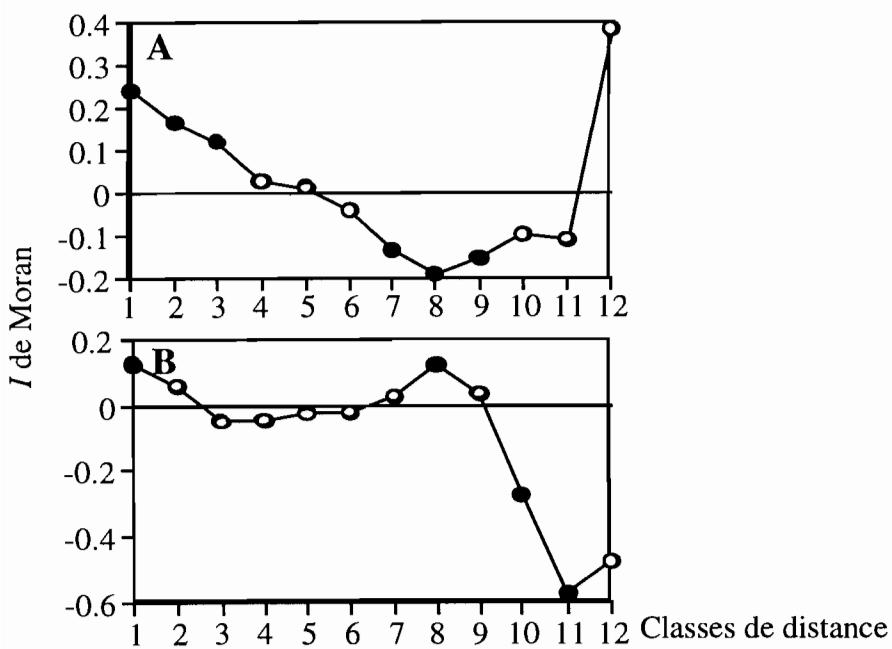


Figure 57. Corrélogrammes de Moran calculé pour la coordonnée de chaque station sur le premier (A) et le deuxième facteur (B) du premier compromis. Cercles noirs: valeurs individuelles de l'indice significative au risque de 5%. Cercles blancs: valeurs non significatives. Les structures spatiales sont hautement significatives ($p<0.0001$; test corrigé par la méthode de Bonferroni).

Les populations du second facteur du premier compromis (Fig. 57B, p.164) forment plutôt de petites "taches" distribuées aléatoirement dans la parcelle d'étude.

5.6.5.3.2.4. Conclusion

Le premier compromis met en évidence l'opposition d'une part entre groupe fonctionnels décompactant (*H. africanus*) et compactant (*M. anomala*/petits Eudrilidae) et d'autre part espèces de savane (*M. anomala*, petits Eudrilidae et *D. agilis*) aux espèces de forêt (*H. africanus* et *D. baeri*). De plus il oppose les vers endogés aux épigés. Le deuxième compromis montre que la différence de la structure du peuplement entre l'année 95 et 96 est essentiellement due à la différence de densité des vers de terre.

5.6.5.3.3. L'inrastructure

La figure 58A représente la cartographie des coordonnées factorielles des 100 points d'échantillonnage à chaque date, projetées en éléments supplémentaires sur l'axe 1 de l'ACP du premier compromis.

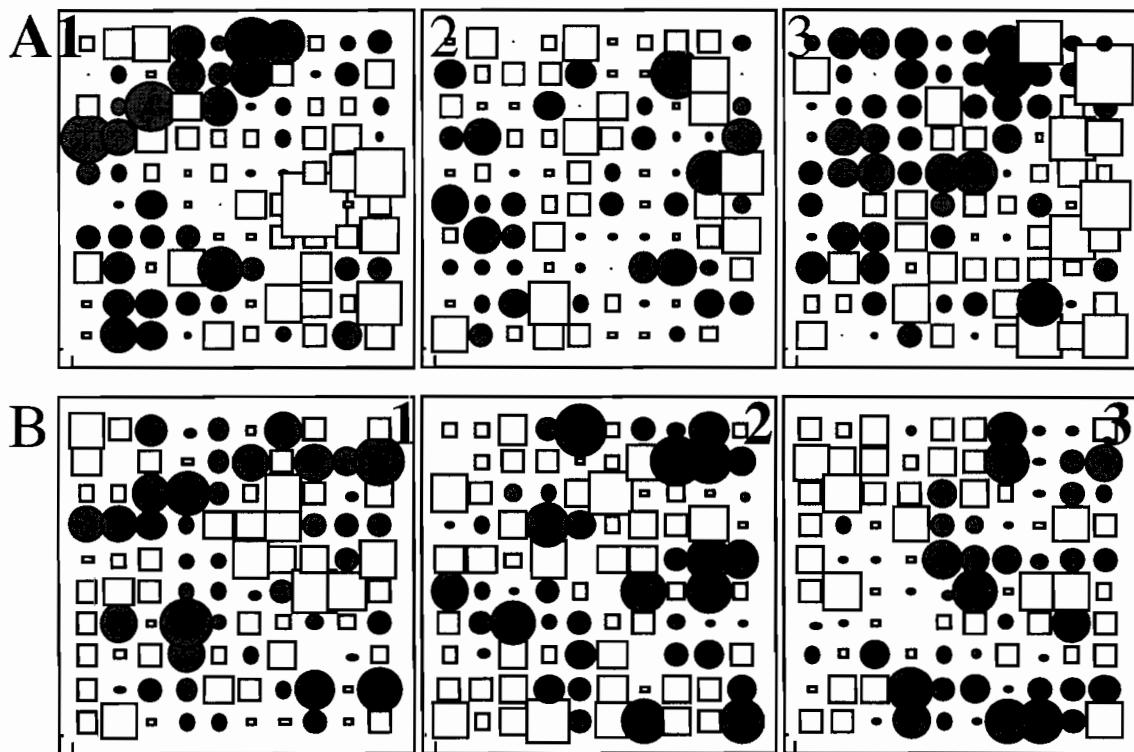


Figure 58. Représentation des 100 stations d'échantillonnage aux 3 dates (inrastructure) sur les axe 1 (A) et 2 (B) de l'ACP du premier compromis. Avec 1: année 1994; 2: année 1995; 3: année 1996.

Les cercles matérialisent les zones à concentration de l'espèce *M. anomala* et des petits Eudrilidae; les carrés les "taches" de l'espèce *H. africanus*. L'évolution de la structure spatiale interannuelle est caractérisée par une dynamique des zones de forte densité en *M.*

anomala/petits Eudrilidae et en *H. africanus*. L'année 1995 est caractérisée par un amoncellement des agrégats de vers formés dans l'année précédente. En 1996 on observe une tendance à la reconstitution des agrégats de populations observés en 1994. Les concentrations des individus de l'assemblage *M. anomala* /petits Eudrilidae s'affichent dans la partie supérieure de la diagonale de la parcelle. Les individus de l'espèce *H. africanus* occupent la partie inférieure de la diagonale. La cartographie des 100 points de prélèvement sur l'axe 2 montre que l'évolution de la structure spatiale interannuelle se caractérise par la dynamique des populations d'*H. africanus* dont les cercles représentent les zones de concentrations (Fig. 58B, p. 165). Les populations de *D. agilis* et de *D. baeri* sont matérialisées par les carrés. La distribution spatiale des agrégats d'*H. africanus* diffère d'une année à l'autre. La figure 59 apporte une vision globale des corrélations entre les différentes espèces et les deux premiers axes de l'ACP du premier compromis.

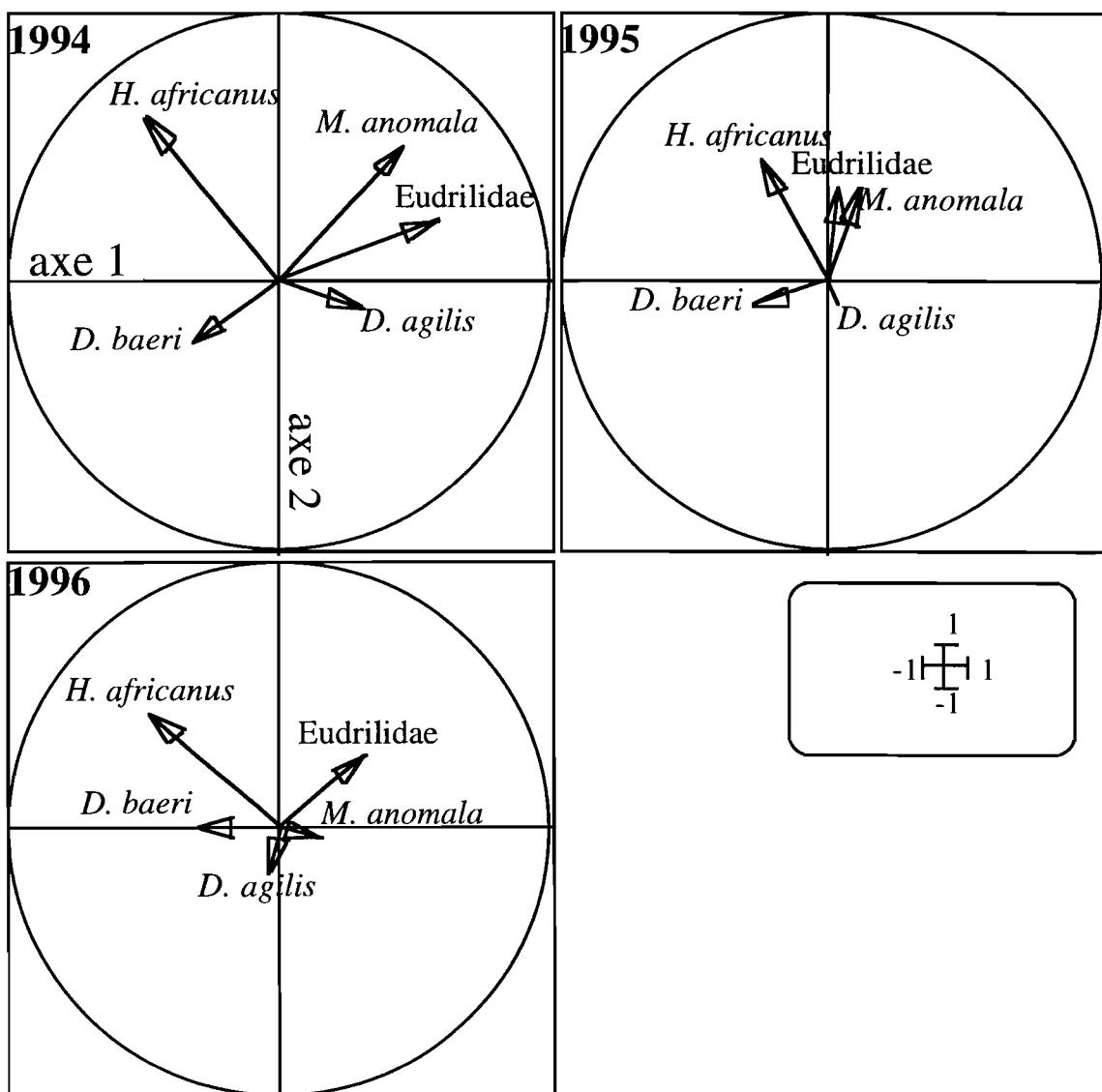


Figure 59. Représentation interannuelle des 5 espèces de vers de terre par projection des tableaux de données d'origine (après normalisation) en variables supplémentaires dans l'ACP du premier compromis.

Le patron d'organisation commun aux différentes dates et qui est exprimé dans le premier facteur de l'interstructure (et donc dans le tableau du premier compromis) est caractérisé par une opposition entre *H. africanus* et l'association *M. anomala*/petits Eudrilidae. L'intrastructure (Fig. 59, p. 168) indique que cette opposition est moins nette en 1995. En effet les coordonnées (sur l'axe 1) de ces espèces de ver de terre avec l'axe 1 sont faibles. La structuration du peuplement de ver est moins marquée par les oppositions entre espèces. En 1994, *H.africanus* s'oppose à l'association *M. anomala*/petits Eudrilidae, alors qu'en 1996 l'opposition est réduite à *H. africanus* contre petits Eudrilidae. Les individus de l'espèce *H. africanus* sont en partie responsable de la définition de la structure spatiale du peuplement de ver de terre.

Conclusion

Dans tous les cas de figure, on retrouve une opposition entre *H. africanus* et le groupe formé par *M. anomala*/petits Eudrilidae. Cela semble traduire l'existence de structures spatiales antagonistes plus ou moins fortement marquées suivant les années. Les "taches" formées par les populations de vers semblent être mobiles. En effet, la distribution spatiale du peuplement en 1994 se désagrège en 1995 et réapparaît à nouveau en 1996. Ceci peut expliquer l'opposition de la structure spatiale du peuplement de vers de terre entre les années 95 et 96 dans l'axe 2 de l'ACP de l'interstructure.

