

Modélisation de la dynamique d'une population de vers de terre *Lumbricus terrestris* au champ. Contribution à l'étude de l'impact des systèmes de culture sur les communautés lombriciennes

Céline Pelosi

► To cite this version:

Céline Pelosi. Modélisation de la dynamique d'une population de vers de terre *Lumbricus terrestris* au champ. Contribution à l'étude de l'impact des systèmes de culture sur les communautés lombriciennes. Sciences de la Terre. AgroParisTech, 2008. Français. <NNT : 2008AGPT0057>. <tel-00336523>

HAL Id: tel-00336523

<https://pastel.archives-ouvertes.fr/tel-00336523>

Submitted on 4 Nov 2008

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

pour obtenir le grade de

Docteur

de

**l'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement
(Agro Paris Tech)**

présentée et soutenue publiquement par

Céline PELOSI

le 7 octobre 2008

**MODELISATION DE LA DYNAMIQUE D'UNE POPULATION DE VERS DE
TERRE *LUMBRICUS TERRESTRIS* AU CHAMP**

**CONTRIBUTION A L'ETUDE DE L'IMPACT DE SYSTEMES DE CULTURE SUR LES
COMMUNAUTES LOMBRICIENNES**

Directeur de thèse : Jean ROGER-ESTRADE

Co-encadrant : Michel BERTRAND

UMR 211 Agronomie INRA/AgroParisTech, F-78850 Thiverval-Grignon

Devant le jury :

Philippe DEBAEKE, Directeur de Recherche, **INRA**
Joann WHALEN, Professeur, **Université McGill**
Patrick LAVELLE, Professeur, **Université Pierre et Marie Curie**
Jean ROGER-ESTRADE, Professeur, **AgroParisTech**
Thierry SPATARO, Maître de Conférences, **AgroParisTech**

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur

À mon grand-père

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de thèse, Jean Roger-Estrade, pour sa disponibilité, sa bonne humeur, sa gentillesse et pour m'avoir fait confiance il y a trois ans. Ma reconnaissance va également à Michel Bertrand pour sa bienveillance, son humour et ses conseils, qui m'ont souvent permis de prendre du recul par rapport à mon travail et d'appréhender cette thèse de manière sereine.

Patrick Lavelle m'a transmis son intérêt pour la faune du sol et plus particulièrement pour les vers de terre ; c'est donc un peu grâce à lui que j'en suis là aujourd'hui et je suis honorée qu'il ait accepté de faire partie du jury.

David Makowski m'a apporté son aide pour la construction du modèle, relayé par Cédric Naud. Les conseils donnés par Thierry Doré ont également été précieux. Je souhaite leur exprimer ma gratitude.

Je remercie l'équipe technique de l'INRA de Grignon et plus particulièrement Gilles Grandeau, Richard Gosse, Dominique Le Floch et Mathieu Bazot, qui ont contribué à la mise en place de mes dispositifs expérimentaux et à la gestion de mes échantillons. Je n'oublie pas Christine Souin, Béatrice Le Fouillen et Véronique Tanneau qui ont cherché mes vers dans la terre. Christophe Montagnier et son équipe, ainsi que Patrick Saulas, m'ont apporté leur aide sur les sites de Versailles et de Grignon. Merci également aux membres de l'équipe de l'INRA de Mons pour leur accueil et leur aide sur le terrain.

Je tiens aussi à remercier les membres de mon comité de pilotage, Jane Lecomte, Claire Chenu, Yvan Capowiez et Jacques Caneill, qui ont contribué à faire évoluer ce projet dans le bon sens, Joann Whalen et Philippe Debaeke qui ont accepté d'être les rapporteurs de ce travail de thèse, et Thierry Spataro qui a, sans hésiter, bien voulu examiner ce mémoire.

Ma gratitude va aussi tout particulièrement à Marion Casagrande pour sa joie de vivre, son soutien et ses couleurs vestimentaires. Nous avons vraiment partagé de bons moments et nous nous sommes soutenues mutuellement. Je n'oublie pas Élise Pelzer et Céline Ronfort qui m'ont souvent motivé pour la gym, Arnaud et Lorène qui ont bien traité mon chat pendant mes escapades à Toulouse ainsi que Cécile, Edouard et Baptiste.

Merci enfin à ma mère et à ma soeur...parce qu'on peut toujours compter sur la famille !

Sans oublier Vincent... son soutien et ses encouragements permanents, son optimisme, sa patience et ses conseils m'ont aidé à réaliser ce projet sereinement.

TABLE DES MATIÈRES

Chapitre 1 - Introduction générale et problématique	1
1. Fonctions et services écosystémiques	2
1.1. La création de galeries	3
1.2. Bioturbation et évolution de la matière organique	3
1.2.1. L'alimentation et les rejets	3
1.2.2. La création de middens	5
1.3. Interaction avec d'autres organismes	5
2. Effet des pratiques agricoles sur la démographie des populations lombriciennes	6
2.1. Effets défavorables aux vers de terre	7
2.1.1. Diminution de la ressource en carbone	7
2.1.2. Travail du sol, pesticides et tassement	8
2.1.2.1. Le labour	8
2.1.2.2. L'utilisation de pesticides	9
2.1.2.3. Le tassement du sol	10
2.2. Effets favorables aux vers de terre	10
3. Biologie et dynamique des populations de lombriciens	12
3.1. Le cycle de vie	12
3.2. Les facteurs du milieu influençant le cycle de vie	13
3.2.1. La température et l'humidité du sol	14
3.2.2. La matière organique	14
3.2.3. Le pH et le type de sol	15
4. Démarche de la thèse	16
 Chapitre 2 –Méthode de prélèvement des communautés lombriciennes	 18
1. Introduction	20
2. Materials and methods	21
2.1. Sites and cropping systems	21
2.2. Experimental design and earthworm sampling methods	21
2.3. Chemicals	22
2.4. Statistical analysis	22
3. Results	23
3.1. Species and age class composition of the earthworm community	23
3.2. Comparison of expellant effect in the simple method	23
3.3. Comparison of expellant effect in the combined method	24
4. Discussion	24

Chapitre 3 - WORMDYN : Un modèle de dynamique de la population de Lumbricus terrestris en champ cultivé _____ 27

1. Introduction	30
2. Materials and methods	32
2.1. The WORMDYN model	32
2.2. Parameter values	35
2.2.1. Boundaries of the environmental condition classes	35
2.2.2. Lefkovitch Matrix parameters	36
2.2.2.1. Survival (CC_1) and hatching (CJ_1) of cocoons	36
2.2.2.2. Juvenile survival (JJ_1) and development to sub-adults (JS_1)	37
2.2.2.3. Sub-adult survival (SS_1) and development to adults (SA_1)	37
2.2.2.4. Adult survival (AA_1)	38
2.2.2.5. Fecundity (AC_1)	38
2.3. Assessment of the model predictions	39
2.3.1. Data	39
2.3.2. Model predictions	40
2.4. Sensitivity analysis principle	41
3. Results and discussion	42
3.1. Model predictions	42
3.2. Sensitivity analysis	44
4. Conclusion	45

Chapitre 4 : Etude de l'impact de systèmes de culture sur les communautés lombriciennes ; analyse du comportement de WORMDYN _____ 46

1. Structure de la communauté de vers de terre en systèmes conventionnel, biologique et sous couvert végétal vivant permanent. Évaluation pendant trois ans dans un essai de longue durée.	50
1.1. Introduction	52
1.2. Materials and methods	53
1.2.1. Site and cropping systems	53
1.2.2. Earthworm sampling method	54
1.2.3. Statistical analysis	54
1.3. Results and discussion	55
1.3.1. Earthworm species	55
1.3.2. Year sampling effect	55
1.3.3. Cropping system effect	56
1.3.3.1. Diversity	56
1.3.3.2. Density and biomass	56
1.4. Conclusion	59
2. Analyse du comportement du modèle WORMDYN sur les données de La Cage.	60
2.1. Présentation des données climatiques utilisées	60
2.2. Comportement de WORMDYN	61
2.3. Discussion	61

Discussion générale et perspectives	64
1. Echantillonnage des communautés lombriciennes	67
1.1. Limites liées à la méthode d'échantillonnage	67
1.2. Période d'échantillonnage pour l'initialisation de WORMDYN	68
2. Amélioration de la qualité prédictive de WORMDYN	68
2.1. Structure du modèle	69
2.1.1. Augmentation du nombre de classes démographiques	69
2.1.2. Modification du pas de temps	69
2.2. Paramétrisation du modèle	70
2.2.1. Ajout de classes de température et d'humidité	70
2.2.2. Prise en compte de la ressource trophique et des relations de compétition	70
2.2.3. Prise en compte des effets directs des pratiques culturales	71
2.2.4. Effet de seuils de température et d'humidité	72
2.2.5. Paramétrisation avec expérience d'élevage	72
2.2.6. Application du modèle à d'autres espèces	74
Références bibliographiques	75
Annexes	87
Annexe 1 - Clé d'identification des espèces de vers de terre	87
Annexe 2 - Protocole d'identification des espèces de vers de terre	89
Annexe 3 - Schéma des caractères externes d'un ver de terre (Bouché, 1972)	90
Annexe 4 - Photos des espèces rencontrées (Pelosi)	91
Annexe 5 - Liste des publications scientifiques et posters / communications	95

Chapitre 1

Introduction générale et problématique

Tableau 1.1. Exemple de répartition de la faune dans un sol brun non cultivé des régions tempérées (Bachelier, 1978).

Types	Types d'organismes	Nombre par m ²
Microfaune	Protozoaires	10 ⁸ à 50 ⁸
	Nématodes	10 ⁶ à 20 ⁶
Mésafaune	Microarthropodes < 1 mm	
	- collemboles	20 ³ à 500 ³
	- acariens	20 ³ à 500 ³
	Enchytréides	10 ⁴ à 50 ⁴
Macrofaune	Lombriciens	50 à 400
	Mollusques	10 à 10 ²
	Arthropodes > 1 mm	10 ³ à 10 ⁴

Chapitre 1 - Introduction générale et problématique

La faune du sol, que l'on répartit habituellement en fonction de la taille des organismes qui la composent en trois groupes distincts, micro-, méso- et macrofaune, (Tableau 1.1.) recouvre de nombreux taxons, comprenant eux-mêmes des centaines voire des milliers d'espèces (Bachelier, 1978 ; Dindal, 1990 ; Gobat *et al.*, 2003). C'est donc une source de biodiversité importante qu'il convient de préserver car ces organismes ont des rôles essentiels pour le maintien de la qualité du sol, que l'on peut définir comme l'aptitude à fournir un certain nombre de biens et de services écosystémiques utiles pour les sociétés humaines (Daily *et al.*, 1997 ; Millenium Ecosystem Assessment, 2005 ; Wall, 2004). Ainsi, la faune du sol participe à la décomposition de la matière organique et à la biodisponibilité des nutriments pour les plantes et les microorganismes du sol. Elle joue également dans la création et la conservation de la structure du sol (Mayeux et Savanne, 1996).

En moyenne, en prairie permanente, la faune du sol comprend quelques 260 millions d'individus au m² (Gobat *et al.*, 2003), constituant une biomasse de 1,5 t ha⁻¹ (150 g m⁻²). Près de 1 000 espèces d'invertébrés ont pu être comptabilisées dans un mètre carré de sol d'une hêtraie européenne (Schaefer et Schauermaun, 1990). Il y a environ 20 000 à 40 000 espèces de bactéries par gramme de sol et il existe entre 105 et 106 espèces microbiennes (Tiedje, 1995). La macrofaune correspond aux organismes ayant une taille comprise entre 4 et 80 mm (Bachelier, 1978). Comprenant un très grand nombre de taxons, elle joue un rôle clé dans la régulation des propriétés physiques des sols et de la biodiversité des organismes plus petits (microflore, microfaune et mésofaune) (Lavelle et Spain, 2001).

Les lombriciens (Annélides, Oligochètes) représentent une composante majeure de la macrofaune du sol puisque, dans la plupart des écosystèmes terrestres, ils dominent en biomasse. En 1994, plus de 3 600 espèces de vers de terre avaient été recensées dans le monde, auxquelles s'ajoutaient plus de soixante nouvelles espèces chaque année. On estime à 7 000 environ le nombre total d'espèces, la majorité vivant sous les tropiques (Lavelle *et al.*, 1998). En France, Bouché (1972) a recensé environ 180 espèces de lombriciens. Cet auteur a proposé de classer les vers de terre en trois catégories écologiques, basées sur des critères morphologiques (pigmentation, taille), comportementaux (alimentation, construction de galeries, mobilité) et écologiques (longévité, temps de génération, prédation, survie à la sécheresse) (Bouché, 1972) (Figure 1.1. et Tableau 1.2.).

Figure 1.1. Caractéristiques et localisation des trois catégories écologiques de vers.