5.6.5.4. Discussion et conclusions

L'ATP a permis de mettre en évidence l'existence de patrons d'organisation spatiaux nets pour trois populations dans la distribution spatiale du peuplement de ver de terre en savane protégée du feu. Ces trois populations se subdivisent en deux groupes principaux: l'espèce *H. africanus* et l'ensemble *M. anomala*/petits Eudrilidae qui s'organisent dans l'espace suivant un gradient de densité. Les zones à forte concentration de *M. anomala*/petits Eudrilidae succèdent aux "taches" de l'espèce *H. africanus*. Ce résultat est en contradiction avec les observations de Rossi (1998) selon lesquelles les petits Eudrilidae (fonction de décompaction du sol) s'opposeraient aux *M. anomala* (fonction de compaction du sol) dans une savane herbeuse de Lamto. Connaissant l'effet décompactant de l'espèce *H. africanus* sur le sol, peut-on toujours parler d'opposition entre groupes fonctionnels? Si oui, comment expliquer l'association entre des espèces décompactantes (Eudrilidae: *Stuhlmannia porifera* et *Chuniodrilus zielae*) et une espèce compactante (*M. anomala*)? Une des raisons plausibles serait la réduction de la niche écologique des petits Eudrilidae (*Stuhlmannia porifera* et *Chuniodrilus zielae*) par *H. africanus*. L'association *M. anomala*/petits Eudrilidae semble plutôt renforcer l'hypothèse d'un mutualisme entre ces deux vers: les petits Eudrilidae, en perçant les turricules frais de *M. anomala* riche en matière organique, désagrègent les turricules compacts (Blanchart 1990; Derouard 1993). Les turricules désagrégés seront à moyen ou long terme consommés à nouveau par *M. anomala*. L'association *M.*

anomala/petits Eudrilidae confirme les observations faites par Derouard et al. (1997) sous culture de maïs. Selon ces auteurs, les effets de *M. anomala* et de l'association *M. anomala*/petits Eudrilidae sur la structure du sol sont similaires: 55% et 53% de macroagrégats supérieurs à 5mm contre 32% pour *H. africanus*. Dans les traitements à *M. anomala* et *M. anomala*/petits Eudrilidae il y a une baisse significative de l'infiltration de l'eau alors que dans les traitements à *H. africanus*, l'infiltration de l'eau est augmentée de 72%. Ainsi le résultat net de l'association *M. anomala*/Eudrilidae sur la structure du sol semble être la fonction compactante de l'espèce *M. anomala*.

L'organisation spatiale du peuplement de ver de terre à l'échelle de la parcelle apparaît stable dans le temps (3 ans) et semble se faire en fonction de groupes fonctionnels antagonistes compactant-décompactant comme Rossi (1998) l'a montré. A la lumière de nos résultats, trois hypothèses se dégagent du point de vue du fonctionnement du sol:

- l'apparition du ver de terre *H. africanus* en savane protégée du feu a réduit les petits Eudrilidae au rôle de "compactants" de seconde catégorie;
- la fonction décompactante s'exerce de façon dominante dans les zones à *H. africanus* alors que la compaction se situe plutôt dans les zones à *M. anomala* /petits Eudrilidae;
- alors que dans la savane herbeuse *M. anomala* et les petits Eudrilidae assurent la régulation de la structure du sol par l'intermédiaire des processus de compaction et de décompaction du sol, *H. africanus* et *M. anomala* sont les acteurs de cette régulation en savane protégée.

Nos résultats revèlent également opposition stable sur 3 ans entre structures spatiales des catégories écologiques endogés et épigés à l'échelle de la parcelle.

La variabilité interannuelle de la structure spatiale du peuplement de vers de terre confirme les observations faites au paragraphe précédent et celle de Rossi (1998). Les "taches" formées par les populations se caractérisent par leur instabilité d'une année à l'autre. Cette variabilité semble être liée à l'inégale distribution de la pluviosité pendant les périodes d'échantillonnage. Contrairement en 1995 où la période d'échantillonnage (25-27 mai) ne fut pas arrosée, les hauteurs de pluies des années 94 (4 - 9 mai) et 96 (8 -10 juillet) furent respectivement de 53.2 et 66.2 mm. L'absence de pluie pendant l'échantillonnage 1995 est probablement la cause de la désagrégation des structures spatiales formées en 1995 car ces structures semblent se remettre en place en 1996. En effet les vers de terre en général et les *H. africanus* en particulier sont très actifs par temps de pluies. Ils sortent sous la pluie, parcouruent des distances assez importantes probablement à la recherche de partenaires sexuels. Il est intéressant de discuter ici de la durée de vie de ces structures spatiales. Si en quelques jours elles peuvent changer, la variation inter-annuelle n'a pas beaucoup d'intérêt et semble être plutôt le fruit du hasard. Il devient alors judicieux d'étudier la variabilité à une échelle beaucoup plus petite (décade, mois).

6. DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

Les résultats obtenus au cours de notre étude apportent un éclairage utile sur la place du ver de terre *H. africanus* dans le peuplement de ver de terre de la savane protégée du feu. Nous avons également acquis sur la biologie, la démographie et la distribution spatiale des individus, des informations permettant de formuler des hypothèses sur le fonctionnement des populations naturelles.

6.1. PLACE DE L'ESPÈCE *H. AFRICANUS* DANS LE PEUPLEMENT DE VERS DE TERRE

Deux décennies après son apparition, le ver de terre *H. africanus* est devenu une composante importante du peuplement. Il peut représenter 24% de la densité et 36.7% de la biomasse du peuplement. Avec l'espèce *D. baeri*, *H. africanus* est en partie responsable de la réorganisation et de la modification de la structure du peuplement de vers de terre en deux groupes: l'association des espèces épigées et épi-endogées (*D. agilis*, *D. baeri*, et *H. africanus*,) opposé au groupe des endogés (*M. anomala* et les petits Eudrilidae). En fait, on peut résumer la structure du peuplement à une opposition entre espèces de savane (*M. anomala*, *D. agilis* et les petits Eudrilidae) et espèces de forêt (*H. africanus*, *D. baeri*).

6.2. BIOLOGIE DE L'ESPÈCE

Le ver de terre *H. africanus* consomme un mélange de terre et de litière. Il vit dans les vingt premiers centimètres du sol et dépend de la teneur en matière organique figurée du sol. Il appartient ainsi à la catégorie écologique des épi-endogés. Les jeunes individus exercent un tri sélectif de particules fines. L'absence d'informations précises sur les habitudes alimentaires de cette espèce est la principale limite de cette partie. Quelle est la taille et la nature (racines, litières) des résidus organiques ingérés? La présence de débris de racines dans les turricules serait le signe d'une dissémination des spores de mycorhizes viables et autres propagules de champignon par *H. africanus* à l'image de *P. corethrurus* (Reddell & Spain 1991).

Les élevages de laboratoire ont montré qu'un apport indispensable mais, modéré de coques de café (0.5% et 2%) est une source de nourriture appréciée par l'espèce *H. africanus*. La production massive du ver pour innoculation dans des expérimentations agro-écologiques semble donc être possible.

A l'image des autres populations de vers de terre, l'activité et les fluctuations d'abondance des individus sont calquées sur le rythme saisonnier: une phase de croissance des effectifs individus actifs en saison humide suivi d'une phase de décroissance et de quiescence en saison sèche. La durée maximale de vie des individus est estimée à 8 mois. Elle est courte comparée à celle des espèces natives de Lamto (1.5 à 5 ans) (Lavelle 19978) et à celle du ver de terre tempéré *Lumbricus terrestris* (Lakhani & Satchell 1970).

Le ver de terre *H. africanus* a un effet décompactant sur le sol. Les individus juvéniles peuvent ingérer jusqu'à 17 fois l'équivalent de leur poids par jour et toute cette terre est déposée en surface sous forme de fins granules facilement lessivés. La production annuelle de turricules en surface (1.1 t ha^{-1}) est inférieure aux $166 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ de *M. anomala*.

6.3. FONCTIONNEMENT DES POPULATIONS DU VER DE TERRE *H. AFRICANUS*

6.3.1. Démographie

Notre étude a mis en évidence les fortes potentialités démographiques du ver de terre *H. africanus*. La forte capacité d'expansion est liée à quatre caractéristiques démographiques essentielles:

- une importante fécondité: un adulte peut produire en moyenne 30 cocons par an;
- un nombre élevé (1 à 5) d'embryons par cocon et 2 éclosions en moyenne;
- un temps de génération assez court (3 mois);
- une reproduction parthénogénétique facultative apparamment.

Ces caractéristiques démographiques permettent un renouvellement rapide ou une dispersion des populations quand les conditions sont favorables. A la base il peut bien y avoir des aptitudes digestives hors du commun car *H. africanus*, à l'opposé de la plupart des vers des savanes de Lamto, est capable de synthétiser des enzymes cellulolytiques (cellulase et cellobiase) (Lattaud et al. soumis). A cela il faut ajouter les grandes distances parcourues par l'espèce *H. africanus* sous la pluie. Marinissen & Van der Bosch (1992) suggèrent également qu'un temps de génération assez court, un nombre élevé de descendants et un indice de dispersion (distance parcourue) important sont les caractéristiques d'une rapide capacité de colonisation de nouveau habitats par les vers de terre de régions tempérées.

Les modèles de dynamique des populations a montré que les populations naturelles d'*H. africanus* sont à l'équilibre car leur taux de croissance est voisin de 1. Le potentiel de reproduction des individus est proportionnel à leur taux de survie. Le devenir des populations d'*H. africanus* dépend en partie de la survie des immatures et des adultes. Les immatures représentent la classe d'âge la plus importante car le taux de croissance de la population depend pour 42.1% de leur survie. Le phénomène d'extinction peut survenir à long terme au sein des populations à la suite d'une variabilité de l'environnement. Dans une perspective d'utilisation du ver de terre *H. africanus* dans des expérimentations agro-écologiques, il conviendrait d'utiliser des reproducteurs et de la nourriture (résidus organiques) pour soutenir les immatures. L'augmentation de taux de croissance de la population assurera sa viabilité.

Les modèles élaborés expliquent des processus purement démographiques, à l'opposé du modèle "Drilotrop" qui explique la dynamique des populations de *M. anomala* c'est à dire

l'effet de divers facteurs environnementaux sur les paramètres démographiques (Martin 1990).

6.3.2. La reproduction

L'assèchement du milieu est considéré comme le déterminisme le plus important de la reproduction. Il déclenche une production importante de cocons avant la grande saison sèche. La période de pleine expansion des populations correspond également à un pic de production des cocons.

Ces résultats confirment les observations de Lavelle (1978) selon lesquelles la grande saison de pluies et le début de la grande saison correspondent aux deux principales périodes de reproduction du ver de terre *M. anomala* et de la plupart des espèces natives des savanes de Lamto.

Le cycle de vie du ver de terre *H. africanus* est rythmé par les variations saisonnières du climat:

- la grande saison des pluies est caractérisée par une croissance des individus juvéniles, une forte proportion d'adultes et une production de cocons;
- pendant la période fraîche (petites saisons sèche et humide), les juvéniles et immatures issus des cocons précédents représentent l'essentiel des individus;
- la fécondité des individus adultes est importante en début de saison sèche. Au cours de la saison sèche les populations sont principalement réduites à l'état de cocons. Le cycle s'achève et redémarre avec l'arrivée des premières pluies.

La grande saison sèche est le principal facteur qui régule l'effectif de la population en milieu naturel. La quiescence a une valeur de facteur ultime car elle produit une pression sélective sur les individus. L'entrée en quiescence des individus apparaît comme une stratégie efficace de survie en période de stress hydrique. Marinissen & Van der Bosch (1992) attribuent cette stratégie de survie à la capacité de la colonisation des régions arides par l'espèce tempérée *Aporrectodea calignosa*.

6.3.3. Structures spatiales des populations

L'étude de la distribution spatiale des populations a permis de révéler la complexité de l'organisation spatiale des populations du ver de terre *H. africanus*. En effet les populations ne sont pas toujours structurées dans l'espace. L'instabilité du type d'organisation spatiale peut suggérer l'existence d'une variation rapide des structures spatiales, liée à la forte capacité de déplacement du ver de terre *H. africanus*. Ainsi le pas de temps annuel utilisé pour suivre l'évolution temporelle de la distribution spatiale des populations peut sembler trop grand. Une observation à l'échelle d'un mois ou d'une décennie semble plus appropriée. Le patron d'organisation spatiale de type gradient semble être particulier aux espèces de

surface *H. africanus* et *D. agilis* car les autres espèces présentent des patrons de distribution en "taches" assez proches de celles décrites par Rossi (1998). L'analyse des corrélogrammes met en évidences des structures de tailles supérieures à 5 m que nous avons appelé "taches". La taille de ces "taches" semble correspondre aux quelques dizaines de mètres estimées par Rossi (1998) à l'aide de semi-variogrammes pour les espèces de savane herbeuse.

Les résultats de la modélisation de type causale à l'aide du test de Mantel partiel rejettent l'hypothèse d'un contrôle purement abiotique de la distribution spatiale des vers de terre en général et de l'espèce *H. africanus* en particulier. Ces résultats confirment les observations faites pour des espèces différentes (Poier & Richter 1992; Rossi et al. 1997). Nous pensons que la distribution en gradient de l'espèce est régie par ses propres caractéristiques biologiques.

Les résultats de l'analyse triadique partielle (ATP) démontrent que les différentes populations de vers de terre de la savane protégée du feu forment un assemblage structuré dans l'espace et stable sur 3 ans. Deux types d'organisations sont possibles:

- une opposition entre deux groupes fonctionnels, les décompactants (*H. africanus*) et les compactants du sol (*M. anomala*/petits Eudrilidae) suivant un gradient;
- une opposition entre deux catégories écologiques, endogée (*H. africanus*, *M. anomala* et les petits Eudrilidae) et épigée (*D. baeri*, *D. agilis*) suivant un gradient.

Nos résultats confirment l'hypothèse de Rossi (1998) selon laquelle les espèces de vers de terre des savanes de Lamto semblent être distribuées de façon structurée et forment des assemblages opposés de groupes fonctionnels compactants et décompactants du sol. Le rôle de l'espèce *H. africanus* dans l'organisation spatiale du peuplement de vers de terre confirme son rôle important dans la structure du peuplement de ver de terre de la savane protégée du feu.

Il semble en outre y avoir des associations privilégiées entre espèces de ver de terre de la savane protégée du feu: les espèces de savane s'opposent à celles de forêt.

6.4. CONCLUSIONS

Grâce à ses fortes potentialités démographiques, le ver de terre *H. africanus* est devenu en l'espace de deux décennies une espèce clé du peuplement de vers de terre de la savane protégée du feu. L'hypothèse principale qui ressort de ce travail d'un point de vue fonctionnel est la régulation de la structure du sol de savane protégée du feu par *H. africanus* et *M. anomala*, espèces de vers de terre représentant les deux principaux groupes fonctionnels à effets antagonistes sur le sol.

6.5. APPROCHE CRITIQUE

La principale critique que l'on peut faire à ce travail est l'échelle d'observation et de collecte des populations naturelles. Les résultats acquis ont montré que les prélèvements mensuels (pour l'étude diachronique) et annuels (pour l'étude de la variations spatio-temporelle des populations) sont inadaptés pour cette espèce de ver de terre. Il serait intéressant à l'avenir d'opter pour des prélevements sur des pas de temps d'une décennie ou d'une quinzaine de jours.

Les modèles de dynamique des populations pourraient être améliorés par une prise en compte de la compétition intraspécifique et par une estimation plus réaliste des paramètres démographiques des individus. Ceci est possible par la réalisation d'élevages séparés de cohortes sur le terrain. Dans l'impossibilité d'appliquer la méthode de capture-marquage-recapture au vers de terre, les élevages des individus en milieu naturel semblent être la méthode la plus efficace pour étudier le fonctionnement des populations. Un suivi à moyen ou à long terme des populations permettrait en outre de déterminer les risques réels d'extinction d'une population locale lorsque l'environnement abiotique change.

6.6. PERSPECTIVES

Les résultats de notre étude ouvrent de nouvelles voies de recherches.

Dans une approche fonctionnelle, on vérifiera l'hypothèse sur le rôle fonctionnel du ver de terre *H. africanus* et le déplacement de la fonction des petits Eudrilidae qui paraît résulter de leur introduction.

La dépendance d'*H. africanus* en matière organique figurée du sol devrait déboucher sur une étude du rôle de la litière en surface (hétérogénéité spatiale) dans la dynamique et dans la distribution spatiale des populations.

Disposant d'informations sur la biologie et l'écologie du ver *H. africanus*, il est désormais possible de mener des expériences à moyen et long terme sur le rôle de l'espèce sur la croissance des plantes (recherche appliquée) et son utilisation dans les agrosystèmes dans une approche de gestion de la fertilité des sols à l'aide des populations de vers de terre.

7. REFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abbadie L, Lepage M (1989) The role of subterranean fungus comb chambers (Isoptera Macrotermitinae) in soil nitrogen cycling in a preforest savanna (Côte d'Ivoire). *Soil Biol Biochem* 21: 1067-1071

Aina PO (1984) Contribution of earthworms to porosity and water infiltration in a tropical soil under forest and long-term cultivation. *Pedobiologia* 26: 131-136

Anderson JM, Flanagan P (1989) Biological processes regulating organic matter dynamics in tropical soils. In: DC Coleman, M Oades, G Uheara (eds). *Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems*, pp: 97-125

Anderson JM, Ingram JSI (1992) Tropical soil biology and fertility program: A handbook of methods. Oxford, CAB

Anderson JM (1995) Soil organisms as engineers: microsite modulation of macroscale processes. In: CG Jones & JH Lawton (eds). *Linking species and ecosystems*, New York: Chapman & Hall pp: 94-106

Athias F, Josens G, Lavelle P (1974) Traits généraux du peuplement endogé: le peuplement animal. In: Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Les organismes endogés. *Bull liaison cherch Lamto NS* 5: 45-54

Barbault R (1982) *Écologie des populations et des peuplements*. Masson

Barbault R (1984) Le concept de stratégie démographique, point de rencontre privilégié entre écologistes et généticiens de populations? *Acta OEcol* 5: 243-259

Barbault R (1993) Structure et fonctionnement de la biosphère. Masson

Barois I, Verdier B, Kaiser P, Mariotti A, Rangel P, Lavelle P (1987) Influence of the tropical earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolocidae) on the fixation and mineralization of nitrogen. In: AM Bonvicini, P Omodeo (eds). *On Earthworms*. Mucchi, Bologna, Italy, pp:151-158

Barois I, Kanyonyo J, Brown G (1993) Ecology of selected species. In: P Lavelle (ed), *Conservation of soil fertility in low input agricultural systems of the humid tropics by manipulating earthworm communities*. Macrofauna 2, report 1 pp: 23-28

Barois I, Angeles A, Blanchart E, Brossart M, Fragoso C, Jimenez JJ, Martinez MA, Moreno A, Lattaud C, Lavelle P, Rossi JP, Senapati B, Tondoh EJ (1996) Ecology of selected spacies with large environmental tolerance and/or extended distributions. In: P Lavelle (ed). *Conservation of soil fertility in low input agricultural systems of the humid*

tropics by manipulating earthworm communities. Macrofauna 2, STD3-EC final report, pp: 38-59

Beddard FE (1891) On the structure of two new genera of Earthworm belonging to the Eudrilidae, and some remarks on *Nemertodrilus*. Quarterly J Micros Science XXXII 235-278

Begon M, Mortimer M (1981) Population ecology. A unified study of animals and plants. Blackwell, Oxford

Bennour SA, Nair GA (1997) Density, biomass and vertical distribution of *Aporrectodea calignosa* (Savigny 1829) (Oligochaeta, Lumbricidae) in Benghazi, Libya. Biol Fertil Soils 24: 102-105

Bouroche JM, Saporta G (1982). L'analyse des données. Que sais-je? Presses universitaires de France

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 de Rennes I 263p

Bouché MB (1969) L'échantillonnage des peuplements d'oligochètes terriques. In: M. Lamotte, F. Bourlière (eds). Problème d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres, Masson Paris pp: 273-287

Bouché MB (1972) Lombriciens de France. Écologie et systématique. Ann Zool Ecol Anim 671p

Bouché MB, Kretzchmar A (1977) REAL: un modèle du rôle écologique et agronomique des Lombriciens. In: Soil Organisms as Components of Ecosystems, U Lohm, T Person (eds). Stockholm Ecol Bull pp: 402-408

Breznak JA (1984) Biochemical aspects of symbiosis between termites and their intestinal microbiota. In: JM Anderson, ADM Rayner, DWH Walton (eds). Invertebrate-microbial interactions. Cambridge University Press pp: 173-204

Brown GG, Pashanasi B, Gilot C, Patron JC, Senapati BK, Giri S, Barois I, Blakemore RJ (1996) Effects of earthworms on plant growth. In: P Lavelle (ed). Conservation of soil fertility in low input agricultural systems of the humid tropics by manipulating earthworm communities. Macrofauna 2, STD3-EC final report, pp: 60-76

Brussard L, Behan-Pelletier VM, Bignell DE, Brown VK, Didden W, Folgarait F, Fragoso C, Freckman DW, Gupta VVSR, Hawksworth DL, Klopatek C, Lavelle P, Malloch DW, Rusek J, Söderström B, Tiedje JM, Ross AV (1997) Biodiversity and Ecosystem Functionning in Soil. Royal Swedish Academy of Sciences 26: 563-570

Caswell H (1989) Matrix Population Models. Sinauer, Sunderland, MA, USA

Chauvel A, Grimaldi M, Barros E, Sarrazin M, Lavelle P (soumis) an invading earthworm compacts more than a bulldozer. Correspondence to Nature

César J, Menaut JC (1974) Le peuplement végétal de la savane de Lamto. In: Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto. Publ labo Zool ENS, 1-161. Paris

Chessel D (1978) Description non-paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. In: JD Legay, R Tomassone (eds), Biometrie et Ecologie. Société Française de Biométrie pp: 45-135

Chessel D, Mercier P (1993) Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement. In: JD Lebreton & B Asselain (eds). Biométrie et Environnement. Paris: Masson pp: 15-44

Cliff AD, Ord JK (1973) Spatial autocorrelation. Pion limited, London

Cliff AD, Ord JK (1981) Spatial processes: models and applications. Pion limited, London

Cluzeau D (1992) Structure et dynamique des peuplements lombriciens dans des systèmes tempérés anthropisés. Thèse de Doctorat, Université de Rennes I 182p

Cooper SD, Barmuta L, Sarnelle O, Kratz K, Diehl S (1997) Quantifying spatial heterogeneity in streams. J N Am Benthol Soc 16: 174-188

Danchin E, Gonzalez-Davilz G, Lebreton JD (1995) Estimating bird fitness correctly by using demographic models. J Avian Biol 26: 67-75

Darwin CR (1881) The formation of vegetable mould through the action of worms, with observations on their habits. Murray, London

Delaville L, Rossi JP, 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 (1993) Effets comparés de trois espèces de vers de terre sur la structure physique d'un sol de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Mémoire DESS, Université Paris XII 55p

Derouard L, Tondoh J, Vilcosqui L, Lavelle P (1997) Effects of earthworm introduction on soil process and plant growth. *Soil Biol Biochem* 29: 541-545

Dolédec S, Chessel D (1994) Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology* 31: 277-294

Eberhardt LL, Siniff DB (1977) Population dynamics and marine mammal management policies. *J Fish Res Board Canada* 34: 183-190

Elliott ET (1971) Some methods for statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Freshwater Biological Associates, The Ferry House, Ambleside, UK 144p

FAO-Unesco (1989) Carte mondiale des sols, légende révisée. 125p

Ferrière R, Sarrazin F, Legendre S, Baron JP (1996) Matrix population models to viability analysis and conservation: theory and practice using the ULM software. *Acta OEcol* 17: 629-656

Fraser PM, Williams PH, Haynes RJ (1996) Earthworm species, population size and biomass under different cropping systems across the Canterbury Plains, New Zealand. *Applied Soil Ecology* 3: 49-57

Frontier S (1983) Stratégie d'échantillonnage en écologie. Masson

Gautier L (1992) Contact Forêt-Savane en Côte d'Ivoire centrale: Rôle de *Chromolaena odorata* (L.) R. KING & H. ROBINSON dans la dynamique de la végétation. Thèse de Doctorat, Université de Génève 260p

Geary RC (1954) The contiguity ratio and stastistical mapping. *Incorporated Statistician* 5: 115-145

Gilot C (1994) Effet de l'introduction du ver géophage tropical *Millsonia anomala* Omodeo en systèmes cultivés sur les caractéristiques des sols et la production végétale en moyenne Côte d'Ivoire. Thèse de Doctorat, INAPG 178p

Gilot-Villevave C, Lavelle P, Ganry F (1996) Effects of a tropical geophagous earthworm, *Millsonia anomala*, on some soil characteristics, on maize-residue decomposition and on maize production in Ivory Coast. *Applied Soil Ecology* 4: 201-211

Hallat L, Reinecke AL, Viljoen SA (1990) Life cycle of the compost worm *Perionyx excavatus* (Oligochaeta) S Afr J Zool 25: 41-45

Hauser S (1993) Distribution and activity of earthworms and contribution to nutrient recycling in alley cropping. Biol Fertil Soils 15: 16-20

Hill C, Com-nougué C, Kramar A, Moreau T, O'quigley J, Senoussi R, Chastang C (1990) Analyse statistique des données de survie. INSERM, Paris