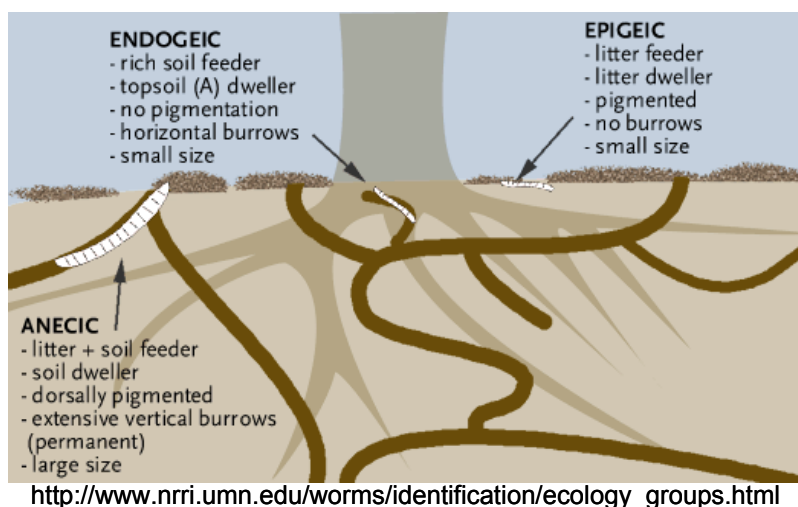


Tableau 1.2. Principales caractéristiques des trois catégories écologiques de vers de terre décrites par Bouché (1972 ; 1977) (MO = Matière Organique).

	Espèce épigée	Espèce anécique	Espèce endogée
Alimentation	Litière décomposée à la surface du sol ; peu ou pas d'ingestion de sol	MO décomposée à la surface du sol, dont une part est emmenée dans les galeries ; un peu d'ingestion de sol	Sol minéral avec préférence pour matériau riche en MO
Pigmentation	Sombre, souvent ventrale et dorsale	Moyennement sombre, souvent uniquement dorsale	Peu ou pas pigmenté
Taille adultes	Petite à moyenne (10-30 mm)	Grande (10-110 cm)	Moyenne (1-20 cm)
Galeries	Pas ; quelques galeries dans 1 ^{ers} cm de sol par espèces intermédiaires	Grandes galeries verticales et permanentes dans horizon minéral	Galeries continues, extensives, sub-horizontales, souvent dans les 15 premiers cm de sol
Mobilité	Mouvements rapides en réponse à perturbation	Retrait rapide dans galerie mais plus lents que les épigés	Généralement lents
Longévité	Relativement courte	Relativement longue	Intermédiaire
Temps de génération	Court	Long	Court
Survie à sécheresse	Sous forme de cocons	Quiescence	Diapause
Prédation	Très importante, surtout par oiseaux, mammifères et arthropodes prédateurs	Importante, surtout quand ils sont en surface, un peu protégés dans leur galerie	Faible ; un peu par oiseaux qui creusant le sol et arthropodes prédateurs

Les anéciques sont des vers pigmentés de grande taille qui vivent dans des galeries verticales permanentes et se nourrissent de matière organique en surface et contenue dans le sol.

Les endogés sont des vers non pigmentés, de taille moyenne, vivant généralement dans les premiers centimètres de sol où ils construisent un réseau de galeries sub-horizontales. Ils se nourrissent de la matière organique contenue dans le sol. Il existe trois sous-catégories d'endogés : polyhumiques, mésohumiques et oligohumiques, en fonction de leur position au sein du profil donc du type et de la teneur en matière organique du sol qu'ils ingèrent. Plus les vers vivent profondément, moins le sol qu'ils consomment est riche en matière organique. Les endogés qui ingèrent le sol le plus pauvre en matière organique sont des oligohumiques, alors que les polyhumiques consomment du sol des horizons superficiels, riches en matières organiques en voie de décomposition.

Enfin, les épigés sont des vers pigmentés de petite taille qui vivent dans la litière de surface et se nourrissent des matières organiques en décomposition dans cette litière. Ils ne creusent pas, même si certaines espèces intermédiaires peuvent créer de petites galeries très superficielles. Les espèces épigées, vivant à la surface du sol, sont les plus exposées aux aléas climatiques, à la prédation et aux opérations culturales (travail du sol, pesticides) ; ces espèces sont par conséquent assez rares en milieu cultivé.

Les épigés, les endogés et les anéciques représentent respectivement environ 1, 20 et 80 % de la biomasse lombricienne du sol en milieux tempérés (Bouché, 1972).

Cependant, cette classification en catégories écologiques est un peu arbitraire, dans la mesure où il existe un continuum entre les groupes : un certain nombre d'espèces présente ainsi des caractéristiques propres à différentes catégories écologiques. Par exemple, *L. terrestris* est un épi-anécique puisqu'il vit dans une galerie verticale permanente et peut descendre très profondément dans le sol mais se nourrit en surface.

Dans un premier temps, nous verrons que ces catégories écologiques ont des fonctions et des impacts différents sur l'agrosystème. De même, et c'est ce dont nous discuterons ensuite, elles réagissent différemment aux activités anthropiques.

1. Fonctions et services écosystémiques

Le terme de « fonction » est ici utilisé dans le sens « d'utilité » ; il désigne les rôles que jouent les vers de terre dans l'agrosystème. Les services écosystémiques désignent les bénéfices que la société tire du fonctionnement des écosystèmes (Millennium Ecosystem Assessment, 2005) et plus précisément ici, les bénéfices tirés de la présence de lombriciens dans les écosystèmes cultivés. Dès la fin du XIX^{ème} siècle, Darwin (1881) évoquait l'importance des lombriciens dans la formation, la dynamique et la fertilité des sols. Il écrit : "The plough is one of the most ancient and most valuable of man's inventions; but long

Photo 1.1. Structures construites par des vers de terre a) coupe d'une galerie, avec une déjection et b) turricule, à la surface du sol (Photos Pelosi).



before he existed the land was regularly ploughed and still continued to be thus ploughed by earthworms”. Plus récemment, les vers de terre ont été promus au grade d’« ingénieurs de l’écosystème », au sens décrit par Jones *et al.* (1994) : ils modifient directement ou indirectement la disponibilité des ressources pour d’autres organismes de la biocénose. Ils ont un rôle important au sein des agrosystèmes car ils participent à la dynamique physique, chimique et biologique du sol, à travers trois principales fonctions : la création de galeries, l’alimentation et les rejets ainsi que la création de middens (vois ci-dessous).

1.1. La création de galeries

La création de galeries peut être une réponse des vers de terre à différentes contraintes telles que la teneur en nourriture et en eau, la température ou le degré d’oxygénation (Jégou *et al.*, 2000). Les galeries des vers de terre augmentent la macroporosité du sol et, par conséquent, contribuent à son aération (Lavelle, 1997) et à l’infiltration de l’eau. Elles facilitent aussi la pénétration des racines (Photo 1.1.a) ainsi que les mouvement des invertébrés (Jégou *et al.*, 2002). Une meilleure infiltration de l’eau peut minimiser le ruissellement, l’érosion et le transport d’éléments dissous dans l’eau de surface, ce qui réduit les risques de pollution des sols. Mais, à l’inverse, les galeries de vers de terre peuvent accélérer le transfert en profondeur des produits phytosanitaires vers les nappes phréatiques. Ce transfert rapide, qui s’opère par écoulement turbulent dans les galeries d’anéciques, ne laisse pas le temps aux microorganismes d’agir pour détoxifier ou dégrader un certain nombre de produits.

Par ailleurs, en creusant leurs galeries, les vers de terre mélangent les horizons du sol et enfouissent les résidus des cultures. Ce phénomène de bioturbation joue un rôle important dans la fragmentation et la minéralisation de la matière organique du sol. Cluzeau *et al.* (1987) ont montré que la diminution des activités lombriciennes dans le sol pouvait entraîner une forte perturbation du recyclage de la matière organique.

Un autre aspect de l’action positive des vers sur la composante physique du sol est celui de leur effet sur la stabilité structurale : en produisant des turricules (voir ci-dessous), dont la stabilité structurale est plus élevée que celle des agrégats environnants, ils accroissent la résistance à la battance et à l’érosion.

1.2. Bioturbation et évolution de la matière organique

1.2.1. L’alimentation et les rejets

Aristote a dit des vers de terre qu’ils sont « les intestins de la Terre ». Les vers de terre sont omnivores (Edwards et Bohlen, 1996 ; Sims et Gerard, 1999) car, s’ils se nourrissent principalement des fragments de matériel végétal plus ou moins dégradés et incorporés dans

le sol, ils ingèrent également des microorganismes vivants, des champignons, de la micro- et de la mésofaune vivante ou morte. On distingue deux régimes alimentaires chez les vers de terre : d'une part, les détritivores, qui se nourrissent de litière végétale et de racines mortes situés à la surface ou dans les horizons de surface, riches en matières organiques. Il s'agit principalement des anéciques et des épigés. D'autre part, les vers de terre géophages qui ingèrent de grandes quantités de sol au niveau des horizons plus profonds. Ce sont essentiellement des endogés. Perel (1977) distinguait ainsi les vers de terre qui « fabriquent » l'humus de ceux qui le consomment.

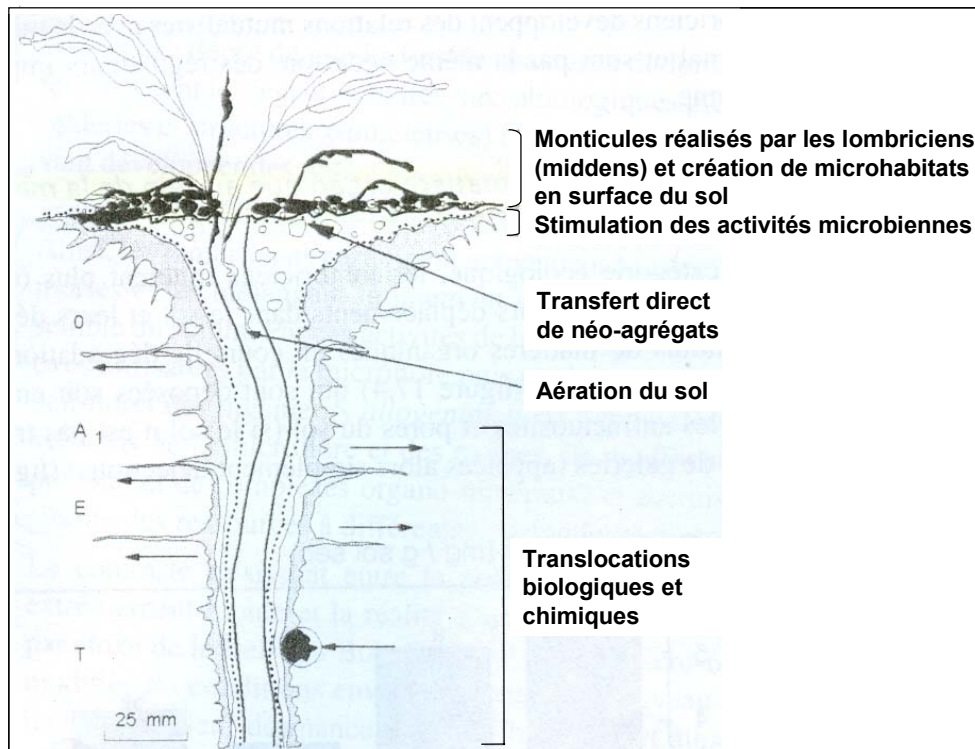
La production journalière de rejets varie fortement entre espèces. En régions tempérées, la quantité journalière de sol qui transite dans le tube digestif d'un ver varie entre 0.08 et 0.50 g de sol sec/g ver pour les anéciques et entre 0.07 et 0.80 g de sol sec/g ver pour les épigés. Les vers endogés tropicaux excrètent quant à eux entre 1 et 7 g/g/jour pour les adultes et jusqu'à 35 g/g/jour pour les juvéniles de *Millsonia anomala* (Lavelle et Spain, 2001).

Les activités alimentaires et de rejet des vers de terre affectent différemment la matière organique du sol en fonction de l'échelle de temps considérée puisqu'à court terme, l'activité des vers de terre favorise la minéralisation de la matière organique alors qu'à long terme, ils participent à la formation de l'humus et à la stabilité structurale.

A court terme, les matières organiques (mortes ou vivantes) ingérées par les lombriciens sont dégradées et mélangées à la fraction minérale du sol durant le transit intestinal. Au cours de ce processus, dans lequel interviennent activement les microorganismes du tube digestif, les propriétés physiques et chimiques du sol sont modifiées. En excréant les matières ingérées, les vers de terre modifient alors localement le sol. Les rejets sont enrichis en nutriments utilisables par les microorganismes et les plantes. La biomasse et l'activité microbienne sont ainsi localement favorisées (Tiunov et Scheu, 1999) car les rejets sont généralement plus riches en azote, en phosphore et en matières organiques humifiées que le sol environnant. Ainsi, Cluzeau *et al.* (1994) ont montré, dans le vignoble champenois, qu'une augmentation de la biomasse lombricienne entraînait une augmentation de la biomasse microbienne. Celle-ci favorise à son tour la minéralisation de la matière organique et la libération de nutriments. Le processus est donc amplifié, ce qui explique l'importance du rôle des vers de terre en tant que régulateurs des cycles biogéochimiques dans les sols cultivés (Tiunov et Scheu, 1999 ; Eriksen-Hamel et Whalen, 2007a).

On appelle turricules les rejets présents à la surface du sol (Photo 1.1.a) et déjections ceux qui sont déposées sur les parois des galeries (Photo 1.1.b). La taille des turricules varie de quelques millimètres à quelques centimètres et dépend de celle des espèces (Darwin, 1881). La drilosphère est la fraction de la terre qui est passée par le tube digestif des vers de

Figure 1.2. Coupe longitudinale d'une galerie lombricienne avec le monticule associant déjections et fragments organiques, réalisée par une espèce anécique (Cluzeau *et al.*, 2005, d'après Dindal, 1990). Ce schéma montre les différentes actions exercées sur le sol par les vers de terre : stimulation de l'activité microbienne en surface, création d'agrégats stables protégeant les matières organiques et libération d'éléments minéraux le long des parois des galeries (dans la drilosphère).



terre et qui constitue la paroi des galeries. L'épaisseur moyenne de la drilosphère est de 2 mm (Bouché, 1975) mais peut atteindre 5 à 10 mm autour des galeries de *L. terrestris* en forêt. Ce résultat a été mis en évidence en comparant les caractéristiques chimiques et l'activité microbienne des parois d'une galerie à du sol environnant (Tiunov et Scheu, 1999).