Hole FD (1981) Effects of animals on soil. Geoderma 25: 75-112

Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69: 373-386

Jirka AM, Carter MJ (1975) Micro Semi-Automated Analysis of Surface and Wastewaters for chemical Oxygen Demand. Anal Chem 47: 1397-1402

Kaplan EL, Meier P (1958) Non parametric estimation from incomplete observations. J Am Stat Assoc 53: 457-481

Kosinski RJ, Podolski RH (1979) An analysis of breeding and mortality in a maturing Kittiwake colony. Auk 96: 537-543

Kretzschmar A (1982) Description des galeries de vers de terre et variation saisonnières des réseaux (observations en conditions naturelles). Rev Écol Biol Sol 19: 579-591

Kroonenberg PM (1989) The analysis of multiple tables in the factorial ecology. III Three-mode principal component analysis: "analyse triadique complète". Acta OEcologica 10: 245-256

Lakhani KH, Satchell JE (1970) Production by *Lumbricus terrestris*. L. J Anim Ecol 39: 473-492

Lal R (1988) Effects of macrofauna on soil properties in tropical ecosystems. Agri Ecosys and Env 24: 101-116

Lattaud C, Mora P, Garvin M, Locati S, Rouland C (soumis) Enzymatic digestive capabilities in geophagous earthworm. Origin and activities of cellulolytic enzymes. Pedobiologia

Lavelle P (1971) Étude démographique et dynamique des populations de *Millsonia anomala* (Acanthodrilidae, Oligochètes) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Thèse de 3e cycle, Paris VI 88p

Lavelle P (1978) Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Thèse de Doctorat, Paris, VI. Publ labo Zool ENS 12 301p

Lavelle P (1979) Relations entre types écologiques et profils démographiques chez les Vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Rev Écol Biol Sol 16: 85-101

Lavelle P (1981) Stratégie de reproduction chez les vers de terre. Acta OEcologica 2: 117-133

Lavelle P, Meyer JA (1983) ALLEZ-LES-VERS, a simulation model of populations dynamics and effect on soil of *Millsonia anomala* (Oligochaeta, Megascolecidae). In: Ph Lebrun, HM André, A De Medts, C Grégoire-Wibo, G Wauthy (eds). New Trends in Soil Biology pp: 503-517

Lavelle P, Zaidi Z, Schaefer R (1983) Interaction between earthworms, soil organic matter and soil microflora in an African savanna soil. New Trends in Soil Biology. Proceedings of the VII. Intl Colloquium of Soil Zoology pp: 253-258

Lavelle P, Barois I, Cruz I, Fragoso C, Hernandez A, Pineda A, Rangel P (1987) Adaptative strategies of *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta), a perigrine geophagous earthworm of the humid tropics. Biol Fertil Soils 5: 188-194

Lavelle P (1988) Earthworm activities and the soil system. Biol Fertil Soils 6: 237-251

Lavelle P, Barois I, Martin A, Zaidi Z, Schaefer R (1989a) Management of earthworm populations in agro-systems: a possible way to maintain soil quality? M Clarholm, L Bergström (eds). Ecology of arable land pp:109-122

Lavelle P, Schaefer R, Zaidi Z (1989b) Soil ingestion and growth in *Millsonia anomala*, a tropical earthworm, as influenced by the quality of the organic matter ingested. Pedobiologia 33: 379-388

Lavelle P (1996) (eds) Conservation of soil fertility in low input agricultural systems of the humid tropics by manipulating earthworm communities. Macrofauna project II, Final report

Lavelle P (1997) Faunal Activities and Soil Processes: Adaptive Strategies That Determine Ecosystem Function. Advances in Ecological Research 27: 93-131

Lavelle P, Pashanasi B, Charpentier F, Gilot C, Rossi JP, Derouard L, Andre J, Ponge JF, Bernier N (1998) Large-scale effects of earthworms on soil organic matter and nutrient dynamics. In: CA Edwards (ed). Earthworm Ecology, St. Lucie Press pp:103-121

Lee KE, Wood TG (1971) Termites and soils. Academic Press, London

Lee KE (1985) Earthworms: their ecology and relationships with soil and land use. Academic Press, London

Legendre L, Legendre P (1984a) Écologie numérique. Tome 1: Le traitement multiple des données écologiques. Masson et les Presses de l'Université du Québec

Legendre L, Legendre P (1984b) Écologie numérique. Tome 2: La structure des données écologiques. Masson et les Presses de l'Université du Québec

Legendre P, Trousselier M (1988) Aquatic heterotrophic bacteria: Modeling in the presence of spatial autocorrelation. Limnology and Oceanography 33: 1055-1067

Legendre P, Fortin MJ (1989) Spatial pattern and ecological analysis. Vegetatio 80: 107-138

Legendre P, Vaudor A (1991) The R package: Multidimensional analysis, spatial ananysis. Montréal: Département des Sciences Biologiques, Université de Montréal

Legendre S, Clobert J (1995) ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. J Applied Statistics 22: 817-833

Legendre S (1996) Modèles en dynamique des Populations. Mise en oeuvre informatique. Thèse de Doctorat, Université Paris VI 284p

MacArthur RH, Wilson EO (1967) The theory of island biogeography. Princeton, University Press

Madge PS (1969) Field and laboratory studies on the activities of two species of tropical earthworms. Pedobiologia 9: 188-214

Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. cancer Research 27: 209-220

Marigo G (1973) Sur une méthode de fractionnement et d'estimation des composés phénoliques chez les végétaux. Analysis 2: 106-110

Marinissen JCY, Van den Bosch F (1992) Colonization of new habitats by earthworms. OEcologia 91: 371-376

Martin A (1989) Effets des vers de terre tropicaux géophages sur la dynamique de la matière organique du sol dans les savanes humides. Thèse de Doctorat, Université Paris VI 212p

Martin A (1991) Short - and - long term effect of the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (Megascolocidae, oligochaeta) of tropical savannas, on soil organic matter. Biol Fertil Soils 11: 234-238

Martin S (1990) 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 Doctorat, Université Paris VI 206p

McGraw JB, Caswell H (1996). Estimation of individual fitness from life history data. The American Naturalist 141: 47-64

Mercier P, Chessel D, Dolédec S (1992) Complete correspondance analysis of an ecological profile data table: a central ordination method. Acta OEcol 13: 25-44

Moran PAP (1950) Notes on continous stochastic phenomena. Biometrika 37: 17-23

Omodeo P (1954) Eudrilinae e octochaetina delle Costa d'Ovorio (Oligochaeta). Mem Mus Civ St nat Verona IV: 213-229

Orozco FH, Cegarra J, Trujillo LM, Roig A (1996) Vermicomposting of coffe pulp using the earthworm *Eisenia fetida*: Effect on C and N contents and the availability of nutrient. Biol Fertil Soils 22: 162-166

Oden NL (1984) Assesing the significance of spatial correlograms. Geographical Analysis 16: 1-16

Ouédraogo P (1997) Rôles des termites dans la structure et la dynamique d'une brousse tigrée soudano-sahélienne. Thèse de Doctorat, Université Paris VI 282p

Pagney P (1988) Le climat de Lamto (Côte d'Ivoire). In: Lamotte M, Tireford JL (eds). Le climat de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) et sa place dans les climats de l'ouest africain. Trav Cherch Lamto (RCI) 8: 31-79

Palm CA, Sanchez PA (1991) Nitrogen release from the leaves of some tropical legumes as affected by their lignin and polyphenolic contents. Soil Biol Biochem 1: 83-88

Pashanasi B, Lavelle P, Alegre J, Charpentier F (1996) Effect of the endogeic earthworm *Pontoscolex corethrurus* on soil chemical characteristics and plant growth in a low-input tropical agrosystem. Soil Biol Biochem 29:353-359

Parton W, ScurlockJ MO, Ojima DS, Gilmanov TJ, Kirchner T, Scholes RJ, Schimel DS, Menaut JC, Seastedt G, Moya E, Apinan K, Kinyamario JI (1993) Observations and

modelling of biomass and soil organic matter dynamics for the grassland biome world-wide. Global Biogeochemical cycles 7: 785-809

Poier KR, Richter J (1992) Spatial distribution of earthworms and soil properties in an arable loess soil. Soil Biol Biochem 24: 1601-1608

Reddel G, Spain A (1991) Earthworms as vector of viable propagules of mycorrhizal fungi. Soil Biol Biochem 23: 767-774

Reinecke AJ, Hallat LS (1987) The growth and cocoon production of *Perionyx excavatus* (Oligochaeta) Biol Fertil Soils 8: 303-306

Reinecke AJ, Viljoen SA (1988) reproduction of the African earthworm, *Eudrilus euginae* (Oligochaeta) - cocoons. Biol Fertil Soils 7: 23-27

Reinecke AJ, Hallat LS (1993) Effect of worm density on growth and cocoon production of the nightcrawler *Eudrilus euginae* (Oligochaeta). Eur J Soil Biol 29: 29-34

Riou G (1974) Les sols de la savane de Lamto. In: Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Les facteurs physiques du milieu. Publ Lab Zool ENS pp 3-38

Robertson GP (1994) The impact of soil and crop management practices on soil spatial heterogeneity. In: CE Pankhurst, BM Doube, VVSR Gupta, PR Grace (eds). Soil Biota. Management in Sustainable Farming Systems. CSIRO, Melbourne pp 156-161

Robertson GP, Freckman D (1995) The spatial distribution of nematode trophic groups across a cultivated ecosystem. Ecology 76: 1425-1432

Römbke J (1987) Population dynamics of earthworms in a moder soil beech forest. In: AM Bonvicini-Pagliari, P Omodeo (eds). Selected Symposia and Monographs UZI pp: 199-214

Rossi JP (1992) Répartition spatiale de la macrofaune du sol et de quelques caractéristiques pédologiques selon le mode d'exploitation d'un vertisol (Ste Anne, Martinique). Rapport de DEA, Université Paris VI

Rossi JP, Lavelle P, Tondoh JE (1995) Statistical tool for soil biology. X. Geostatistical analysis. Eur J Soil Biol 31: 173-181

Rossi JP (1996) Statistical tool for soil biology. XI. Autocorrelogram and Mantel test. Eur J Soil Biol 32: 195-203

Rossi JP, 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 JP, Lavelle P, Albrecht A (1997) Relationships between spatial pattern of the endogeic earthworm *Polypheretima elongata* and soil heterogeneity. Soil Biol Biochem 29:485-488

Rossi JP, Lavelle P (1998) Earthworm aggregation in the Savannas of Lamto (Côte d'Ivoire). Applied Soil Ecology 7:195-199

Rossi JP (1998) Rôle fonctionnel de la distribution spatiale des vers de terre dans une savane humide de Côte d'Ivoire. Thèse de Doctorat, Université Paris VI 240 p

Rossi JP, 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

Rousseaux L (1994) Valorisation agricole des résidus de récolte de café en association avec deux espèces de vers de terre dans la région de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire). Mémoire DESS, Université Paris XII 57p

Scheafer R (1974a) Traits généraux du peuplements endogés: le peuplement microbien. In: Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Les organismes endogés. Bull liaison cherch Lamto NS 5: 39-44

Schaefer R (1974b) Activité métabolique du sol: fonction microbienne et bilan biochimique. In: Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Les organismes endogés. Bull liaison cherch Lamto NS 5: 167-184

Segun AO (1976) Oligochaete annelids of Nigeria. *Hyperodrilus* species including two new species. Rev Écol Biol Sol 4: 653-665

Shipitalo MJ, Protz R (1988) Factors influencing the dispersibility of clay in worm casts. Soil Science Society of America Journal 52: 764-769

Smouse PE, Long JC, Sokal RR (1986) Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. Systematic Zoology 35: 627-632

Sokal RR, Oden NL (1978) Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. Biological Journal of the Linnean Society 10: 199-228

Sokal RR, Rohlf FJ (1995) Biometry: the principles and practices of statistics in biological research. Third ED. New York: WH Freedman and company

- Spain AV, Lavelle P, Mariotti A (1992) Stimulation of plant growth by tropical earthworms. *Soil Biol Biochem* 12: 1629-1634
- Stearns SC (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM (1979) *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Blackwell Scientific Publ, Oxford
- Swift MJ (1984) Soil biology and fertility in the tropics: A proposal for a collaborative programme of research. *Biol Int* 5: 1-38
- Swift MJ, Anderson JM (1993) Biodiversity and ecosystem function in agricultural systems. In: *Biodiversity and Ecosystem Function*. Schulze ED(eds). Springer-Verlag, Berlin 523p
- Taylor LR (1961) Aggregation, variance and the mean. *Nature* 189: 732-735
- Taylor LR (1971) Aggregation as a species characteristic. In: GP Patil, EC Pielou, WE Waters (eds), *Statistical Ecology Volume 1: Spatial patterns and statistical distributions*. Pennsylvania University press, University park pp: 357-377
- Taylor LR, Woiwod IP, Perry JN (1978) The density-dependance of spatial behaviour and rarity of randomness. *J Animal Ecol* 47: 383-406
- Taylor LR (1984) Assessing and interpreting the spatial distributions of insect populations. *Annual review of entomology* 29:321-357
- Taylor LR, Perry JN, Woiwod IP, Taylor PAJ (1988) Specificity of the spatial power law exponent in ecology and agriculture. *Nature* 332:721-722
- Tian G (1995) Breakdown of plant residues with contrasting chemical compositions under humid tropical conditions: effects of earthworms and millepedes. *Soil Biol Biochem* 27: 277-280
- Thioulouse J, Chessel D (1987) Les analyse multitableaux en écologie factorielle I. - de la typologie d'état à la typologie de fonctionnement par l'analyse triadique. *Acta Oecol* 8: 463-480
- Thioulouse J (1990) Macmul and Graphmu: two Macintosh programs for the display and analysis of multivariate data. *Comp Geosci* 16: 1235-1240
- Thioulouse J, Chessel D, Champely S. (1995) Multivariate analysis of spatial patterns: a unified approach to local and global structures. *Environmental and Ecological Statistics* 2: 1-14.

Tioulouse J, Chessel D, Dolédec S, Olivier JM (1997) ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 7: 75-83

Tiwari SC, Mishra RR (1995) Earthworm density, biomass and production of cast in pineapple orchard soil. *Pedobiologia* 39: 434-441

Tomassone R, Dervin C, Masson JP (1993) Biométrie: Modélisation de phénomènes biologiques. Masson

Tondoh EJ, Lavelle P (1997) Effect of two organic residues on growth and cocoon production of the earthworm *Hyperiodrilus africanus* (Eudrilidae). *Eur J Soil Biol* 33: 13-18

Vaillaud M (1963) Ecologie des Lombrics de la savane de Singrobo (Côte d'Ivoire). DES, Paris 47p

Van Soest PJ, Wine RH (1967) Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. IV. determination of plant cell-wall constituents. *J Assoc Anal Chem* 51: 50-55

Venter JM, Reinecke AJ (1987) Can the commercial earthworm *Eisenia fetida* (Oligochaeta) reproduce parthenogenetically? *Rev Ecol Biol Sol* 24: 157-170

Vincent JP (1969) Recherche sur le peuplement en Oligochète de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Thèse de 3^e cycle, Paris VI 74p

Vuattoux R (1970) Observation sur l'évolution des strates arborées et arbustives dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann Univ Abidjan Serie E* 1: 285-315

Wallace MK, Hawkins DM (1994) Applications of geostatistics in plant nematology. *J Nematology* 26: 626-634

Wardle DA, Lavelle P (1997) Linkages between Soil Biota, Plant Litter Quality and Decomposition. In: G Cadisch, KE Giller (eds). *Driven by Nature: Plant litter and decomposition*. CAB International

Webster R, Olivier MA (1990) statistical methods in soil and land resource survey. Oxford: Oxford University Press 316p

Zak DR, Tilman D, Parmenter RR, Rice CW, Fisher FM, Vose J, Milchunas D, Martin WC (1994) Plant production and soil microorganisms in late-successional ecosystems: a continental-scale study. *Ecology* 75: 2333-2347

8. ANNEXES

Annexe 1a

Densité (moyenne \pm erreur standard) des populations de vers de terre récoltés en savane protégée du feu du juin 1994 à décembre 1995, n=19.

D. a.= *D. agilis*; *D. b.*: *D. baeri*; *H. a.*: *H. africanus*; *Eu*: petits Eudrilidae; *M. g.*: *M. ghanensis*; *A. sp*: *Agastrodrilus sp*; *D. t-n.*: *D. terrae-nigrae*; *M. l.*: *M. lamtoiana*

	<i>D.a.</i>	<i>D.b.</i>	<i>H.a.</i>	<i>M.a.</i>	<i>Eu</i>	<i>M.g.</i>	<i>A.sp</i>	<i>D.tn.</i>	<i>M.l.</i>	Total
ju	9.6 \pm 3.0	3.6 \pm 1.3	53.8 \pm 7.8	16.5 \pm 3.1	110.9 \pm 17.9	-	0.5 \pm 0.3	-	-	194.9 \pm 22.2
jt	2 \pm 3.5	1.3 \pm 0.8	53.8 \pm 7.5	23.4 \pm 4.8	93.8 \pm 14.3	-	0.6 \pm 0.3	-	0.1 \pm 0.1	193.0 \pm 20.1
au	27.6 \pm 6.4	3.1 \pm 1.2	46.2 \pm 10.1	25.6 \pm 4.7	96.7 \pm 18.0	-	0.5 \pm 0.2	-	0.1 \pm 0.1	199.8 \pm 25.7
sp	12.1 \pm 2.8	3.0 \pm 1.4	25.3 \pm 6.0	31.2 \pm 5.6	59.6 \pm 7.4	-	0.6 \pm 0.2	-	0.1 \pm 0.1	131.9 \pm 16.3
oc	12.8 \pm 3.3	7.7 \pm 2.1	67.4 \pm 13.7	41.9 \pm 11.3	145.8 \pm 38.7	-	0.6 \pm 0.4	-	-	276.2 \pm 43.6
nv	17.5 \pm 4.2	4.3 \pm 1.0	53.4 \pm 7.1	33.9 \pm 6.4	177.5 \pm 38.2	-	1.9 \pm 0.7	-	0.1 \pm 0.1	288.6 \pm 48.9
dc	8.4 \pm 1.9	7.0 \pm 2.1	21.4 \pm 3.6	19.9 \pm 4.1	66.7 \pm 9.2	-	0.3 \pm 0.2	-	0.1 \pm 0.1	123.8 \pm 13.2
ja	2.7 \pm 1.0	3.0 \pm 0.9	7.1 \pm 1.3	22.4 \pm 3.4	50.1 \pm 9.2	-	0.3 \pm 0.2	-	0.1 \pm 0.1	85.7 \pm 11.0
fv	1.2 \pm 0.5	2.2 \pm 0.8	10.4 \pm 2.7	15.4 \pm 3.4	37.3 \pm 5.8	0.1 \pm 0.1	0.1 \pm 0.1	-	-	66.7 \pm 10.0
mr	3.4 \pm 1.4	4.9 \pm 2.2	16.9 \pm 2.8	17.2 \pm 4.0	77.0 \pm 21.1	0.1 \pm 0.1	0.4 \pm 0.2	-	-	119.9 \pm 25.2
av	7.1 \pm 1.5	1.2 \pm 0.9	20.2 \pm 3.4	20.6 \pm 3.1	164.3 \pm 26.6	-	0.5 \pm 0.2	-	0.1 \pm 0.1	214.0 \pm 26.8
mi	9.0 \pm 2.2	7.4 \pm 5.3	24.8 \pm 4.4	14.1 \pm 3.7	108.6 \pm 21.7	-	0.8 \pm 0.3	2.0 \pm 2.0	-	166.7 \pm 30.5
ju	18.3 \pm 3.2	12.8 \pm 3.9	37.1 \pm 6.7	10.6 \pm 2.2	100.6 \pm 19.1	-	0.1 \pm 0.1	-	-	179.5 \pm 27.8
jt	24.2 \pm 5.2	18.0 \pm 2.9	43.7 \pm 6.9	20.2 \pm 3.2	162.1 \pm 19.0	-	0.4 \pm 0.3	-	0.3 \pm 0.2	268.9 \pm 24.3
au	11.1 \pm 4.3	18.2 \pm 4.7	29.0 \pm 7.3	20.3 \pm 5.4	77.4 \pm 11.3	-	0.4 \pm 0.2	-	0.7 \pm 0.3	157.0 \pm 18.1
sp	16.9 \pm 3.8	17.6 \pm 4.5	28.1 \pm 7.9	17.8 \pm 4.3	104.9 \pm 10.4	-	0.2 \pm 0.1	0.1 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	185.8 \pm 21.0
oc	7.7 \pm 1.8	14.5 \pm 3.0	18.0 \pm 3.1	13.7 \pm 3.3	108.0 \pm 13.4	-	0.2 \pm 0.1	0.5 \pm 0.2	0.1 \pm 0.1	162.7 \pm 16.2
nv	11.3 \pm 4.3	9.3 \pm 1.7	9.3 \pm 2.0	5.5 \pm 1.8	62.9 \pm 13.4	-	0.1 \pm 0.1	-	-	98.4 \pm 14.4
dc	5.1 \pm 1.3	6.7 \pm 1.4	3.5 \pm 6.1	4.6 \pm 1.0	26.0 \pm 7.4	-	0.2 \pm 0.1	-	0.1 \pm 0.1	46.3 \pm 8.9

Annexe 1b

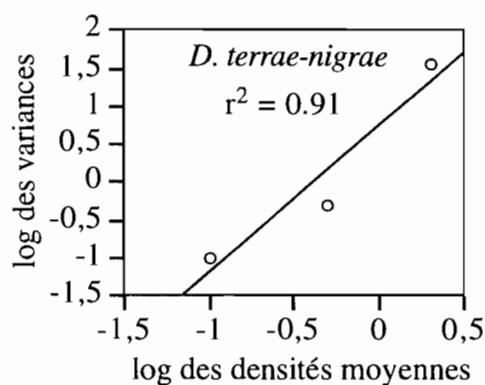
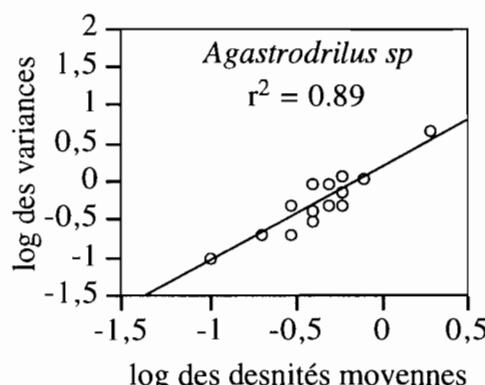
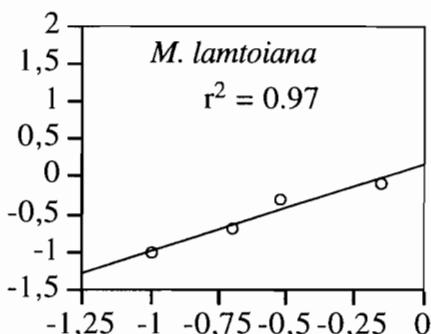
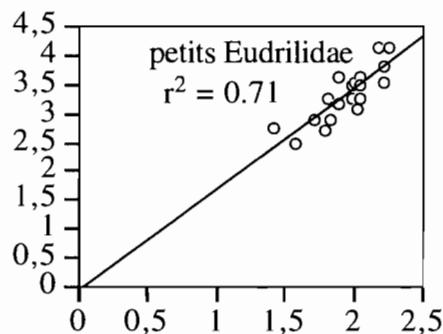
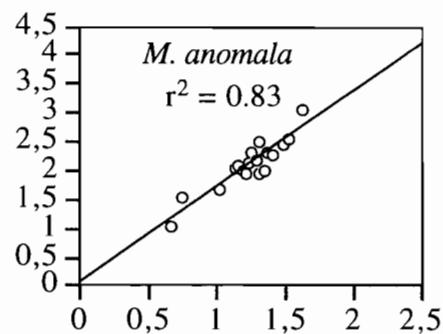
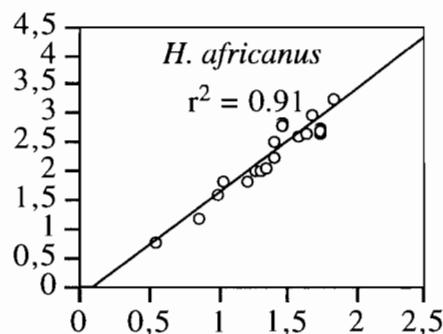
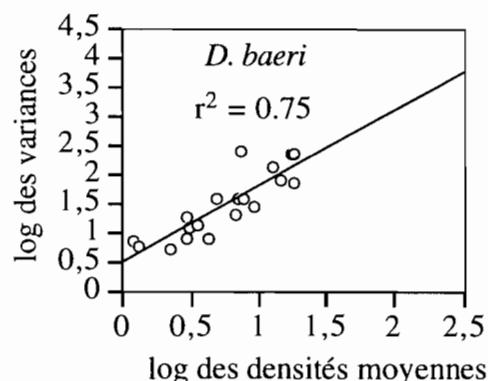
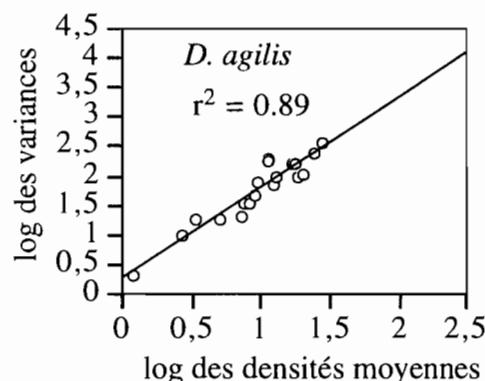
Biomasse (moyenne \pm erreur standard) des populations de vers de terre récoltés en savane protégée du feu du juin 1994 à décembre 1995, n=19.