A long terme, l'activité des vers de terre induit la production de matières organiques stables, qui se retrouvent physiquement protégée à l'intérieur des déjections. (Gobat *et al.*, 2003). Les vers de terre participent ainsi à la séquestration du carbone.

1.2.2. La création de middens

Certaines espèces de vers anéciques comme *Lumbricus terrestris* forment des amas au niveau de l'orifice de leur galerie, à la surface du sol. Ces structures, appelées middens (Hamilton et Sillman, 1989) sont constitués de débris organiques plus ou moins enfouis à l'entrée des galeries et mélangés avec des turricules déposés à la surface (Figure 1.2.). Les conditions de température et d'humidité régnant au sein de ces petits monticules entraînent un développement des activités microbiennes qui utilisent le substrat des composés facilement assimilables contenus dans les déjections des lombriciens et les fragments organiques (Cluzeau *et al.*, 2005). Ces fragments organiques, partiellement dégradés, sont ensuite consommés par le ver occupant la galerie et progressivement enfouis au sein du profil.

1.3. Interaction avec d'autres organismes

Les vers de terre ont également d'autres rôles, moins étudiés mais tout aussi importants, dont on commence seulement à prendre conscience. Ils participent à la libération de substances (vitamines, protéines) qui stimulent la croissance des plantes (Edwards et Bohlen, 1996). L'origine de ces substances, produites indirectement par les microorganismes associés au tube digestif des vers de terre ou à leurs structures (turricules, galeries), n'est pas encore complètement connue et il semble que cet effet soit spécifique aux espèces de plantes et de vers de terre étudiées (Cluzeau *et al.*, 2005).

Par ailleurs, Scheu (2003) rapporte plusieurs études montrant un effet direct des populations de vers de terre sur la croissance, la composition des communautés de plantes ainsi que sur la susceptibilité des plantes aux herbivores. Cependant, il précise qu'il n'y a pas d'information suffisante pour renseigner les mécanismes impliqués.

Les vers de terre peuvent également, en levant les dormances de certaines graines, permettre leur germination et contribuer à la dissémination des espèces végétales concernées. Par ailleurs, ils participent à la dispersion de propagules de mycorhizes et contribuent ainsi au bon fonctionnement de la rhizosphère. Hutchinson et Kamel (1956) ont montré que *L. terrestris* participait à la dispersion des spores de champignons du sol.

De plus, une étude récente a montré qu'ils pouvaient affecter les populations de nématodes phytoparasites (Blouin *et al.*, 2005) ; les auteurs font l'hypothèse que la présence

de vers de terre *Millsonia anomala* stimule l'expression de trois gènes de réponse au stress qui induisent une tolérance de la plante aux nématodes. D'autres auteurs avancent l'idée d'un effet direct des vers sur les nématodes eux-mêmes, dont la viabilité serait affectée par le transit dans le tube digestif. On trouve également dans la littérature la description d'un effet indirect sur les nématodes passant par des modifications de la structure du sol, du régime hydrique et du recyclage des nutriments au sein de l'agrosystème, phénomènes qui défavoriserait les populations de nématodes et/ou rendrait la plante plus tolérante (Cluzeau *et al.*, 2005).

Enfin, les vers de terre servent de ressource alimentaire à bon nombre d'organismes carnivores et insectivores, de la taupe à la chouette en passant par les hérissons, les mouettes, les renards et certains coléoptères prédateurs (Sims et Gerard, 1999). Leur présence (ou leur absence) affecte ainsi la biodiversité à de nombreux niveaux trophiques, allant des microorganismes aux mammifères.

Toutefois, pour être complet dans ce tableau de la description des rôles des vers de terre au sein de l'agrosystème, il faut signaler que, dans certains cas, ils peuvent avoir un effet néfaste. C'est le cas, par exemple, des « espèces compactantes », qui influencent négativement la structure du sol en formant une croûte superficielle en surface (Blanchart *et al.*, 1999). Il faut cependant souligner que cet effet, observé au Brésil, a été induit par un déséquilibre de la communauté lombricienne ayant entraîné l'explosion démographique d'une espèce dont les rejets se sont accumulés à la surface du sol, entraînant la fermeture de celle-ci. Un autre exemple est donné par la contribution des lombriciens à la dispersion des populations de pathogènes et de nématodes phytoparasites (Brown *et al.*, 1999) qui peuvent endommager les racines. Enfin, quelques auteurs ont observé que les Lumbricidés de zone tempérée ingéraient parfois des racines vivantes. Cependant, aucun effet net sur la croissance n'a été relevée (Cluzeau *et al.*, 2005) et Brown *et al.* (1999) ont montré que les racines ne représentaient qu'une infime partie des contenus intestinaux d'une trentaine d'espèces de vers.

Les vers de terre jouent donc un rôle central dans l'amélioration et le maintien de la productivité des agrosystèmes. Cependant, les parcelles cultivées constituent un biotope très perturbé (et très perturbant) pour ces organismes peu mobiles qui subissent directement ou indirectement les conséquences des modes de gestion des sols.

2. Effet des pratiques agricoles sur la démographie des populations lombriciennes

Les lombriciens sont présents dans la plupart des écosystèmes terrestres, excepté dans les déserts chauds ou glacés. L'abondance et la biomasse de vers rencontrées dépendent des systèmes considérés et de la pression anthropique exercée. Compte tenu de leur rôle au sein

des écosystèmes, de leur sensibilité aux contraintes environnementales et de leur grande abondance dans la majorité des sols tempérés, les lombriciens sont proposés comme bioindicateurs de la biodiversité et de la qualité du sol (Mayeux et Savanne, 1996 ; Fragoso, 1997 ; Decaëns *et al.*, 1999) ainsi que de l'impact environnemental des systèmes de culture (Chabert, 1999 ; Paoletti, 1999).

Les densités de vers de terre se situent généralement entre 50 et 400 vers m⁻², excédant parfois les 1 000 vers m⁻² (Lee, 1985) ; la biomasse vivante de vers de terre se situe entre 30 et 100 g m⁻² (Lavelle et Spain, 2001) mais peut dépasser 300 g m⁻² (Lee, 1985). En milieu cultivé, la densité et la biomasse de vers de terre sont généralement très variables et la taille des populations est intermédiaire entre celle trouvée dans les habitats les plus stériles (trop acides, trop secs ou trop froids) et celle des prairies naturelles, qui abritent en général un très grand nombre de vers de terre (Edwards et Bohlen, 1996).

En théorie, tous les éléments du système de culture (l'ensemble des techniques culturales comme la nature des espèces cultivées) peuvent jouer sur le niveau des populations de vers de terre et leur diversité spécifique. Le travail du sol, l'application de produits phytosanitaires ainsi que le tassement affectent négativement les communautés lombriciennes alors que la fertilisation, le chaulage et l'irrigation leur sont généralement favorables. Cependant, on constate une diversité, une densité et une biomasse souvent inférieure en milieu cultivé (Smeaton *et al.*, 2003). Ce constat peut être expliqué par trois effets : une ressource en carbone plus faible, une mortalité directe liée à l'épandage de produits toxiques et aux outils et des modifications du milieu liées au travail du sol et au tassement.

2.1. Effets défavorables aux vers de terre

2.1.1. Diminution de la ressource en carbone

La ressource en carbone est moins abondante et moins diverse en parcelle agricole qu'en milieu naturel comme en prairie ou en forêt. En effet, dans la plupart des cas, seuls les résidus de culture constituent une source de nourriture pour les vers de terre. Dans certaines situations seulement, des matières organiques sont apportées (voir partie 2.2. ci-dessous) mais ceci ne concerne pas la majorité des systèmes de grandes cultures. En général, la ressource en matière organique n'est donc disponible qu'à de brefs moments dans l'année (après la récolte) et elle ne convient pas à toutes les catégories écologiques de lombriciens. Dans la plupart des cas, les résidus de culture sont enfouis au sein du profil de sol. Seuls les endogés peuvent alors y avoir accès, les épigés et les anéciques se nourrissant en surface. Dans certains cas et principalement dans les systèmes en semis direct, les résidus de culture sont laissées à la surface mais les endogés sont alors défavorisés. Seules les espèces adaptées à ces conditions ainsi qu'à la qualité et à la quantité de matière organique disponible seront donc capables de survivre et de se développer dans les milieux cultivés. C'est la raison pour laquelle ces

milieux abritent moins de diversité, de densité et de biomasse lombricienne que les systèmes naturels.

Par ailleurs, la présence d'autres espèces et/ou individus de la même espèce peut induire de la compétition inter- et/ou intra-spécifique pour la ressource alimentaire. Plusieurs auteurs ont mis en évidence des effets de la compétition sur la longueur, la profondeur et la taille des galeries (Jégou *et al.*, 2001) ou encore sur la croissance des individus (Lowe et Butt, 2002 ; Eriksen-Hamel et Whalen, 2007b). Lowe et Butt (1999) ont montré que le taux de reproduction *Lumbricus rubellus* pouvait être négativement affecté par une compétition interspécifique avec *L. terrestris* pour la matière organique de surface.

2.1.2. Travail du sol, pesticides et tassement

En milieu cultivé, les populations de vers subissent des agressions directes ou indirectes liées aux pratiques culturales chimiques et/ou mécaniques comme le labour, l'application de pesticides ou le tassement du sol.

2.1.2.1. Le labour

Le labour affecte négativement les populations de vers qui sont atteintes directement via des dommages mécaniques, une exposition aux prédateurs et un phénomène de dessiccation dû au retournement du sol (Edwards et Bohlen, 1996; Chan, 2001). De plus, le labour provoque des dommages indirects comme la destruction des galeries (donc de l'habitat pour certaines espèces), l'enfouissement de la matière organique ainsi que des changements de conditions physiques comme la température et l'humidité du sol, induits par une modification de la structure du sol.

Le labour affecte la densité, la biomasse mais également la composition et la diversité des communautés de lombriciens (Chan, 2001 ; Kladvko, 2001). En effet, les différentes catégories de vers ne sont pas affectées de la même manière. Les anéciques sont les plus touchés par cette pratique car ils sont plus susceptibles de subir des dommages mécaniques en raison de leur grande taille. De plus, les galeries verticales dans lesquelles ils vivent sont facilement détruites lors du passage de la charrue. Enfin, après un labour, ces vers n'ont plus accès à la ressource alimentaire, enfouie au sein du profil. Les épigés, vivant à la surface du sol et peu nombreux en systèmes agricoles, sont également défavorisés par le labour parce qu'ils n'ont plus accès à la ressource nutritive. Les endogés sont les moins touchés par cette pratique et peuvent même être favorisés par l'enfouissement des matières organiques dans le sol (Wyss et Glasstetter, 1992 ; Nuutinen, 1992). Ils ont alors plus facilement accès à la ressource et peuvent se développer et se reproduire plus rapidement. Malgré cela, globalement, la plupart des auteurs décrivent un impact négatif du labour. Evans et Guild (1948a) ne constatent pas de diminution des populations lombriciennes dans les six premiers

mois suivant le labour mais ils décrivent un déclin de 70 % et 80 % de la densité et de la biomasse de vers de terre, respectivement, au bout 5 ans.

Le travail du sol superficiel est nettement moins néfaste que le labour car il est moins profond et ne retourne pas le sol mais il peut tout de même porter préjudice aux populations de vers de terre, notamment à travers la destruction des habitats. Le semis direct, quant à lui, favorise le développement des lombriciens, et en particulier le retour des anéciques. Tebrügge et Düring (1999) ont montré qu'après plus de 5 ans, la biomasse lombricienne était de 180 kg ha⁻¹ pour le labour, 500 kg ha⁻¹ pour le travail superficiel et 1 500 kg ha⁻¹ pour le semis direct.

Cependant, la suppression du labour provoque une multiplication des adventices car les graines restent en surface et peuvent germer dès que les conditions le permettent. Un recours plus important aux produits phytosanitaires est souvent observé chez les agriculteurs pratiquant une simplification du travail du sol.

2.1.2.2. L'utilisation de pesticides

Les pesticides généralement utilisés en grande culture sont les herbicides, les fongicides et les molluscicides. Leur nuisibilité vis-à-vis des populations lombriciennes dépend du type d'application (épandage de granulés, pulvérisation, etc.), de la période d'application, de la matière active qu'ils renferment, de la fréquence et de l'intensité d'application mais également du comportement des vers de terre et des conditions climatiques (Edwards et Bohlen, 1996). Les espèces épigées sont les plus exposées aux effets néfastes des pesticides car ils vivent à la surface du sol. Les anéciques, bien qu'ils se nourrissent en surface, et les endogés, semblent moins affectés par l'application de tels produits chimiques.

Bien qu'avant leur homologation, des tests de toxicité des pesticides soient réalisés sur les vers de terre, l'application de tels produits peut modifier la diversité taxonomique des communautés (Cluzeau *et al.*, 1987 ; Cluzeau et Fayolle, 1988 ; Tebrügge et Düring, 1999). Même si peu d'herbicides semblent avoir un effet vraiment néfaste sur les populations de vers lorsqu'ils sont employés aux doses préconisées (Bachelier, 1978 ; Lee, 1985), certaines molécules utilisées comme fongicides, comme le Carbendazim (Cook et Swait, 1975) ou le Thiabendazole (Roark et Dale, 1979), sont reconnues comme pouvant avoir un effet dépressif sur les densités lombriciennes. L'application d'herbicides peut également provoquer des effets indirects importants car ils réduisent la quantité de ressource nutritive disponible pour les vers.