a.= D. agilis; D. b.: D. baeri; H. a.: H. africanus; Eu: petits Eudrilidae; M. g.: M. ghanensis; A. sp: Agastrodrilus sp; D. t-n.: D. terrae-nigrae; M. l.: M. lamtoiana

	D.a.	D.b.	H.a.	M.a.	Eu	M.g.	A.sp	D.tn.	M.l.	Total
ju	2.4 \pm 0.7	1.7 \pm 0.7	18.9 \pm 2.7	15.1 \pm 3.5	4.4 \pm 0.8	-	0.3 \pm 0.2	-	-	41.8 \pm 5.7
jt	1.8 \pm 0.2	0.4 \pm 0.3	13.3 \pm 2.2	18.1 \pm 5.4	3.1 \pm 0.5	-	0.2 \pm 0.1	-	0.3 \pm 0.3	36.1 \pm 6.1
au	2.1 \pm 0.4	1.8 \pm 0.4	6.9 \pm 1.0	11.4 \pm 4.3	2.0 \pm 0.4	-	0.2 \pm 0.1	-	0.2 \pm 0.2	23.8 \pm 4.5
sp	1.7 \pm 0.4	2.1 \pm 0.8	5.9 \pm 1.4	9.8 \pm 2.2	2.0 \pm 0.3	-	0.2 \pm 0.1	-	0.1 \pm 0.2	21.2 \pm 3.4
oc	1.6 \pm 0.5	3.0 \pm 0.9	11.3 \pm 2.6	14.5 \pm 3.4	3.5 \pm 0.7	-	0.2 \pm 0.3	-	-	33.2 \pm 5.4
nv	2.3 \pm 0.7	1.8 \pm 0.5	9.1 \pm 1.7	25.9 \pm 5.3	4.1 \pm 0.6	-	0.6 \pm 0.3	-	0.3 \pm 0.4	42.5 \pm 7.6
dc	1.0 \pm 0.6	3.2 \pm 3.4	2.8 \pm 0.8	8.1 \pm 1.5	1.1 \pm 0.2	-	0.2 \pm 0.1	-	0.4 \pm 0.5	16.3 \pm 2.9
ja	0.4 \pm 0.1	0.7 \pm 0.2	0.9 \pm 0.2	5.8 \pm 0.9	0.6 \pm 0.1	-	0.1 \pm 0.04	-	0.2 \pm 0.2	8.2 \pm 0.9
fv	0.2 \pm 0.1	0.5 \pm 0.2	1.2 \pm 0.4	3.7 \pm 0.9	0.4 \pm 0.1	0.05 \pm 0.1	0.04 \pm 0.04	-	-	5.8 \pm 1.3
mr	0.9 \pm 0.4	2.1 \pm 0.6	4.1 \pm 1.0	8.2 \pm 2.2	2.0 \pm 0.6	0.2 \pm 0.2	0.1 \pm 0.03	-	-	17.1 \pm 3.3
av	2.7 \pm 0.7	2.1 \pm 1.8	6.9 \pm 1.6	14.9 \pm 2.9	5.2 \pm 0.6	-	0.1 \pm 0.1	-	0.1 \pm 0.1	31.2 \pm 4.1
mi	3.3 \pm 1.1	7.0 \pm 4.3	8.6 \pm 1.9	16.1 \pm 3.9	5.4 \pm 1.1	-	0.3 \pm 0.2	3.7 \pm 3.9	-	43.3 \pm 9.8
ju	2.9 \pm 0.6	5.6 \pm 1.0	13.4 \pm 2.3	10.2 \pm 1.8	4.5 \pm 0.8	-	0.02 \pm 0.02	-	-	35.9 \pm 4.7
jt	1.6 \pm 0.4	4.1 \pm 0.7	8.9 \pm 2.0	16.2 \pm 3.5	4.0 \pm 0.5	-	0.1 \pm 0.1	-	0.5 \pm 0.5	34.5 \pm 3.7
au	0.9 \pm 0.3	2.6 \pm 2.6	5.3 \pm 1.1	8.1 \pm 1.6	1.9 \pm 0.3	-	0.2 \pm 0.3	-	1.3 \pm 0.7	19.8 \pm 1.9
sp	1.7 \pm 0.3	9.6 \pm 2.5	8.4 \pm 2.0	12.2 \pm 2.4	4.5 \pm 0.8	-	0.1 \pm 0.04	0.1 \pm 0.1	2.2 \pm 2.0	38.0 \pm 4.6
oc	0.9 \pm 0.2	8.4 \pm 1.7	6.4 \pm 1.5	1 \pm 1.9	5.1 \pm 0.9	-	0.02 \pm 0.02	0.7 \pm 0.4	0.2 \pm 0.2	31.0 \pm 4.1
nv	1.0 \pm 0.4	3.8 \pm 0.8	1.9 \pm 0.5	3.7 \pm 1.4	1.3 \pm 0.2	-	0.03 \pm 0.03	-	-	11.5 \pm 1.6
dc	0.5 \pm 0.1	2.1 \pm 0.4	0.4 \pm 0.1	1.0 \pm 0.2	0.3 \pm 0.1	-	0.03 \pm 0.02	-	0.3 \pm 0.3	4.6 \pm 0.7

Annexe 2

Indice *b* de Taylor: régression linéaire du log des variances en fonction du log des moyennes des espèces de vers de terre.



Annexe 3a

MODELE DÉTERMINISTE du ver de terre *H. africanus*

```
defmod H. africanus (6)           déclaration de modèle (6 classes)
mat : a                          matrice a
vec : w                          vecteur population w

defvec w(6)                      déclaration de vecteur
n1, n2, n3, n4, n5, n6          entrées de vecteur

defmat a(6)
    0, 0, 0, 0 0 c
alpha.d.s0, 0, 0, 0, 0, 0
    0, s1, 0, 0, 0, 0
    0, 0, s, 0, 0, 0
    0, 0, 0, s, 0, 0
    0, 0, 0, 0, s, v

defvar n1 = 6                     effectif des cocons
defvar n2 = 6.4                   effectif des juvéniles
defvar n3 = 2.7                   effectif des immatures 1
defvar n4 = 0.8                   effectif des immatures 2
defvar n5 = 2.2                   effectif des immatures 3
defvar n6 = 1                     effectif des adultes
defvar n = n1 + n2 + n3 + n4 + n5 + n6      taille de la population

{ nombre de cocons produits par adulte
defvar c = 3

{ nombre de juvéniles produits par cocon
defvar d = 2
```

{ taux d'éclosion (α)

defvar alpha = 0.98

{ survie cocon

defvar $s\theta$ = 0.90

{ survie juvénile

defvar sJ = 0.77

{ survie immature

defvar s = 0.62

{ survie adulte

defvar v = 0.60

Annexe 3b

MODELE AVEC PÉRIODICITÉ ENVIRONNEMENTALE

defmod <i>H. africanus</i> (12)	déclaration de modèle (12 classes)
rel : r1, r1q, r2, r2q, r3, r3q, r4, r4q, r5, r5q, r6, r6q	modèle de relation
defrel r1 n1 = c.n6	relation 1 (cocons actifs) effectif cocons actifs
defrel r1q n1q = s0.q.n1 + s0q.q.n1q	relation 2 (cocons quiescents) effectif cocons quiescents
defrel r2 n2 = alpha.d.s0.(1-q).n1 + s0q.(1-q).n1q	relation 3 (juvéniles actifs) effectif juvéniles actifs
defrel r2q n2q = s1.q.n2 + s1q.q.n2q	relation 4 (juvéniles quiescents) effectif juvéniles quiescents
defrel r3 n3 = s1.(1-q).n2 + s1q.(1-q).n2q	relation 5 (immature 1 actifs) effectif immatures 1 actifs
defrel r3q n3q = s.q.n3 + sq.q.n3q	relation 6 (immature 1 quiescents) effectif immatures 1 quiescents
defrel r4 n4 = s.(1-q).n3 + sq.(1-q).n3q	relation 7 (immature 2 actifs) effectif immatures 2 actifs
defrel r4q n4q = s.q.n4 + sq.q.n4q	relation 8 (immatures 2 quiescents) effectif immatures 2 quiescents
defrel r5 n5 = s.(1-q).n4 + sq.(1-q).n4q	relation 9 (immature 3 actifs) effectif immatures 3 actifs
defrel r5q n5q = s.q.n5 + sq.q.n5q	relation 10 (immatures 3 quiescents) effectif immatures 3 quiescents
defrel r6 n6 = s.(1-q).n5 + sq.(1-q).n5q + v.(1-q).n6 + vq.(1-q).n6q	relation 10 (adultes) effectif adultes

defrel r6q	relation 11 (adultes q)
$n6q = v.q.n6 + vq.q.n6q$	effectif adultes quiescents
defvar n1 = 6	effectif cocons
defvar n1q = 0	effectif cocons q
defvar n2 = 6.4	effectif des juvéniles
defvar n2q = 0	effectif juvéniles q
defvar n3 = 2.7	effectif immatures 1
defvar n3q = 0	effectif immatures 1 q
defvar n4 = 0.8	effectif immatures 2
defvar n4q = 0	effectif immatures 2 q
defvar n5 = 2.2	effectif immatures 3
defvar n5q = 0	effectif immatures 3 q
defvar n6 = 1	effectif adultes
defvar n6q = 0	effectif adultes q
{ nombre total de cocons	
defvar nctot = n1 + n1q	
{ nombre total de juveniles	
defvar njtot = n2 + n2q	
{ nombre d'immatures	
defvar ni = n3 + n4 + n5	
{ nombre d'immatures quiescents	
defvar niq = n3q + n4q + n5q	

{ nombre total d'immatures

defvar n_{itot} = n_i + n_{iq}

{ nombre total d'adultes

defvar n_{atot} = n₆ + n_{6q}

{ taille de population

defvar n = n_{cotot} + n_{jtot} + n_{itot} + n_{atot}

{ nombre de cocons produits par adulte

defvar c = 3

{ nombre de juveniles produits par cocon

defvar d = 2

{ taux d'éclosion

defvar alpha = 0.98

{ indicateur de saison sèche

defvar ss = stepf(t,13,15) + stepf(t,20,23)

{ indicateur de quiescence

defrel relq

q = if(t<23,ss,prevf(q,23))

defvar q = 0

{ survie des cocons

defvar s₀ = 0.9

{ survie des cocons quiescents

defvar s_{0q} = 0.64

{ survie juvénile

defvar s₁ = 0.77

{ survie juvénile quiescent

defvar s_{1q} = 0.71

{ survie immature

defvar s = 0.62

{ survie immature quiescent

defvar sq = 0.68

{ survie adulte

defvar v = 0.60

{ survie adulte quiescent

defvar vq = 0.79

{ en saison humide le taux de croissance est de 1.129

Annexe 3c

MODÈLE AVEC STOCHASTICITÉ ENVIRONNEMENTALE: PÉRIODICITÉ ENVIRONNEMENTALE + "BRUIT ENVIRONNEMENTAL"

defmod <i>H. africanus</i> (12)	déclaration de modèle (12 classes)
rel : r1, r1q, r2, r2q, r3, r3q, r4, r4q, r5, r5q, r6, r6q	modèle de relation
defrel r1 n1 = c.n6	relation 1 (cocons actifs) effectif cocons actifs
defrel r1q n1q = s0.q.n1 + s0q.q.n1q	relation 2 (cocons quiescents) effectif cocons quiescents
defrel r2 n2 = alpha.d.s0.(1-q).n1 + s0q.(1-q).n1q	relation 3 (juvéniles actifs) effectif juvéniles actifs
defrel r2q n2q = s1.q.n2 + s1q.q.n2q	relation 4 (juvéniles quiescents) effectif juvéniles quiescents
defrel r3 n3 = s1.(1-q).n2 + s1q.(1-q).n2q	relation 5 (immature 1 actifs) effectif immatures 1 actifs
defrel r3q n3q = s.q.n3 + sq.q.n3q	relation 6 (immature 1 quiescents) effectif immatures 1 quiescents
defrel r4 n4 = s.(1-q).n3 + sq.(1-q).n3q	relation 7 (immature 2 actifs) effectif immatures 2 actifs
defrel r4q n4q = s.q.n4 + sq.q.n4q	relation 8 (immatures 2 quiescents) effectif immatures 2 quiescents
defrel r5 n5 = s.(1-q).n4 + sq.(1-q).n4q	relation 9 (immature 3 actifs) effectif immatures 3 actifs
defrel r5q n5q = s.q.n5 + sq.q.n5q	relation 10 (immatures 3 quiescents) effectif immatures 3 quiescents

defrel r6	relation 10 (adultes)
$n_6 = s.(1-q).n_5 + s_q.(1-q).n_{5q} + v.(1-q).n_6 + v_q.(1-q).n_{6q}$	effectif adultes
defrel r6q	relation 11 (adultes q)
$n_{6q} = v.q.n_6 + v_q.q.n_{6q}$	effectif adultes quiescents
defvar n1 = 21.2	effectif des cocons
defvar n1q = 0	effectif des cocons q
defvar n2 = 6.4	effectif des juvéniles
defvar n2q = 0	effectif juvéniles q
defvar n3 = 2.7	effectif immatures 1
defvar n3q = 0	effectif immatures 1 q
defvar n4 = 0.8	effectif immatures 2
defvar n4q = 0	effectif immatures 2 q
defvar n5 = 2.2	effectif immatures 3
defvar n5q = 0	effectif immatures 3 q
defvar n6 = 1	effectif adultes
defvar n6q = 0	effectif adultes q
{ nombre total de cocons	
defvar nctot = n1 + n1q	
{ nombre total de juveniles	
defvar njtot = n2 + n2q	

{ nombre d'immatures
defvar n_i = n₃ + n₄ + n₅

{ nombre d'immatures quiescents
defvar n_{iq} = n_{3q} + n_{4q} + n_{5q}

{ nombre total d'immatures
defvar n_{itot} = n_i + n_{iq}

{ nombre total d'adultes
defvar n_{atot} = n₆ + n_{6q}

{ taille de population
defvar n = n_{ctot} + n_{jtot} + n_{itot} + n_{atot}

{ nombre de cocons produits par adulte
defvar c = 3

{ nombre de juveniles produits par cocon
defvar d = 2

defvar f = gaussf(alpha*d,0.26)

{ taux d'éclosion
defvar alpha = beta1f(0.98,0.1)

{ indicateur de saison sèche
defvar ss = stepf(t,13,15) + stepf(t,20,23)

{ indicateur de quiescence
defrel relq
q = if(t<23,ss,prevf(q,23))

defvar q = 0

{ survie des cocons
defvar s0 = beta1f(0.9,0.2)

{ survie des cocons quiescents
defvar s0q = beta1f(0.64,0.2)

{ survie juvénile
defvar s1 = beta1f(0.77,0.2)

{ survie juvénile quiescent
defvar s1q = beta1f(0.71,0.2)

{ survie immature
defvar s = beta1f(0.62,0.2)

{ survie immature quiescent
defvar sq = beta1f(0.68,0.2)

{ survie adulte
defvar v = beta1f(0.60,0.2)

{ survie adulte quiescent
defvar vq = beta1f(0.79,0.2)

{ en saison humide le taux de croissance est de 1.129

Annexe 4a

Variation interannuelle du coefficient d'autocorrélation spatiale I de Moran de la densité des vers de terre. L'amplitude des classes est de 5.3 m; $p(H_0)$ indique la probabilité d'obtenir la valeur du coefficient sous l'hypothèse nulle

petits Eudrilidae			1994		1995		1996	
Classes de distance	Limites inférieures (m)	Limites supérieures (m)	I de Moran	$p(H_0)$	I de Moran	$p(H_0)$	I de Moran	$p(H_0)$
1	0.0	5.3	0.275	0.000*	0.101	0.065	0.221	0.001*
2	5.3	10.6	0.179	0.000*	0.079	0.048	0.121	0.007
3	10.6	15.9	0.062	0.009	-0.019	0.388	-0.008	0.529
4	15.9	21.2	-0.029	0.297	-0.063	0.071	0.016	0.23
5	21.2	26.5	-0.038	0.215	-0.012	0.481	-0.062	0.079
6	26.5	31.8	-0.087	0.010	-0.037	0.219	-0.079	0.022
7	31.8	37.1	-0.072	0.040	-0.002	0.584	-0.09	0.014
8	37.1	42.4	-0.072	0.075	0.014	0.297	0.069	0.037
9	42.4	47.7	-0.014	0.468	0.027	0.219	0.068	0.05
10	47.7	53.0	-0.069	0.273	0.023	0.369	-0.122	0.132
11	53.0	58.3	-0.18	0.080	-0.233	0.037	-0.331	0.005
12	58.3	63.6	-0.088	0.398	-0.577	0.034	-0.292	0.181

<i>M. anomala</i>			1994		1995		1996	
Classes de distance	Limites inférieure (m)	Limites supérieures (m)	I de Moran	$p(H_0)$	I de Moran	$p(H_0)$	I de Moran	$p(H_0)$
1	0.0	5.3	0.203	0.002*	-0.049	0.298	0.088	0.09
2	5.3	10.6	0.136	0.003*	-0.086	0.081	0.003	0.402
3	10.6	15.9	0.101	0.000*	0.030	0.103	-0.032	0.245
4	15.9	21.2	-0.025	0.335	-0.027	0.316	0.005	0.333
5	21.2	26.5	-0.07	0.054	-0.04	0.206	-0.052	0.130
6	26.5	31.8	-0.137	0.000*	0.012	0.266	0.004	0.346
7	31.8	37.1	-0.106	0.005	-0.011	0.494	-0.015	0.450
8	37.1	42.4	-0.066	0.103	0.014	0.292	-0.036	0.279
9	42.4	47.7	0.004	0.386	0.012	0.323	0.048	0.112
10	47.7	53.0	0.286	0.002*	-0.06	0.310	-0.021	0.456
11	53.0	58.3	0.243	0.021	7E-04	0.466	-0.035	0.422
12	58.3	63.6	0.345	0.127	-0.062	0.434	-0.245	0.226

* Probabilités significatives au niveau de probabilité de Bonferroni $\alpha' = 0.05/12 = 0.00417$

Annexe 4b.

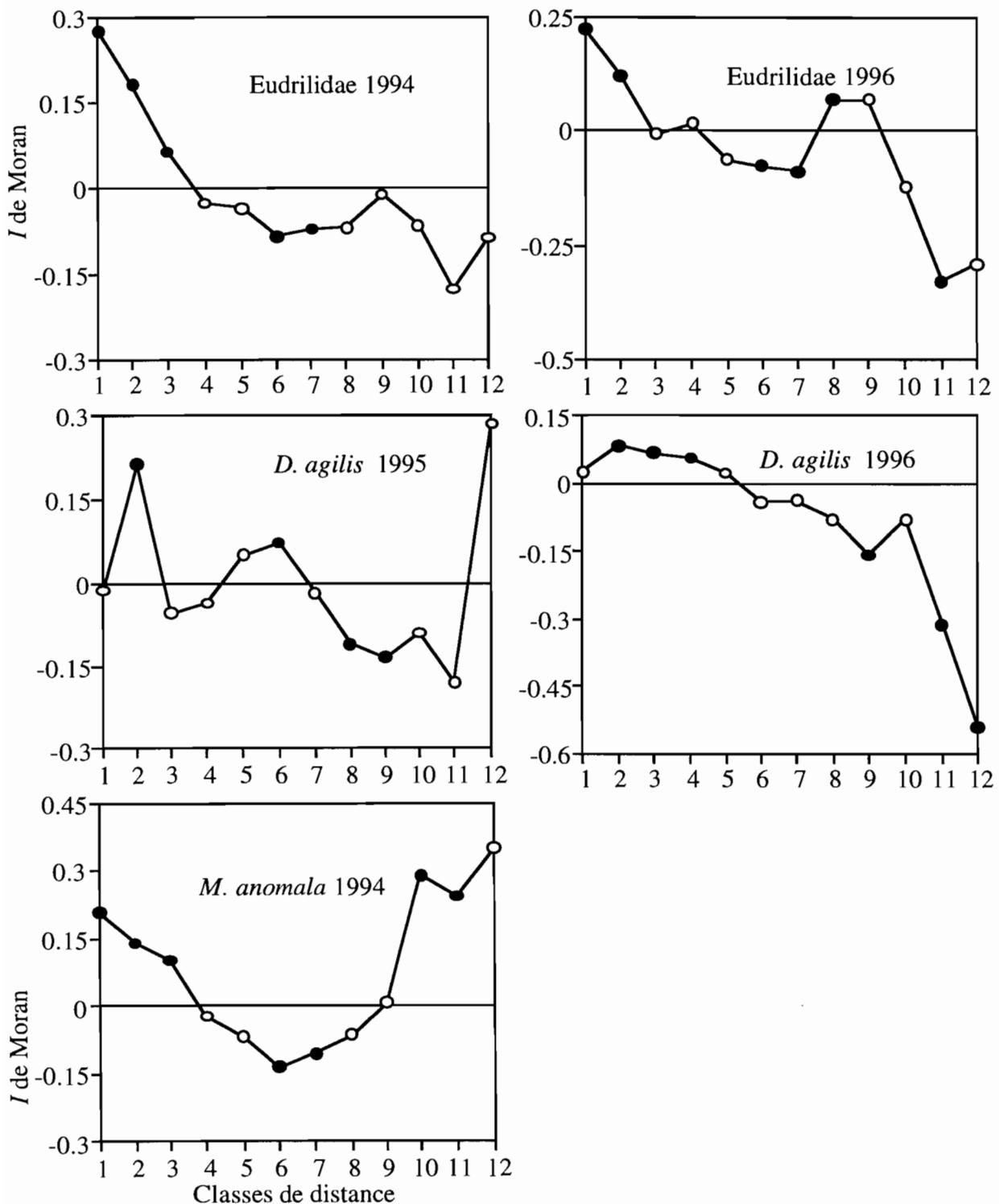
Variations interannuelles du coefficient d'autocorrélation spatiale I de Moran de la densité du ver de terre *D. agilis*. L'amplitude des classes est de 5.3 m; p(H0) indique la probabilité d'obtenir la valeur du coefficient sous l'hypothèse nulle.

Classes de distance	Limites		I de Moran	1994		1995		1996	
	inférieures (m)	supérieures (m)		p(H0)	I de Moran	p(H0)	I de Moran	p(H0)	
1	0.0	5.3	-0.056	0.266	-0.013	0.482	0.025	0.318	
2	5.3	10.6	-0.001	0.565	0.213	0.000*	0.081	0.045	
3	10.6	15.9	0.007	0.296	-0.057	0.072	0.066	0.008	
4	15.9	21.2	-0.033	0.265	-0.036	0.234	0.055	0.036	
5	21.2	26.5	-0.054	0.118	0.050	0.052	0.019	0.217	
6	26.5	31.8	0.029	0.125	0.072	0.009	-0.043	0.167	
7	31.8	37.1	0.043	0.074	-0.021	0.385	-0.039	0.219	
8	37.1	42.4	-0.026	0.362	-0.113	0.010	-0.082	0.055	
9	42.4	47.7	-0.054	0.178	-0.137	0.004*	-0.158	0.001*	
10	47.7	53.0	-0.082	0.236	-0.090	0.214	-0.079	0.246	
11	53.0	58.3	0.038	0.350	-0.182	0.085	-0.312	0.008	
12	58.3	63.6	-0.125	0.356	0.284	0.173	-0.541	0.045	

* Probabilités significatives au niveau de probabilité de Bonferroni $\alpha' = 0.05/12 = 0.00417$

Annexe 5.

Corrélogramme spatial des petits Eudrilidae, des espèces *D. agilis* et *M. anomala*. Ronds noirs: valeur individuelle de l'indice significative au risque de 5 %. Ronds blancs: valeurs non significatives. Le seuil de signification globale du corrélogramme est à $0.05/12=0.00417$ (correction de Bonferroni).