2.1.2.3. Le tassement du sol

La compaction du sol est, en système de grande culture, une conséquence du passage des engins agricoles. Ce phénomène peut détruire les galeries mais également tuer les vers de terre eux-mêmes, par écrasement. Les galeries horizontales les plus proches de la surface du sol, celles des endogés, sont plus sensibles aux effets de la compaction que les galeries verticales ou obliques et plus profondes des anéciques (Jégou *et al.*, 2002). Le tassement peut donc réduire la densité et la diversité des populations lombriciennes (Langmaack *et al.*, 1999).

2.2. Effets favorables aux vers de terre

Malgré l'existence de techniques qui peuvent s'avérer très néfastes pour les communautés lombriciennes, il existe des pratiques culturelles favorables, même si elles ne contrebalancent généralement pas les effets négatifs cités précédemment.

Tout d'abord, la fertilisation minérale et l'apport d'amendements organiques accroissent la quantité de biomasse produite et donc de résidus disponibles pour les vers de terre. L'épandage de matières organiques sur les sols cultivés permet d'atténuer les impacts négatifs d'une acidification des sols liée à une limitation du chaulage et/ou à l'utilisation de fertilisation minérale. D'après Cluzeau *et al.* (1994), des apports de composts urbains sur 12 ans, dans une vigne expérimentale du Comité Interprofessionnel des Vins de Champagne, entraînent une augmentation de 30 % des biomasses lombriciennes, anéciques en particulier. Un apport de matières organiques aura des conséquences sur le développement des activités lombriciennes et donc sur la porosité, la rétention d'eau et les activités microbiennes. Curry (1976) et Anderson *et al.* (1983) ont montré qu'un apport de lisier ou de fumier augmentait rapidement les populations de vers. Cependant, certains lisiers peuvent avoir des effets néfastes liés à la présence d'ammoniac (Curry, 1976). La plupart des fertilisants inorganiques favorisent le développement des populations de vers de terre car en accroissant le rendement, ils entraînent une augmentation de la quantité de résidus de culture retournant au sol (Edwards et Lofty, 1979 ; Lofs-Holmin, 1983). Cependant, certains auteurs comme Potter *et al.* (1985) ou Hansen et Engelstad (1999) ont constaté une diminution de la densité et de la biomasse de vers après un apport d'azote ayant provoqué une acidification du sol.

De plus, le chaulage est généralement bénéfique aux vers de terre, qui ne sont que très peu acido-tolérants. Ainsi, Buckerfield et Doube (1991) ont montré que la densité de population de beaucoup d'espèces augmentait après un chaulage en champ cultivé en Australie.

Par ailleurs, l'irrigation permet une augmentation des populations de vers en période de sécheresse (Curry, 1998) car les vers sont très sensibles à l'humidité du sol. Cette pratique

peut permettre à certaines espèces de rester actives en conditions d'humidité défavorables (Edwards, 1998).

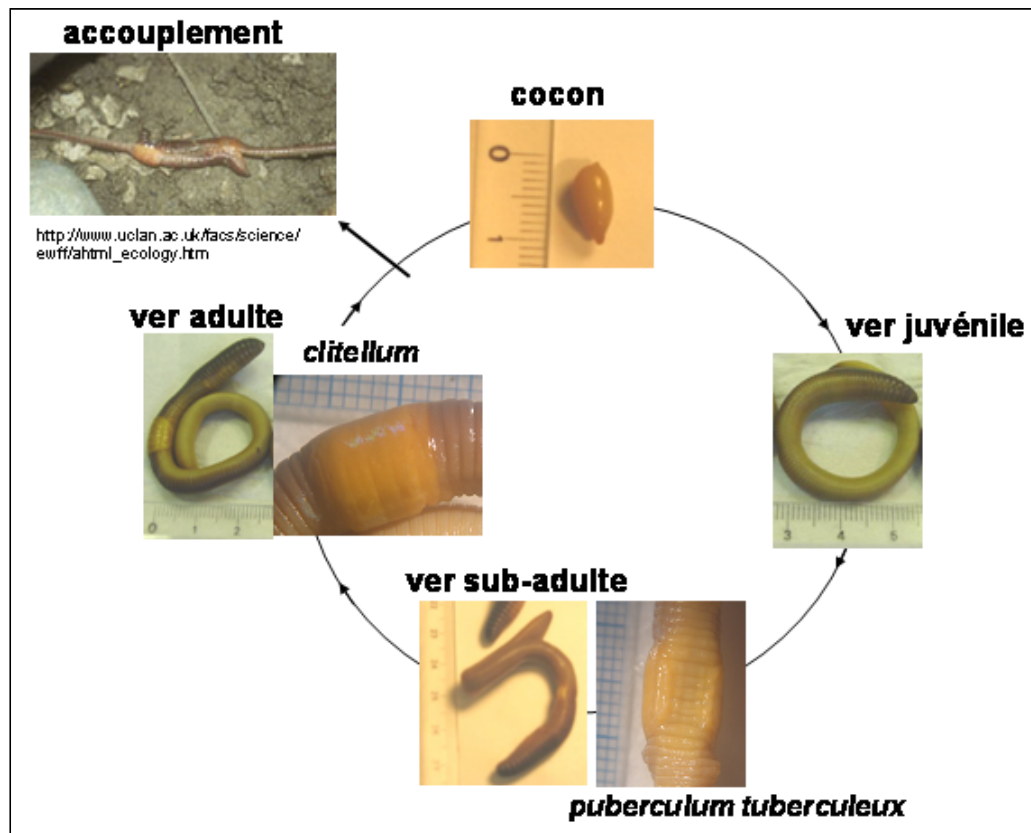
Enfin, la mise en place de plantes d'interculture ou l'enherbement des inter-rangs en culture pérenne, entraînent une augmentation des populations lombriciennes (Cluzeau *et al.*, 2005).

Considérant l'importance du rôle des vers de terre au sein de l'agrosystème et de leur sensibilité aux pratiques culturales, nous avons cherché, dans ce travail de thèse, à développer un modèle permettant de prédire l'évolution des populations de vers de terre en parcelle cultivée. Cependant, les connaissances actuelles ne nous permettant pas d'appréhender directement l'effet des pratiques culturales sur la dynamique des lombriciens, nous avons donc commencé par modéliser l'évolution d'une population de vers de terre en fonction des facteurs environnementaux qui l'influencent. Ceci constitue une étape préliminaire et indispensable à la mise en place d'un modèle plus complexe.

L'approche retenue est celle des modèles matriciels, car ceux-ci, et en particulier les modèles basés sur une matrice de Lefkovitch, sont très utilisés pour prédire la dynamique des populations et ont des applications dans divers domaines comme l'Écologie de la restauration et de la conservation (Armstrong *et al.*, 2002), les études écotoxicologiques (Axelsen, 1997) ou les attaques de parasites (Tixier *et al.*, 2006).

Pour modéliser les populations lombriciennes, il faut connaître le cycle de vie des vers. Nous présenterons donc en premier lieu le résultat de notre recherche bibliographique sur ce point. Chaque espèce de ver de terre ayant des caractéristiques du cycle de vie propres, nous nous sommes intéressés plus particulièrement à *Lumbricus terrestris*, et ce pour différentes raisons. Cet épi-anécique, présent dans le monde entier (Hartensen et Amico, 1983), creuse des galeries verticales permanentes connectées à la surface du sol, formant des macropores qui peuvent atteindre plusieurs mètres de profondeur ; de plus, il enfouit les matières organiques de surface au sein du profil et construit des middens à la surface du sol. Cette espèce de ver influence donc de manière significative son milieu et l'accès aux ressources et joue donc un rôle primordial dans le fonctionnement de l'agrosystème. Elle s'avère de plus très généralement présente dans les milieux cultivés et apparaît sensible aux changements du système de culture (e.g., passage du labour au non labour) : c'est donc une espèce indicatrice précieuse des milieux cultivés. Enfin, la littérature concernant la biologie et les traits d'histoire de vie de ce ver est plus abondante que pour les autres espèces.

Figure 1.3. Cycle de vie d'un individu *Lumbricus terrestris*



3. Biologie et dynamique des populations de lombriciens

3.1. Le cycle de vie

Tous les vers de terre sont hermaphrodites. Un échange de spermatozoïdes a lieu lors d'un accouplement (Figure 1.3.), qui se produit généralement à la surface du sol ou dans le solum, lorsque les conditions sont favorables. Quelques jours plus tard, le clitellum (partie renflée formant une bague sur le corps d'un ver de terre adulte ; voir Annexe 3) glisse le long de la partie antérieure du ver et le cocon, encore appelé oeuf ou zygote, contenant des gamètes mâles et femelle, est émis dans le sol sous forme d'une capsule fermée aux deux extrémités.

Les cocons sont résistants aux conditions défavorables comme la sécheresse ou une modification de la température (Edwards et Bohlen, 1996). Parmelee et Crossley (1988) et Edwards *et al.* (1995) suggèrent qu'ils peuvent être, pour certaines espèces comme *L. rubellus*, les seules formes de vie existantes pendant les mauvaises périodes. Le dessèchement du sol provoque la déshydratation du cocon, ce qui peut retarder le développement embryonnaire (Evans et Guild, 1948b; Gerard, 1967).

Certaines espèces sont obligatoirement bi-parentales, comme *L. terrestris* alors que d'autres peuvent se reproduire sans accouplement, par auto-fertilisation ou parthénogénèse (Sims et Gerard, 1999). La parthénogénèse est une reproduction monoparentale à partir d'un seul gamète alors que l'auto-fertilisation nécessite l'intervention des deux gamètes, mâles et femelles, apportés par le même individu. Les vers adultes produisent plusieurs cocons par an, en fonction de leur âge (Svendsen *et al.*, 2005) et des conditions dans lesquelles ils se trouvent (Lee, 1985). Une synthèse de plusieurs études par Satchell (1967) montre qu'*Aporrectodea caliginosa*, *Aporrectodea longa* et *Octolasion cyaneum*, qui sont des espèces anéciques ou endogées, produisent entre 3 et 13 cocons par an alors que les épigés *L. rubellus*, *Lumbricus castaneus* et *Dendrobaena rubidus* sont capables d'en produire entre 42 et 106 par an. *L. terrestris* peut produire entre 10.1 et 25.3 cocons par an en fonction des conditions de température (Butt, 1991). Un ou plusieurs vers immatures, appelés juvéniles¹, éclosent quelques temps plus tard.

Butt (1993) montre que 20 % des cocons viables d'*O. cyaneum* produit des jumeaux, comparé à 1 % pour *L. terrestris* et *A. longa*. Hartenstein *et al.* (1979) trouvent un nombre maximum de 11 vers par cocon pour *Eisenia fetida*. La durée d'incubation dépend des conditions climatiques (Holmstrup *et al.*, 1996) et des conditions de vie de l'adulte qui a produit ce cocon (Phillipson et Bolton, 1977).

¹ Un ver est considéré juvénile lorsqu'il n'a pas acquis de caractères sexuels secondaires.

Le ver juvénile va progressivement acquérir des caractères sexuels secondaires externes liés à l'accouplement comme le puberculum tuberculeux ou les pores sexuels (Annexe 3) ; il sera alors au stade sub-adulte.

Un clitellum, organe lié au processus de ponte, va ensuite se former et permettre au ver de devenir sexuellement mature pour pouvoir se reproduire à son tour ; le ver est alors adulte. Le temps de maturation varie beaucoup entre espèces et dépend des conditions de milieu (température, humidité, nourriture). Boström et Lofs (1996) rapportent qu'un juvénile *A. caliginosa* devient mature en 3 à 6 semaines. Au champ, *L. terrestris* devient mature généralement en 1 an (Lakhani et Satchell, 1970) alors qu'il ne lui suffira que de quelques mois pour atteindre la maturité sexuelle en conditions de laboratoire (Daniel *et al.*, 1996 ; Lowe et Butt, 2002).

Les vers de terre ont une durée de vie dépendante de l'espèce, de leur biotope et des conditions dans lesquelles ils vivent. En effet, un ver appartenant à l'espèce *L. terrestris* peut vivre plusieurs années en conditions de laboratoire (Lakhani et Satchell, 1970) alors qu'en conditions naturelles, et particulièrement en système cultivé, il est exposé à des risques qui diminuent son espérance de vie à quelques mois (Satchell, 1967). Suivant le groupe fonctionnel, les stratégies d'allocation de l'énergie varient entre les types r et k (Satchell, 1980). La stratégie de type r concerne les espèces à durée de vie courte donc plus spécifiquement les épigés, qui allouent tout d'abord leur énergie à la reproduction et à la croissance. A l'inverse, les stratégies k, principalement les endogés et les anéciques, privilégient la survie à la reproduction et à la croissance car ils ont une durée de vie plus longue.

La durée des quatre étapes fondamentales du cycle de vie des lombriciens (cocon, juvénile, sub-adulte et adulte), ainsi que la fécondité et la survie des vers dépendent fortement de l'espèce considérée mais aussi des conditions du milieu.

3.2. Les facteurs du milieu influençant le cycle de vie

Le cycle de vie des vers de terre est influencé par le biotope dans lequel ils évoluent. Ainsi, le taux de survie, la croissance et le taux de reproduction, mesurés dans des conditions favorables de laboratoire, dépassent les valeurs atteintes en milieu naturel, où les conditions climatiques et l'approvisionnement en nourriture sont variables et parfois loin d'être optimaux (Lofs-Holmin, 1982 ; Whalen et Parmelee, 1999). La température et la teneur en eau du sol sont les variables environnementales clés qui influencent la croissance, la survie, la fécondité et l'activité de *L. terrestris* (Satchell, 1967 ; Hartensen et Amico, 1983 ; Sims et Gerard, 1999). Enfin, la qualité et la quantité de la matière organique du sol (Curry, 1998) ainsi que le type de sol et le pH sont des facteurs du milieu qui gouvernent fortement la présence des communautés lombriciennes dans les différents biotopes. En effet, si une espèce est présente

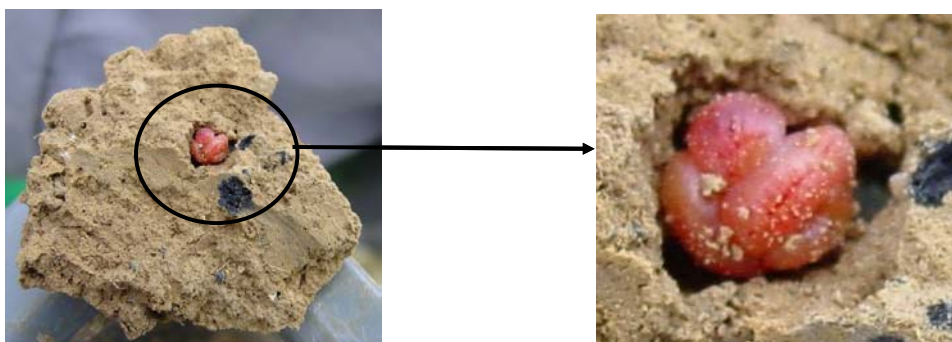
Encadré 1.1. La léthargie des lombriciens

En réponse à des agressions extérieures (conditions de température, d'humidité ou réaction à une substance ou à une agression), les vers de terre peuvent cesser leur activité et entrer en léthargie pendant un certain temps. Il existe différents types d'inactivité (Bouché, 1972) :

La **diapause** est déclenchée par la dessiccation du milieu ou un agent traumatisant, comme l'ablation d'une partie du corps par exemple (Saussey, 1966). Le ver ne s'alimente plus, vide son intestin et s'installe dans une logette sphérique individuelle en profondeur où il s'enroule en excréant du mucus afin de s'affranchir des conditions extérieures (Photo 2). La sortie de diapause peut-être contrôlée par des neurosécrétions du ver ; on parle alors de diapause obligatoire. Elle peut également être contrôlée par les conditions du milieu ; il s'agit de diapause facultative (Saussey, 1966). Cette forme de léthargie ne modifie que très faiblement la teneur en eau du ver mais peut provoquer une perte de poids de l'animal.

La **quiescence** est une léthargie temporaire directement provoquée par un facteur du milieu et dont la manifestation cesse dès que ce facteur disparaît. Il s'agit d'un phénomène général qui peut toucher à peu près toutes les espèces de lombriciens. Bouché (1972) distingue l'anhydrobiose, l'hibernation et la réaction à la toxicité. L'anhydrobiose est une réponse à une déshydratation du sol conduisant à une perte en eau considérable des vers de terre pouvant entraîner la mort de l'animal. L'hibernation, provoquée par une température du sol basse, prend fin dès que le sol se réchauffe de quelques degrés.

Photo 1.2. *Aporrectodea rosea* en diapause (Grignon, juin 2006) (Photo Pelosi)



dans une parcelle, on peut considérer qu'elle est adaptée au type de sol et au pH de celle-ci. En outre, Edwards et Bohlen (1996) expliquent que les sols pauvres en matière organique ne supportent généralement pas de grandes densités de vers de terre.

3.2.1. La température et l'humidité du sol

Les vers de terre sont composés à 80-90 % d'eau lorsqu'ils sont pleinement hydratés (Lee, 1985) et, même s'ils peuvent supporter des pertes en eau, ils restent très sensibles aux faibles humidités. De même, étant poïkilothermes, ils ne régulent pas leur température corporelle et sont par conséquent très sensibles aux variations de température. Les conditions optimales de température se situent en général entre 10 et 20°C pour les espèces de régions tempérées et entre 20 et 30°C pour les zones tropicales. Peu d'espèces survivent à des températures inférieures à 0°C ou supérieures à 28°C (Lee, 1985 ; Curry, 1998).

Lorsque les conditions de température et d'humidité du sol deviennent défavorables (sécheresse, baisse ou hausse trop importante de la température), la survie, la fécondité et la croissance des lombriciens sont affectées (Lee, 1985). Différentes stratégies de survie sont utilisées par les vers de terre. Tout d'abord, certains ne survivent aux mauvaises périodes que sous forme de cocons. C'est le cas de l'espèce *L. rubellus* (Parmelee et Crossley, 1988 ; Edwards *et al.*, 1995) et, plus généralement, des espèces épigées car, vivant en surface, elles sont les plus exposées aux aléas climatiques. Certaines espèces, principalement les anéciques, peuvent migrer vers les horizons profonds du sol, où les conditions de température et/ou d'humidité leur sont moins défavorables. C'est le cas de *L. terrestris*, qui, dès qu'il a acquis une musculature suffisante, peut descendre jusqu'à plusieurs mètres de profondeur (Edwards et Bohlen, 1996). Ainsi, les plus gros juvéniles, les sub-adultes et les adultes migrent-ils pour s'affranchir partiellement des conditions extérieures alors que les plus petits juvéniles entrent en léthargie. Les vers de terre sont effectivement susceptibles de cesser leur activité pendant des périodes plus ou moins longues. Ce phénomène est appelé diapause, para-diapause ou quiescence, en fonction du degré de léthargie du ver et des facteurs qui déclenchent et qui mettent fin à cette période d'inactivité (Encadré 1.1.).

La température, l'humidité du sol sont les facteurs clés qui régulent l'abondance et l'activité des vers en milieu naturel (Satchell, 1967 ; Hartensein et Amico, 1983 ; Sims et Gerard, 1999) et les populations lombriciennes répondent relativement rapidement à des variations de ces facteurs du milieu.

3.2.2. La matière organique

Les populations lombriciennes se nourrissent de matière organique plus ou moins décomposée, à la surface ou dans le sol. La plupart des vers de terre ingère de la matière organique sous forme de matériau végétal vivant (racines, feuilles, graines), de plantes en

décomposition (racines mortes, herbe tondue, feuilles fraîchement tombées au sol et litière de feuilles), de microorganismes et d'animaux microscopiques (larves de nématodes, acariens, collemboles), de fèces d'animaux surtout herbivores ainsi que de champignons, de bactéries et de levures (Sims et Gerard, 1999). Ils peuvent se nourrir d'une large variété de matériaux organiques et, même en mauvaises conditions, ils peuvent extraire suffisamment de nourriture de la matière organique et des microorganismes pour survivre.

La quantité, la qualité et la localisation des matières organiques sont des facteurs importants pour les vers et dépendent surtout, dans les parcelles agricoles, de l'espèce cultivée. Lofs-Holmin (1983) a rapporté que la qualité et la quantité de résidus de culture retournés dans le sol sont essentielles pour le développement et la croissance des vers de terre. L'effet négatif d'une diminution de la ressource trophique est souvent rapportée dans la bibliographie (Edwards et Lofty, 1977 ; Lee, 1985 ; Pérès *et al.*, 1998 ; Mele et Carter, 1999). Par ailleurs, de nombreuses études ont montré une corrélation positive entre la densité et/ou la biomasse de vers de terre et la teneur en matière organique du sol (El-Duweini et Ghabbour, 1965 ; Hendrix *et al.*, 1992). De plus, Boström et Lofs-Holmin (1986) ont démontré que la croissance d'*A. caliginosa* dépendait non seulement du type de nourriture disponible mais également de la taille des particules ingérées.

Les vers de terre ont des préférences alimentaires puisque Guild (1955) a montré que la plupart des vers préféraient le fumier ou les herbes grasses aux feuilles des arbres et que les aiguilles de pin étaient ce qu'ils « aimaient » le moins. Mangold (1951) a montré que certaines espèces de végétaux avaient des feuilles riches en substances nocives ou repoussantes pour les vers. Le rapport C:N est une mesure de la qualité de la matière organique en tant que source d'énergie. Bouché (1972) distinguent 49 espèces pour lesquelles le C:N optimal pour la croissance est inférieur à 13 et 18 espèces ayant un C:N optimal supérieur ou égal à cette valeur. Phillipson *et al.* (1976) expliquent qu' *Aporrectodea caliginosa*, *Aporrectodea rosea*, *Lumbricus terrestris* et *Lumbricus castaneus* occupent des sols ayant un rapport C:N inférieur à 8.

3.2.3. Le pH et le type de sol

Les vers sont généralement absents des sols très acides ($\text{pH} < 3.5$) et sont peu nombreux dans les sols à $\text{pH} < 4.5$ (Curry, 1998). Il existe un pH optimal pour chaque espèce (Edwards et Bohlen, 1996). La majorité des espèces de régions tempérées se trouvent dans des sols à pH compris entre 5.0 et 7.4 (Satchell, 1967). Les travaux de Bhatti (1962) et Bachelier (1978) définissent des valeurs limites de pH et Satchell (1955) propose une classification des Lumbricidés selon les valeurs de pH.

D'autres facteurs du milieu peuvent influencer la distribution et l'abondance des populations de vers comme le type de sol (Edwards et Bohlen ; 1996), la profondeur (Van

Rhee et Nathans, 1973 ; Philipson *et al.*, 1976 ; Bachelier, 1978) et la texture du sol (Guild, 1948 ; Curry, 1998). Par exemple, Nordström et Rundgren (1974) trouvent une corrélation positive significative entre l'abondance des vers de terre et le taux d'argile des sols.

La température et l'humidité du sol sont les variables clés influençant la dynamique d'une population de *L. terrestris*. Ces deux facteurs ont par conséquent été retenus comme les plus importants à prendre en compte dans notre modèle, alors que le pH, le type de sol et la teneur en matière organique vont fixer la composition spécifique et déterminer un niveau moyen ou maximum de population.

4. Démarche de la thèse

Dans un premier temps, nous avons tenu à déterminer la méthode de prélèvement des vers de terre la plus adéquate, c'est-à-dire alliant efficacité, respect de l'environnement et sécurité du manipulateur. L'échantillonnage des vers de terre est en effet une étape clé de l'estimation de l'état d'une communauté et elle nécessite l'utilisation d'un protocole adapté et efficace.

Le deuxième chapitre de la thèse sera donc consacré à la comparaison de l'efficacité de trois produits chimiques utilisés pour le prélèvement des lombriciens. L'efficacité de ces irritants à faire remonter les vers à la surface sera comparée en utilisant deux méthodes. La première, appelée méthode simple, consiste à verser le produit chimique sur le sol et à récupérer les vers émergeant à la surface. La deuxième méthode combine l'application du produit et le tri manuel du sol. Cette dernière méthode est plus coûteuse en temps et plus destructive mais donne de meilleurs résultats que la méthode simple.

Le modèle que nous proposons, baptisé WORMDYN, est présenté dans le troisième chapitre du mémoire. Il s'agit d'un modèle stochastique de dynamique d'une population de *L. terrestris*, basé sur un modèle matriciel et prenant en compte les déplacements verticaux au sein du profil de sol. WORMDYN simule l'évolution des densités de *L. terrestris* dans les 30 premiers centimètres de sol avec un pas de temps hebdomadaire. Ses variables d'entrées sont la température et l'humidité dans les 30 cm premiers centimètres de sol, ainsi que la densité de vers au début de chaque simulation. La population est structurée en quatre stades de développement (cocons, juvéniles, sub-adultes et adultes). Les paramètres du cycle de vie dépendent de la température et de l'humidité du sol, qui définissent des classes de conditions environnementales.

A partir de la bibliographie, nous avons défini quatre classes de conditions pour les vers de terre, la classe 1 étant optimale et la classe 4 étant la moins favorable. Pour les conditions optimales, les paramètres ont été estimés grâce à la littérature. L'analyse bibliographique a fourni une gamme de valeur dans laquelle le logiciel R tire aléatoirement une valeur à chacune des 10 000 simulations réalisées à chaque pas de temps. Pour les trois

conditions sub-optimales, des hypothèses ont été formulées pour déterminer des seuils minimum et maximum des valeurs de paramètres, qui déterminent les bornes pour les tirages aléatoires des 10 000 simulations.

Nous avons testé la capacité du modèle à représenter les évolutions réelles des populations en confrontant les sorties aux mesures faites en parcelles expérimentales, sur lesquelles nous avons également suivi la température quotidiennement et l'humidité plusieurs fois par semaine. Une analyse de sensibilité désigne les paramètres influençant fortement les sorties du modèle et permet de discuter des pistes d'amélioration possibles.

Enfin, le quatrième chapitre du mémoire présente une étude sur l'impact de systèmes de culture sur les communautés lombriciennes à partir de données récoltées une fois par an pendant trois ans sur un essai de longue durée comprenant trois systèmes de culture : biologique, conventionnel et sous couvert végétal permanent. Nous avons utilisé ce jeu de données pour tester le comportement de WORMDYN dans d'autres situations, proches de celles de Grignon au niveau pédoclimatique mais différentes par les systèmes de culture.