Annexe 6a. Variation temporelle de l'indice I de Moran du carbone organique du sol

Classes de distance	Limites inf. (m)	Limites sup. (m)	1995		1996	
			I	p(H0)	I	p(H0)
1	0.0	5.3	0.1562	0.011	0.1876	0.003*
2	5.3	10.6	0.1164	0.009	0.2202	0.000*
3	10.6	15.9	0.0509	0.026	0.1253	0.000*
4	15.9	21.2	0.0042	0.344	0.0128	0.260
5	21.2	26.5	-0.0773	0.033	-0.1231	0.001*
6	26.5	31.8	-0.0175	0.415	-0.0983	0.005
7	31.8	37.1	-0.0245	0.347	-0.0866	0.018
8	37.1	42.4	-0.1553	0.001*	-0.1249	0.005
9	42.4	47.7	-0.031	0.331	-0.0399	0.266
10	47.7	53.0	-0.112	0.154	0.0162	0.396
11	53.0	58.3	0.1091	0.168	0.1610	0.084
12	58.3	63.6	0.2623	0.189	0.0187	0.463

*Probabilités significatives au niveau de probabilité de Bonferroni $\alpha'=0.05/12=0.00417$

Annexe 6b. Variation interannuelle de l'indice I de Moran de l'azote total du sol

Classes de distance	Limites inf. (m)	Limites sup. (m)	1995		1996	
			I	p(H0)	I	p(H0)
1	0.0	5.3	0.1468	0.016	0.1607	0.010
2	5.3	10.6	0.1334	0.004*	0.1033	0.017
3	10.6	15.9	0.0534	0.022	0.0730	0.004*
4	15.9	21.2	-0.0144	0.452	0.0192	0.206
5	21.2	26.5	-0.0771	0.033	-0.0606	0.083
6	26.5	31.8	-0.0103	0.497	-0.0739	0.031
7	31.8	37.1	-0.0168	0.427	0.0029	0.361
8	37.1	42.4	-0.1558	0.000*	-0.1223	0.006
9	42.4	47.7	-0.0646	0.127	-0.0587	0.154
10	47.7	53.0	-0.1054	0.170	-0.0800	0.242
11	53.0	58.3	0.1689	0.075	-0.0723	0.308
12	58.3	63.6	0.7269	0.009	-0.5684	0.036

*Probabilités significatives au niveau de probabilité de Bonferroni $\alpha'=0.05/12=0.00417$

Annexe 6c

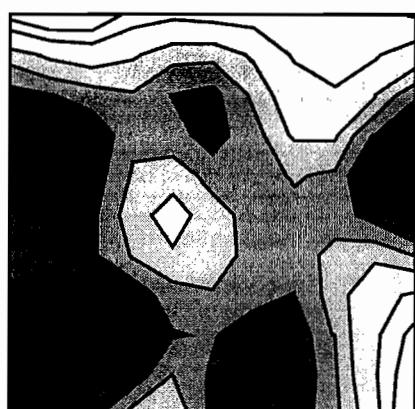
Variation interannuelle de l'indice I de Moran du rapport C/N du sol

Classes de distance	Limites inf. (m)	Limites sup. (m)	1995		1996	
			I	p(H0)	I	p(H0)
1	0.0	5.3	0.3806	0.000*	0.5786	0.000*
2	5.3	10.6	0.1764	0.000*	0.4187	0.000*
3	10.6	15.9	0.122	0.000*	0.3211	0.000*
4	15.9	21.2	0.1239	0.000*	0.2137	0.000*
5	21.2	26.5	0.0198	0.207	0.0647	0.021
6	26.5	31.8	-0.0246	0.336	-0.1190	0.001*
7	31.8	37.1	-0.0573	0.099	-0.2023	0.000*
8	37.1	42.4	-0.2618	0.000*	-0.3424	0.000*
9	42.4	47.7	-0.3697	0.000*	-0.5355	0.000*
10	47.7	53.0	-0.3821	0.000*	-0.8481	0.000*
11	53.0	58.3	-0.3586	0.003*	-1.1294	0.000*
12	58.3	63.6	-0.3776	0.118	-1.7839	0.000*

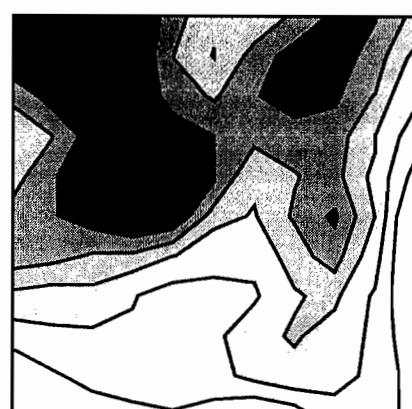
*Probabilités significatives au niveau de probabilité de Bonferroni $\alpha'=0.05/12=0.00417$

Annexe 7

Distribution spatiale des petits Eudrilidae, des espèces *D. agilis* et *M. anomala*.



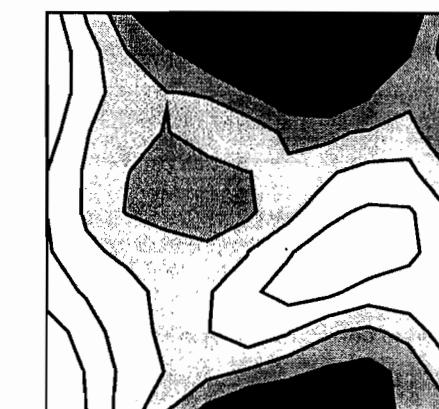
D. agilis 1995



D. agilis 1996



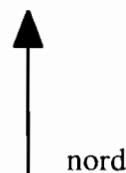
petits Eudrilidae 1994



petits Eudrilidae 1996

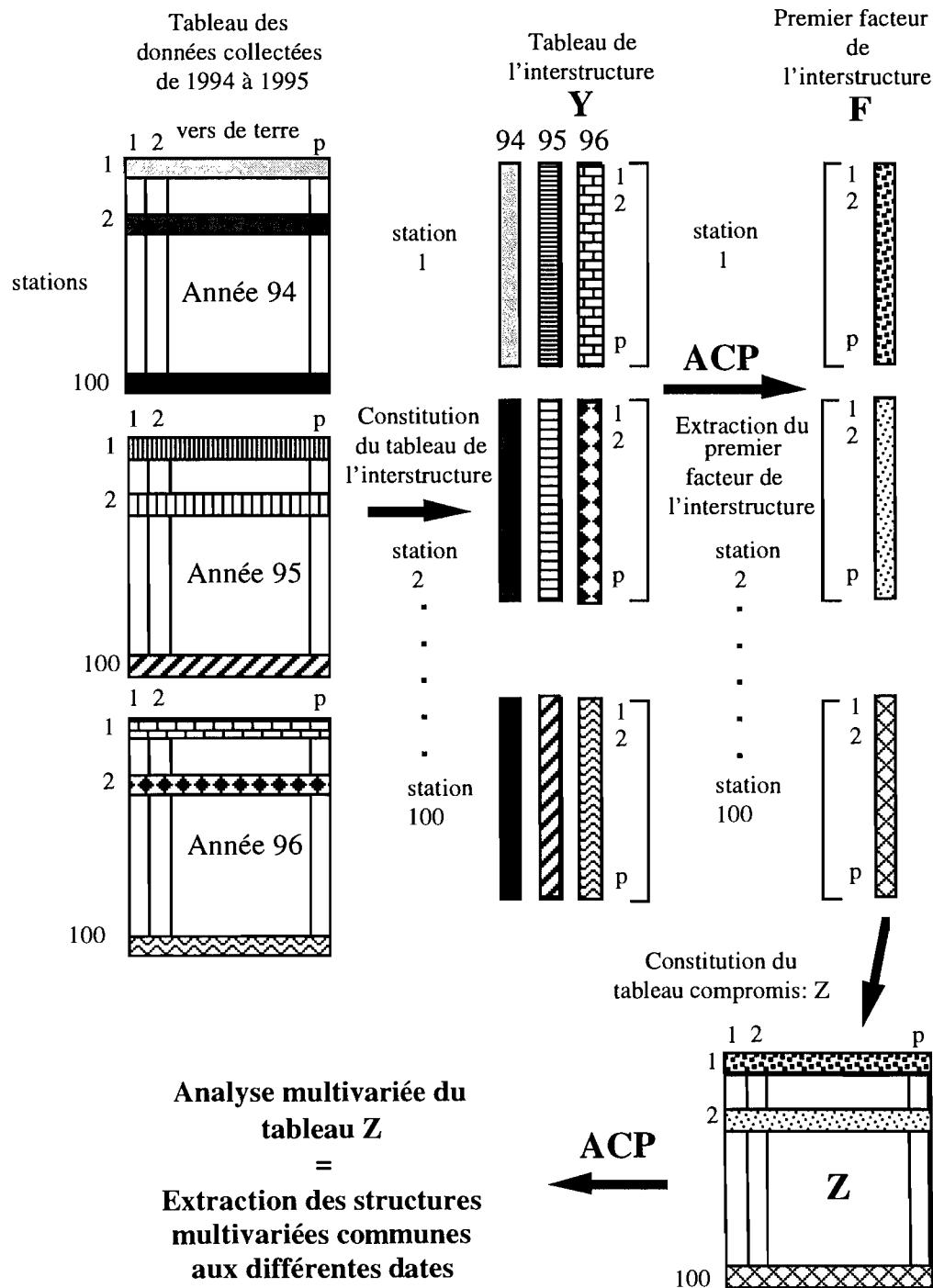


M. anomala 1994



Annexe 8

Schéma général de l'Analyse Triadique Partielle: constitution et analyse du tableau de l'interstructure Y et construction du tableau Z du premier compromis à partir du facteur 1 de l'ACP de Y. Z est ensuite analysé par une ACP ordinaire (modifié d'après Rossi 1998).



Annexe 9

Coefficient d'autocorrélation spatiale I de Moran des deux premiers axes des compromis 1 et 2. Limites inf: Limites inférieures, Limites sup: Limites supérieures. L'amplitude de classes de distances est de 5.3 m, $p(H_0)$ indique la probabilité d'obtenir la valeur du coefficient sous l'hypothèse nulle.

			C.1 Axe 1		C.1 Axe 2		C.2 Axe 1		C.2 Axe 2	
Classes de dist.	Limites inf (m)	Limites sup (m)	I	$p(H_0)$	I	$p(H_0)$	I	$p(H_0)$	I	$p(H_0)$
1	0.0	5.3	0.2385	0.000*	0.1263	0.031*	0.0403	0.245	0.0178	0.350
2	5.3	10.6	0.1661	0.001*	0.0558	0.110	0.0408	0.171	0.0218	0.275
3	10.6	15.9	0.1198	0.000*	-0.0525	0.089	-0.0372	0.194	0.0034	0.333
4	15.9	21.2	0.0280	0.142	-0.0468	0.152	0.0181	0.214	-0.0354	0.237
5	21.2	26.5	0.0145	0.251	-0.0296	0.297	-0.0330	0.265	-0.0060	0.545
6	26.5	31.8	-0.0424	0.173	-0.0233	0.350	0.0141	0.239	0.0239	0.158
7	31.8	37.1	-0.1360	0.000*	0.0277	0.150	-0.0038	0.568	-0.0349	0.247
8	37.1	42.4	-0.1915	0.000*	0.1192	0.002*	-0.0523	0.169	0.0421	0.117
9	42.4	47.7	-0.1514	0.002*	0.0351	0.171	-0.0145	0.463	-0.0901	0.046
10	47.7	53.0	-0.1004	0.183	-0.2784	0.004*	-0.0283	0.427	-0.0216	0.454
11	53.0	58.3	-0.1096	0.211	-0.5736	0.000*	-0.1115	0.206	-0.2770	0.015
12	58.3	63.6	0.3834	0.102	-0.4787	0.065	-0.0913	0.396	0.2363	0.211

*Probabilités significatives au niveau de probabilité de Bonferroni $\alpha'=0.05/12=0.00417$

RÉSUMÉ

Hyperodrilus africanus est un ver de terre très répandu en Afrique de l'Ouest (Bénin, Togo, Nigeria, Côte d'Ivoire) et en Afrique Centrale (Congo, République Démocratique du Congo). La distribution régionale et l'adaptation aux milieux perturbés (agro-écosystèmes) font de ce ver, une espèce potentiellement utilisable dans les expérimentations de maintien ou de gestion de la fertilité des sols dans les systèmes de cultures à faibles intrants. Il apparaît alors nécessaire d'étudier la biologie et l'écologie de cette espèce. Dans une parcelle de savane mis en défend de la réserve de Lamto (Côte d'Ivoire) où l'espèce est apparue dans les années 1980, des études de laboratoire et de terrain ont été menées dans le but de comprendre le fonctionnement de ses populations. *H. africanus* est un épi-endogé polyhumique de taille moyenne dont l'activité et les fluctuations d'abondance des individus sont calquées sur le rythme saisonnier: une phase de croissance en saison humide suivie d'une phase de décroissance et de quiescence (stratégie efficace de survie) en période sèche. La durée de vie maximale d'un individu est estimée en moyenne à 8 mois. Grâce à sa forte capacité d'expansion (importante fécondité: 30 cocons adulte⁻¹ an⁻¹; taux net de reproduction: 2.24 individus; temps de génération: 3 mois; parthénogénèse), *H. africanus* est devenu en l'espace de deux décennies une espèce clé du peuplement de vers de terre de la savane protégée du feu. La grande saison sèche est le principal facteur qui régule l'effectif des populations. En milieu naturel, les populations sont à l'équilibre car leur taux de croissance est voisin de 1. Le devenir d'une population dépend de la survie des immatures et adultes. Le phénomène d'extinction peut survenir à long terme à la suite d'une variabilité de l'environnement.

La stabilité de la structure spatio-temporelle du peuplement de vers de terre à l'échelle de trois ans se traduit par une opposition entre *H. africanus* (fonction décompactante du sol) et *M. anomala* (fonction compactante du sol), principaux groupes fonctionnels à structure spatiale opposée dans l'hypothèse d'une régulation de la structure du sol de la savane protégée du feu.

Mots clés: Vers de terre tropicaux, *Hyperodrilus africanus*, démographie, stratégies adaptatives, structures spatiales.