Chapitre 2

Méthode de prélèvement des communautés lombriciennes

Chapitre 2 – Méthode de prélèvement des communautés lombriciennes

Ce chapitre correspond à un article sous presse dans la revue *European Journal of Soil Biology*, intitulé “*Earthworm collection from agricultural fields: comparisons of selected expellants in presence/absence of hand-sorting*”.

Résumé : La communauté scientifique montre un intérêt croissant pour le rôle des vers de terre sur la fertilité du sol, particulièrement à une période où les agriculteurs cherchent à réduire le travail du sol. Cependant, il existe dans la littérature des désaccords concernant les méthodes d'échantillonnage des lombriciens. Le but de cette étude est de comparer l'efficacité de trois irritants chimiques (formol, moutarde forte commerciale et allyl isothiocyanate, ou AITC) en utilisant deux méthodes d'échantillonnage : (i) une méthode simple qui consiste à verser une solution irritante sur le sol et à récupérer les vers de terre émergeant à la surface, et (ii) une méthode combinée qui consiste à appliquer un produit chimique pour faire émerger les vers de terre puis à trier manuellement un bloc de sol pour récupérer les vers de terre restant. L'efficacité de l'échantillonnage est mesurée en termes de densité et de biomasse endogées et anéciques.

Avec la méthode simple, une densité plus importante de vers de terre a été récoltée avec le formol et l'AITC qu'avec la moutarde. En moyenne sur les trois parcelles, le formol, l'AITC et moutarde ont permis, respectivement, l'extraction de 47,7, 31,9 et 20,5 g m⁻² mais les différences ne sont pas significatives. La méthode combinée n'a pas mis en évidence de différence significative de densité ou de biomasse entre les différents irritants chimiques.

Le formol est un produit toxique et la moutarde commerciale est difficile à standardiser et inefficace quand elle n'est pas suivie d'un tri manuel. Aux vues de la fiabilité de la méthode d'échantillonnage et de la toxicité des produits chimiques pour les manipulateurs et les organismes du sol, l'AITC paraît être un produit fiable et prometteur, qu'il soit ou non couplé à un tri manuel du sol. Son utilisation pourrait être une étape vers une standardisation des méthodes d'échantillonnage des lombriciens.

Earthworm collection from agricultural fields: comparisons of selected expellants in presence/absence of hand-sorting.

Céline Pelosi^{1*}, Michel Bertrand², Yvan Capowiez³, Hubert Boizard⁴, Jean Roger-Estrade¹

¹ AgroParisTech, UMR 211 Agronomie, F-78850 Thiverval-Grignon

² INRA, UMR 211 Agronomie, INRA / AgroParisTech, F-78850 Thiverval-Grignon

³ INRA, UR 1114 « Plantes et Systèmes Horticoles », F-84914 Avignon cedex 9

⁴ INRA, UR 1158 Agronomie, F-80200 Estrées-Mons

* Corresponding author. AgroParisTech, Agronomie, 78850 Thiverval-Grignon, France. Tel: (+33) 1 30815347; Fax: (+33) 1 30815425. E-mail address: cpelosi@grignon.inra.fr

Abstract: The role earthworms play in soil fertility is under increasing scientific scrutiny, especially in light of the fact that farmers are seeking to reduce soil tillage. However, there are many discrepancies in earthworm sampling methods. The aim of this study is to compare the efficiency of three chemical expellants (formaldehyde, commercial ‘hot’ mustard and allyl isothiocyanate, abbreviated AITC), with two sampling methods: (i) a simple method that consisted in spreading an expellant solution on the soil and retrieving earthworms that emerged at the soil surface, and (ii) a combined method that consisted in applying a chemical to expel earthworms and then hand-sorting the remaining earthworms from the block of soil. Sampling efficiency was measured in terms of earthworm density and biomass, for endogeic and anecic earthworms.

With the simple method, a higher density of earthworms was sampled using formaldehyde and AITC than with mustard. Formaldehyde, AITC and mustard expelled not significantly different biomasses of 47.7, 31.9 and 20.5 g m⁻², respectively, on average over the three plots. The combined method did not yield a significantly different density or biomass with the different chemicals.

Formaldehyde is toxic and commercial ‘hot’ mustard is difficult to standardise and inefficient when used without hand-sorting. Accounting for the accuracy of the sampling methods as well as the toxicity of the chemicals to users and soil organisms, AITC appears to be a reliable and promising chemical expellant whether or not in combination with hand-sorting. Its use would be a step towards standardizing earthworm sampling methods.

Keywords: Earthworms / Hand-sorting / Formaldehyde / Allyl isothiocyanate / Commercial ‘hot’ mustard / Sampling method / Agricultural fields.

1. Introduction

The role earthworms play in soil fertility is under increasing scientific scrutiny, especially in light of the fact that farmers are seeking to reduce soil tillage. Earthworms are known to positively influence organic matter dynamics and soil structure (Six *et al.*, 2002), and they are central to the ecological functioning of agroecosystems (Chan, 2001). Earthworm sampling methods are the means to obtain accurate data on the number and biomass of individuals m^{-2} in addition to the species and ecological group composition of a given community. However, there are discrepancies in earthworm sampling methods.

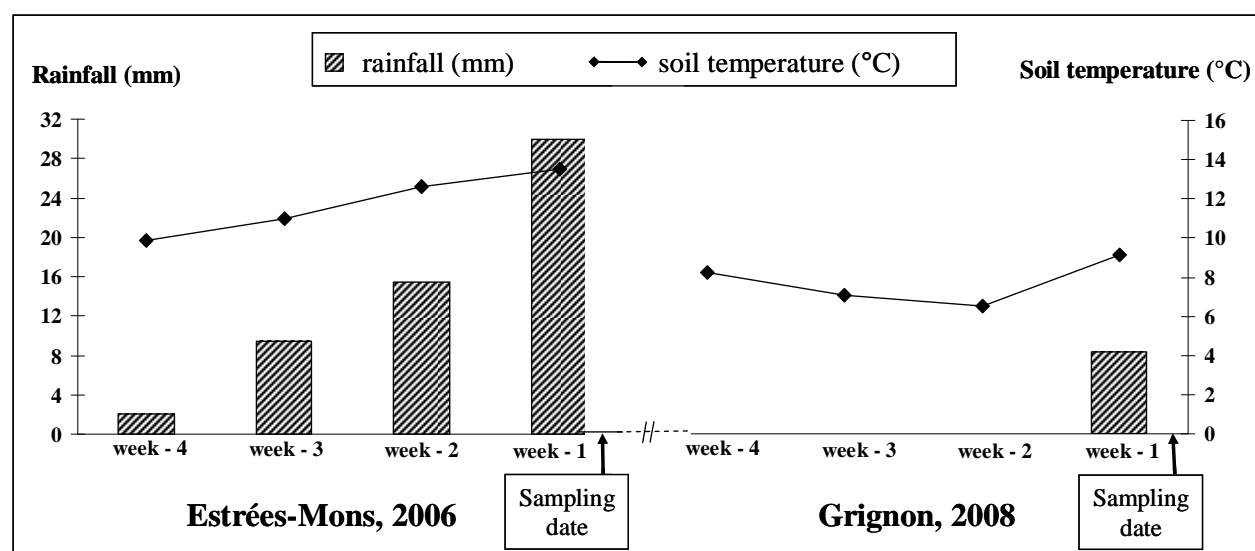
Authors reviewing earthworm sampling methods have distinguished between ethological methods and hand-sorting (Bouché and Gardner, 1984; Baker and Lee, 1993; James, 1993). Ethological methods, the efficiency of which depends on earthworm activity, include the use of an electrical, i.e., octet method, or chemical methods to expel earthworms from the soil. Octet method efficiency has been discussed (Butt, 2000; Schmidt, 2001; Eisenhauer *et al.*, 2008) and different chemicals have been evaluated. Hand-sorting, which is very time-consuming and labour intensive (Springett, 1981; Callaham and Hendrix, 1997), entails a direct sampling of earthworms by excavating blocks of soil. Several authors have reported the efficiency of a method combining the application of a chemical expellant with hand-sorting (Bouché and Gardner, 1984; Bartlett *et al.*, 2006). Generally speaking, they found that hand-sorting is more suitable than an expellant solution for small earthworms (Jiménez *et al.*, 2006) such as endogeics and juvenile anecics. However, when this method is used alone, the number of larger earthworms such as anecics is often under-estimated because these earthworms can easily move into deeper soil. Similarly, expellants may give better results for large anecic earthworms (Callaham and Hendrix, 1997; Chan and Munro, 2001; Whalen and Parmelee, 1998) but smaller earthworms may be under-estimated because their low mobility might prevent them reaching the surface.

The chemical expellants commonly used in experimental sampling are formaldehyde (Raw, 1959), commercial hot mustard (Grønstøl *et al.*, 2000; Lawrence and Bowers, 2002) and, more recently, allyl isothiocyanate (AITC) (Zaborski, 2003). Formaldehyde is the most commonly used one (Satchell, 1969; Callaham and Hendrix, 1997; Römbke *et al.*, 2006) but it has been recently recognised as a cancer-producing chemical (International Agency for Research on Cancer Monographs, 2006). It is also toxic to earthworms, plants and their environment (Gunn, 1992; Eichinger *et al.*, 2007). Despite these findings, it is still recommended by the ISO/DIS 23611-1, 2007-02 (DIN ISO, 2007). The expellant efficiency of commercially available mustard paste or mustard powder has been questioned (Bartlett *et al.*, 2006). Moreover, because its composition is generally a well-kept manufacturing secret (Zaborski, 2003), protocols cannot be standardised. Allyl isothiocyanate, or AITC, is a natural breakdown product of glucosinolates formed in many Cruciferae; it is the irritant molecule in commercial ‘hot’ mustard. It is not noxious to humans (International Agency for Research on

Table 2.1. Sampling dates, site locations and soil characteristics of the three plots used to compare earthworm sampling methods.

Plot number	1	2	3
Sampling date	May 2006	May 2006	April 2008
	Estrées-Mons	Estrées-Mons	Thiverval-Grignon
Site location	(49°52N, 3°00E, elevation 85m)	(49°52N, 3°00E, elevation 85m)	(48°51N, 1°55E, elevation 125 m)
Soil tillage	Ploughing	Direct-drilling	Ploughing
Crop	Flax	Flax	None
Last ploughing date	November 2005	-	January 2008
Clay (g kg ⁻¹)	210	180	230
Silt (g kg ⁻¹)	726	724	770
Sand (g kg ⁻¹)	63	61	80
Organic matter (g kg ⁻¹)	17.9	15.8	33.0
CaCO ₃ (g kg ⁻¹)	12.0	7.0	1.2
C/N ratio	9.6	8.0	10.8
pH	7.8	7.0	7.9
Rotation	Flax/wheat/pea/wheat	Flax/wheat/pea/wheat	Maize/winter barley/wheat/rape

Figure 2.1. Sum of rainfall (mm) and mean values of soil temperature (°C) at 10 cm depth at Estrées-Mons and Thiverval-Grignon four weeks before sampling. Vertical bars are standard deviations.



Cancer Monographs, 1999) and is easily degraded in soil (Borek *et al.*, 1995). The isopropanol, used to dilute AITC in water, is also not harmful to human health (CSST, 2005) and rapidly biodegrades in water (The Dow Chemical Company, 2006). Only two studies have tested AITC as an earthworm expellant (Zaborski, 2003; Čoja *et al.*, 2007) and it is still rarely used in field samplings.

Given these discrepancies in earthworm sampling methods, there is a need to move towards standardization. This study compares the efficiency of three chemical expellants, which have never been evaluated in a single study (formaldehyde, commercial ‘hot’ mustard and AITC) with two sampling methods: (i) a simple method that consisted in spreading an expellant solution on the soil and retrieving earthworms that emerged at the soil surface, and (ii) a combined method that consisted in applying a chemical to expel earthworms and then hand-sorting the remaining earthworms from the block of soil. Sampling efficiency was measured in terms of earthworm density and biomass, for endogeic and anecic earthworms.

2. Materials and methods

2.1. Sites and cropping systems

Field data were collected in two locations in northern France. In May 2006, at the Estrées-Mons INRA experimental centre (49°52' N, 3°00' E, elevation 85 m), which has haplic luvisol soils (FAO classification), sampling was carried out in a yearly ploughed plot (30 cm depth), labelled plot 1, and in a plot that had been superficially tilled since 2001, labelled plot 2 (Table 2.1.). In April 2008 sampling was carried out in another yearly ploughed plot (30 cm depth), labelled plot 3, at the Thiverval-Grignon INRA experimental centre (48°51' N, 1°55'E, elevation 125 m), near Paris, which has orthic luvisol soils (FAO classification) (Table 2.1.). The three plots were chosen in order to assess sampling efficiency in cropping systems under different soil tillage regimes and thus with differing infiltration rates and depths (Strudley *et al.*, 2008). The cropping systems are “intensive” ones, in terms of high yield and the amount of pesticides and fertilisers.

2.2. Experimental design and earthworm sampling methods

Earthworms were collected in May 2006 during their maximum period of activity under temperate climatic conditions (Bouché, 1972; Edwards and Bohlen, 1996) to limit the effect of dormancy. In April 2008, earthworms were collected during a cold week (mean air temperature was near 7°C). Soil water content was 17.9%, 14.8% and 21.0% in plots 1, 2 and 3, respectively. Selected weather conditions during the four weeks before the 2006 and 2008 samplings are presented in Figure 2.1. Sampling was undertaken using a metal frame (40 x 40 cm) which was placed on the soil and driven into the ground to a depth of 1 cm to retain the

chemical on the sampling site. Chemicals were applied twice at ten minute intervals. Three litres of expellant were applied for each experiment. Emerging earthworms were retrieved during a twenty minute period after the first expellant application. Then, a 40 cm x 40 cm x 30 cm-deep block of soil was excavated from the same place and remaining earthworms were extracted by hand in the laboratory to obtain the results for the combined method. In each plot, four replicates were made for each of the three chemicals in a randomised design. Earthworms, preserved in 4% formalin solution, were fresh weighed (without emptying gut contents), counted and identified at the species level according to the identification key established by Sims and Gerard (1999). The development stage of each earthworm was noted. Earthworms are considered sub-adult if they have a full tubercula pubertatis but no clitellum and adult if they are clitellate (1999). They are considered juvenile if they have neither tubercula pubertatis nor clitellum.

2.3. Chemicals

Formaldehyde solution (VWR, France; 36%; density 1.09) was diluted with water to 2 g l^{-1} , according to Bouché and Aliaga (1986) and Gunn (1992). Following Zaborski (2003), AITC was first diluted with isopropanol (propan-2-ol) to give a 5 g l^{-1} solution. Then this solution was diluted with water to reach a concentration of 0.1 g l^{-1} , which is considered optimal (Zaborski, 2003). Commercial ‘hot’ mustard (store-brand mustard) was thoroughly mixed with water to obtain a solution at a concentration of 15 g l^{-1} (Gunn, 1992; Chan and Munro, 2001). Both the mustard solution and AITC stock solution with isopropanol were prepared in the laboratory shortly before the experiment because the molecule loses its irritating activity after a certain time in water (Lawrence and Bowers, 2002) due to its short life-span. The diluted commercial ‘hot’ mustard was vigorously agitated to prevent the phases from separating out.

2.4. Statistical analysis

Sample data were first transformed to record earthworm number and biomass m^{-2} . Simple and combined methods were analyzed without and with inclusion of the hand sorting data, respectively. When the homoscedasticity of variance was not respected, data were transformed by $f(x)=\ln(x+1)$. The results were compared by an analysis of variance (ANOVA) using the statistical program R (version 2.6.1, 2007). For each sampling method, plot and chemical effects were tested, as well as the effect of their interaction. When treatments were significantly different in the ANOVA analysis, a Tukey test was used to pinpoint which treatments were different.

Table 2.2. Density (number m⁻²) of the species found in the three sampling plots, using mustard, formaldehyde and AITC in the simple method, which involves spreading a chemical expellant on to the soil and retrieving earthworms emerging at the soil surface, and the combined method (between brackets), which follows the simple method with hand sorting earthworms from the block of soil. (-) means that no individual was found. Unidentifiable earthworms are endogeic juveniles.

Plot	Chemical expellant	Endogeic species					Anecic species		
		<i>A. caliginosa</i>	<i>A. rosea</i>	<i>A. chlorotica</i>	<i>A. icterica</i>	Unidentifiable	<i>L. terrestris</i>	<i>A. giardi</i>	
1	Mustard	6.3 (207.8)	3.1 (40.6)	- (3.1)	- (-)	- (6.3)	10.9 (46.9)	- (-)	
	Formaldehyde	18.8 (137.5)	10.9 (23.4)	1.3 (6.3)	- (-)	4.7 (29.7)	29.7 (45.3)	- (-)	
	AITC	28.1 (173.8)	17.2 (35.9)	3.1 (7.8)	- (-)	3.1 (18.8)	32.8 (51.6)	- (-)	
2	Mustard	- (71.9)	- (115.6)	- (-)	- (-)	- (7.8)	9.4 (21.9)	1.6 (6.3)	
	Formaldehyde	10.9 (48.4)	12.5 (70.3)	- (-)	- (-)	- (9.4)	35.9 (35.9)	3.1 (6.3)	
	AITC	14.1 (39.1)	23.4 (121.9)	- (-)	- (-)	- (25.0)	18.8 (26.6)	- (-)	
3	Mustard	1.6 (71.9)	- (3.1)	4.7 (76.6)	- (7.8)	- (4.7)	1.6 (4.7)	- (7.8)	
	Formaldehyde	3.1 (42.2)	- (4.7)	4.7 (68.8)	- (17.2)	- (9.4)	4.7 (6.3)	- (3.1)	
	AITC	6.3 (65.6)	- (20.3)	3.1 (118.8)	- (21.9)	- (-)	4.7 (6.3)	1.6 (7.8)	

Table 2.3. Density (number m⁻²) of individuals in the age class in the three sampling plots, using mustard, formaldehyde and AITC in the simple method, which involves spreading a chemical expellant on to the soil and retrieving earthworms emerging at the soil surface, and the combined method (between brackets), which follows the simple method with hand sorting earthworms from the block of soil.

Plot	Chemical expellant	Age classes	
		Juveniles	Sub-adults + adults
1	Mustard	20.3 (242.2)	0.0 (62.5)
	Formaldehyde	50.0 (187.5)	15.6 (54.7)
	AITC	70.3 (218.8)	14.1 (68.8)
2	Mustard	3.1 (92.2)	7.8 (131.3)
	Formaldehyde	31.3 (67.2)	31.3 (103.1)
	AITC	18.8 (104.7)	37.5 (107.8)
3	Mustard	4.7 (103.1)	3.1 (73.4)
	Formaldehyde	7.8 (95.3)	4.7 (56.3)
	AITC	9.4 (150.0)	6.3 (90.6)

3. Results

3.1. Species and age class composition of the earthworm community

Density of the species found in the three sampling plots in the simple and the combined methods are presented in Table 2.2. Densities of *Allolobophora chlorotica* and *Aporrectodea giardi* were low, whatever the site location and the chemical. The sensitivity to chemical expellants was not always the same for the species of a given ecological group. *Aporrectodea icterica* did not respond to vermifuge applications and individuals were only found with hand-sorting. AITC and formaldehyde appeared more efficient than mustard for *Aporrectodea caliginosa* and *Aporrectodea rosea*, although the major part of them was retrieved by hand. It was the opposite for *Lumbricus terrestris* since between 64 and 100% of the individuals were retrieved with AITC or formaldehyde applications.

Density of individuals in the age class in the simple and the combined methods is presented in Table 2.3. Juveniles were dominant in plots 1 and 3 but more sub-adults and adults were retrieved in plot 2. Chemical expellants did not influence the proportion of individuals in each age class. In the simple method, on average for the three plots, the proportion of juveniles varied between 59% (with AITC) and 63% (with formaldehyde and mustard). In the combined method, between 60% (with formaldehyde and mustard) and 63% (with AITC) of individuals were juveniles.

3.2. Comparison of expellant effect in the simple method

On average, combining data from the three plots, formaldehyde and AITC were significantly more efficient than mustard for sampling endogeic species (Table 2.4.). The density of anecic species as well as the total density was higher with formaldehyde and AITC than with mustard although differences were not always statistically significant. However, the biomass of anecic earthworms and total biomass were not significantly different depending on the chemical used, although lower biomasses were sampled with mustard than with the two other chemicals. Endogeic biomass was significantly higher with AITC and formaldehyde than with mustard.

When we considered the three plots separately, the same trend was observed since density and biomass using mustard were lower compared to data obtained with the two other chemicals, but the differences were not always significant. Differences were never significant for plot 3, for example.

With diluted commercial 'hot' mustard the total earthworm density found in the plots was between 1.6 (plot 3) and 5.7 (plot 2) times lower than with formaldehyde, and between 2.0 (plot 3) and 5.2 (plot 2) times lower than with AITC (Table 2.4.). The total biomass

Table 2.4. Density (number m⁻²) and biomass (g m⁻²) of the two ecological groups and the total population for the three sampling plots, using mustard, formaldehyde and AITC in the simple method, which involves spreading a chemical expellant on to the soil and retrieving earthworms emerging at the soil surface. For each variable in each plot, values followed by the same letter are not significantly different at $\alpha=0.05$.

Plot	Chemical expellant	Density			Biomass		
		Endogeics	Anecics	Total	Endogeics	Anecics	Total
1	Mustard	9.4 a	10.9 a	20.3 a	0.6 a	1.6 a	2.2 a
	Formaldehyde	35.9 ab	29.7 a	65.6 ab	3.6 ab	27.2 b	30.8 b
	AITC	51.6 b	32.8 a	84.4 b	6.5 b	12.4 b	18.9 b
2	Mustard	0.0 a	10.9 a	10.9 a	0.0 a	58.2 a	58.2 a
	Formaldehyde	23.4 b	39.1 b	62.5 b	6.0 b	96.0 a	102.0 a
	AITC	37.5 b	18.8 ab	56.3 b	8.3 b	53.7 a	62.0 a
3	Mustard	6.2 a	1.6 a	7.8 a	0.9 a	0.1 a	1.0 a
	Formaldehyde	7.8 a	4.7 a	12.5 a	1.2 a	9.1 a	10.3 a
	AITC	9.4 a	6.2 a	15.6 a	1.3 a	13.6 a	14.9 a
3 plots	Mustard	5.2 a	7.8 a	13.0 a	0.5 a	20.0 a	20.5 a
	Formaldehyde	22.4 b	24.5 b	46.9 ab	3.6 b	44.1 a	47.7 a
	AITC	32.8 b	19.3 ab	52.1 b	5.4 b	26.6 a	31.9 a

Table 2.5. Density (number m⁻²) and biomass (g m⁻²) of the two ecological groups and the total population for the three sampling plots, using mustard, formaldehyde and AITC in the combined method, which involves spreading a chemical expellant on to the soil and retrieving earthworms emerging at the soil surface, and then hand sorting remaining earthworms from the block of soil. For each variable in each plot, values followed by the same letter are not significantly different at $\alpha=0.05$.

Plot	Chemical expellant	Density			Biomass		
		Endogeics	Anecics	Total	Endogeics	Anecics	Total
1	Mustard	257.8 a	46.9 a	304.7 a	41.0 a	7.4 a	48.4 a
	Formaldehyde	196.9 a	45.3 a	242.2 a	28.7 a	29.6 a	58.3 a
	AITC	235.9 a	51.6 a	287.5 a	35.9 a	32.7 a	68.6 a
2	Mustard	195.3 b	28.1 a	223.4 a	36.8 a	83.7 a	120.5 a
	Formaldehyde	128.1 a	42.2 a	170.3 a	28.2 a	99.3 a	127.5 a
	AITC	185.9 ab	26.6 a	212.5 a	30.8 a	55.4 a	86.2 a
3	Mustard	164.1 a	12.5 a	176.6 a	29.7 a	9.6 a	39.3 a
	Formaldehyde	142.2 a	9.4 a	151.6 a	21.9 a	12.5 a	34.4 a
	AITC	226.5 a	14.1 a	240.6 a	33.6 a	24.6 a	58.2 a
3 plots	Mustard	205.7 a	29.2 a	234.9 a	35.8 a	33.6 a	69.4 a
	Formaldehyde	155.7 a	32.3 a	188.0 a	26.3 a	47.1 a	73.4 a
	AITC	216.1 a	30.8 a	246.9 a	33.4 a	37.6 a	71.0 a

obtained using formaldehyde was between 1.8 (plot 2) and 14.0 (plot 1) times higher than with mustard. The total biomass retrieved using AITC was between 1.1 (plot 2) and 14.9 (plot 3) times higher than with mustard. No significant differences were found between the efficiency of formaldehyde and AITC (Table 2.4.).

3.3. Comparison of expellant effect in the combined method

As shown in Table 2.5., when we used the combined chemical/hand sorting method to sample earthworms, no significant differences in density and biomass were found in terms of the ecological group in different plots, except in one case. More endogeic earthworms were collected in plot 2 using mustard but this value was not significantly different from the value using AITC.

Compared to the combined method (if we assume 100% of earthworms were sampled with this method), with the simple method using formaldehyde and AITC, 76% and 63%, respectively, of the overall anecic density was retrieved, while commercial ‘hot’ mustard only forced 27% of this ecological group to the surface, on average for the three plots (Tables 2.4., 2.5.). The same trend was observed in the case of endogeics for the three expellants. Only approximately 3%, 14% and 15% of endogeics were expelled with commercial ‘hot’ mustard, formaldehyde and AITC, respectively, on average for the three plots (Tables 2.4., 2.5.).

4. Discussion

The sampling of earthworm density and biomass was carried out under three different pedoclimatic conditions. The expellant efficiency of formaldehyde and AITC was not significantly different and was better than mustard when used with the simple method. In the combined method, no significant differences were found between the three chemicals, either for density or biomass. This might be due to the fact that all the earthworms were retrieved when using the combined method, including the anecic earthworms that were not expelled by the chemical application.

A. caliginosa, *A. rosea* and *A. chlorotica* presented quite the same sensitivity to chemicals while *A. icterica* did not appear to react to the expellant applications. These findings are in accordance with other studies (Terhivuo, 1982; Lawrence and Bowers, 2002; Bartlett *et al.*, 2006) in which the latter species was not found. In the same way, they found *L. terrestris* to be sensitive to chemical expellants (Terhivuo, 1982; Lawrence and Bowers, 2002), as in our case, but *A. giardi* was not found in their case.

Although the chemicals did not work with the same efficiency, neither of the two methods showed bias in the proportion of juveniles and sub-adults/adults collected. The

higher proportion of sub-adults and adults in plot 2 compared to the two others may be explained by the absence of soil tillage which may have reduced the mortality of larger earthworms.

Temperature conditions as well as the lack of rain during the weeks before the sampling in plot 3 may explain the lower density found in this plot (Table 2.4.) because earthworm population dynamics vary greatly with temperature and soil water content (Edwards and Bohlen, 1996; Whalen and Parmelee, 1998; Pelosi *et al.*, 2008). Earthworms might have been in diapause or in the deeper layer of soil during the sampling period and thus may have been less affected by the irritating effect of the chemicals than when fully active. Moreover, efficiency of expellants might have been diminished by dry soil conditions in plot 3 since chemical infiltration depends on soil moisture (Bouché and Aliaga, 1986).

The findings of this study, in agreement with others (Bartlett *et al.*, 2006; Jiménez *et al.*, 2006), confirm that earthworm populations are greatly under-estimated without hand-sorting. Following treatment with mustard, formaldehyde and AITC, hand-sorting showed the overall efficiency to be 94%, 75% and 79% of the total density, respectively. This means that only 6% of the earthworms would have been collected by applying commercial mustard without hand-sorting. Bartlett *et al.* (2006) found that when using a mustard solution, 36% of total earthworms were expelled. They worked in a permanent pasture, with an earthworm community including epigeic species which are small earthworms living in the surface litter. This earthworm ecological group was absent in our study plots. Moreover, soil structure and root mats are known to play a role in expellant efficiency, influencing the extent and the speed of the chemical infiltration in the soil (Roger-Estrade *et al.*, 2004). Thus, soil tillage and the slightly developed root system of our sampled plots may account for differences. Although it is time consuming, labour intensive (Springett, 1981; Callaham and Hendrix, 1997) and physically destructive, hand-sorting appears necessary for an accurate sampling of the total earthworm community, in particular for endogeics and small anecics. Previous studies reported that the efficiency of methods using chemical expellants depends on solution concentrations, temperature and humidity conditions, and soil tillage, as well as earthworm size and age. However, most large earthworms can be sampled more effectively by applying an irritant solution on the soil. For an accurate estimation of earthworm populations, a combined method should thus be used (Bouché and Aliaga, 1986).

Some previous studies have focused on the efficiency of hand-sorting versus a chemical expellant (Daniel *et al.*, 1992; Callaham and Hendrix, 1997; East and Knight, 1998). Others compared the efficiency of several chemical expellants without hand-sorting, including a comparison of mustard and formaldehyde. Chan and Munro (2001) and Gunn (1992) found that a 15 ml l⁻¹ English mustard solution retrieved more earthworms than formalin at different concentrations. These authors, as well as others (Högger, 1993; Butt, 2000; Muramoto and Werner, 202; Eisenhauer *et al.*, 2008) used mustard powder, which seems to have a different

expellant efficiency than the commercial mustard used in this present study. However, Grønstøl *et al.* (2000), using commercially available mustard paste also found no significant differences between the proportion of juveniles, earthworm size and the number of emerging earthworms following mustard and formalin treatments. The discrepancy with our findings could possibly be explained by the fact that the AITC concentration in the commercial ‘hot’ mustard we used was much lower than those used in the aforementioned studies. This highlights just how difficult it is to standardise the diluted commercial ‘hot’ mustard method. Only two studies compared AITC and formaldehyde efficiency. Zaborski (2003) and Čoja *et al.* (2007), found no significant differences when they compared AITC (100 mg l⁻¹) with a 200 mg l⁻¹ (Zaborski, 2003) or a 0.2% (Čoja *et al.*, 2007) formalin solution. The results found in this study are consistent with these studies since AITC and 2 g l⁻¹ formaldehyde were found to have the same efficiency.

Although commercial ‘hot’ mustard was not very efficient in the simple method, it cannot be dismissed considering results from other studies as well as ours that show it can be an acceptable expellant if it is followed by hand-sorting. However, this chemical presents many drawbacks. Indeed, to be soluble in water, its concentration cannot exceed 25 g l⁻¹. Increasing the concentration of commercial ‘hot’ mustard solution leads to higher numbers of retrieved earthworms; however, because of the threshold for solubility, the optimal concentration for sampling earthworms remains unknown (Gunn, 1992). Furthermore, the AITC concentration in commercial ‘hot’ mustard is often not known because manufacturers keep it a secret. Thus, this method cannot be easily compared or standardised. Furthermore, even if formaldehyde is nearly as efficient as AITC, and even if it is recommended by the ISO/DIS 23611-1, 2007-02 (DIN ISO, 2007), its use should be limited given that it is a health hazard. The results of this study, in agreement with Zaborski (2003), show that AITC is an efficient chemical. Its half-life ranges from 20 to 60 hours in the soil (Borek *et al.*, 1995) and it is less noxious than formaldehyde for handlers, earthworms and the environment (Čoja *et al.*, 2007). Moreover, AITC is economical and easy to standardise since it is a pure molecule. However, it is important to note that AITC can be used as a biopesticide (Noble *et al.*, 2002), and therefore if communities other than earthworms are under study, it is necessary to be cautious.

This study is a step towards standardizing earthworm sampling methods, accounting for the accuracy of the samples as well as the toxicity of the chemicals to users and soil organisms. Further research on AITC should be conducted to test a wide range of chemical concentrations, soil types, cropping systems, and climate conditions.

Acknowledgements: We would like to thank the technical team at the Estrées-Mons INRA experimental centre, particularly Bertrand Chauchard for his kindness and his help in the field. We would also like to thank Suzette Tanis-Plant and Leigh Gebbie for thorough editorial advice in English.

Chapitre 3

**WORMDYN : Un modèle de dynamique
de la population de *Lumbricus*
terrestris en champ cultivé.**

Chapitre 3 - WORMDYN : Un modèle de dynamique de la population de *Lumbricus terrestris* en champ cultivé

Ce chapitre correspond à un article publié dans la revue *Ecological modeling*, intitulé “WORMDYN: A model of *Lumbricus terrestris* population dynamics in agricultural fields”.

Les modèles de dynamique des populations de vers de terre trouvés dans la littérature ont principalement été mis en place à partir de données acquises en laboratoire (Baveco et De Roos, 1996 ; Svendsen, 2005). Ceux-ci sont donc difficilement extrapolables aux conditions instables des agrosystèmes. De plus, les études de laboratoire utilisent souvent des conditions optimales de nourriture, de température et d’humidité qui ne sont pas représentatives des systèmes cultivés. Les modèles en conditions semi-naturelles de la littérature concernent des espèces de zones tropicales. Lavelle et Meyer (1983) ainsi que Martin (1990) ont, en effet, modélisé la dynamique du ver *Millsonia anomala*. Tondoh (1998) explique que ces modèles n’ont pas pu être utilisés pour d’autres espèces. De plus, dans ces modèles, comme dans celui de Mitchell (1983), la température et l’humidité ne sont parfois pas prises en compte pour l’estimation de certains paramètres, alors que WORMDYN considère que ces facteurs environnementaux agissent sur tous les paramètres démographiques de *L. terrestris*. Tondoh (1998) est le premier à utiliser un modèle basé sur une matrice de Lefkovitch pour simuler l’évolution d’une population d’*Hyperiodrilus africanus*. Cependant, son modèle ne prend pas en compte la distribution verticale et réduit la périodicité environnementale à deux périodes alors que WORMDYN considère que température et humidité influencent chaque paramètre tout au long de l’année. Tondoh explique lui-même que les modèles développés « 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 ».

Résumé : *Lumbricus terrestris* est un ver de terre abondant et répandu en régions tempérées, qui joue un rôle essentiel sur la structure du sol et l’évolution de la matière organique, principalement en système cultivé sans labour. La prédiction des densités de vers de terre est importante pour estimer de manière précise le rôle qu’ils jouent sur la qualité du sol. La dynamique de la population de *L. terrestris* a principalement été étudiée en prairie mais peu d’études se sont attachées à décrire cette évolution en champ cultivé. Cet article présente un nouveau modèle, WORMDYN, qui simule la dynamique d’une population de *L. terrestris* en termes de densité. WORMDYN est un modèle stochastique basé sur une matrice de Lefkovitch et prenant en compte les migrations verticales. Dans le modèle, la population de

vers de terre est divisée en quatre stades de développement (cocons, juvéniles, sub-adultes et adultes) et les paramètres du cycle de vie, tirés au sort dans une gamme définie à partir de la littérature, dépendent des conditions de température et d'humidité du sol. Les expérimentations ont été menées en 2006 et 2007 dans des parcelles labourées ou travaillées superficiellement (Grignon, France) pour estimer la précision des prédictions du modèle. La Root Mean Squared Error (RMSE) des prédictions de WORMDYN allait de 0,5 à 19,9 individus m^{-2} en 2006 et de 0,4 à 40,5 individus m^{-2} en 2007, en fonction du type de travail du sol, du moment de l'année et du stade de développement. Les valeurs de RMSE de WORMDYN ont été comparées aux valeurs de RMSE obtenues avec des prédictions dérivées directement des mesures de densité et du modèle de Svendsen *et al.* (2005). En 2006, les prédictions de WORMDYN étaient meilleures pour tous les stades de développement, excepté pour les adultes. En 2007, elles étaient meilleures pour les juvéniles, les adultes et la population totale dans la parcelle labourée mais les valeurs de RMSE dans la parcelle travaillée superficiellement étaient presque toujours supérieures aux valeurs obtenues avec les deux autres séries de prédictions. Ces valeurs relativement importantes de RMSE, obtenues en 2007, pourraient être dues à des facteurs intrinsèques de régulation de la population qui n'ont pas été pris en compte dans le modèle, comme la densité dépendance et/ou la compétition pour la nourriture et l'espace. Cela pourrait également être dû à une estimation incorrecte des valeurs des paramètres. Une analyse de sensibilité a été réalisée afin d'identifier les paramètres qui pourraient être estimés avec plus de précision pour améliorer les capacités prédictive du modèle. Les résultats ont montré que les paramètres les plus importants étaient le taux de survie des juvéniles et la fécondité des adultes.

WORMDYN: A model of *Lumbricus terrestris* population dynamics in agricultural fields

Céline Pelosi ^{a*}, Michel Bertrand ^a, David Makowski ^a, Jean Roger-Estrade ^b

^a INRA, UMR211 Agronomie, INRA / AgroParisTech, F-78850 Thiverval-Grignon, France

^b AgroParisTech, UMR211 Agronomie, INRA / AgroParisTech, F-78850 Thiverval-Grignon, France

* Corresponding author. AgroParisTech, UMR211 Agronomie, 78850 Thiverval-Grignon, France. Tel: (+33) 1 30815347; Fax: (+33) 1 30815425. E-mail address: cpelosi@grignon.inra.fr

Abstract: *Lumbricus terrestris*, an abundant and widespread earthworm of temperate regions, plays an important role in soil structure and organic matter turnover, especially in unplowed fields. The prediction of earthworm density is important to accurately assess the role they are playing in soil quality. The population dynamics of *L. terrestris* have been mainly studied under grassland conditions but little effort has been dedicated to predicting such dynamics in cultivated soils. This paper presents a new model, WORMDYN that simulates the population dynamics of *L. terrestris* in terms of density. WORMDYN is a stochastic stage-based Lefkovitch matrix model which accounts for vertical migrations. In the model, the earthworm population is divided into four developmental stages (cocoons, juveniles, sub-adults, and adults) and life cycle parameters depend on soil temperature and water content. The model parameters were estimated from the available literature. Experiments were carried out in 2006 and 2007 in plowed and surface tilled plots (Grignon, France) to assess the accuracy of the model predictions of *L. terrestris* density. The Root Mean Squared Error (RMSE) of the WORMDYN predictions ranged from 0.5 to 19.9 individuals m⁻² in 2006 and from 0.4 to 40.5 individuals m⁻² in 2007, depending on the type of soil tillage, the time of year and the developmental stage. The RMSE values of WORMDYN were compared to RMSE values obtained for predictions directly derived from density measurements and from the model of [Svendsen, T.S., Hansen, P.E., Sommer, C., Martinussen, T., Grønvold, J., Holter, P., 2005. Life history characteristics of *Lumbricus terrestris* and effects of the veterinary antiparasitic compounds ivermectin and fenbendazole. *Soil Biol. Biochem.* 37, 927-936]. In 2006, WORMDYN performed better for all developmental stages except for adults. In 2007, WORMDYN performed better for juvenile, adult, and total populations in the plowed plot, but the RMSE values of WORMDYN were almost always higher than the values obtained for the other two series of predictions for the unplowed plot. The relatively high RMSE values obtained in 2007 were probably due to some intrinsic factors regulating the population which were not taken into account by the model, like density-dependence and/or competition for

food and space. It may also be due to inaccurate estimation of parameter values. A sensitivity analysis was carried out to identify the parameters which should be estimated with a higher precision in order to improve the predictive capabilities of the model. The results showed that the most important parameters are the survival rate of juveniles and the fecundity of adults.

Keywords: Cropping system; Lefkovitch Matrix; *Lumbricus terrestris*; Population dynamics model

1. Introduction

Earthworms and especially *Lumbricus terrestris* are recognized to be beneficial to soil fertility, to improve soil porosity and organic matter turnover, and to enhance the availability of nutrients to plants and microorganisms (Edwards and Lofty, 1980). Earthworms are thus involved in several supporting ecosystem services such as soil formation, nutrient cycling, or the maintenance of biodiversity. They are deemed to be ecosystem engineers since earthworms directly or indirectly modulate the availability of resources to other species by modifying biotic and abiotic factors (Jones *et al.*, 1994). Earthworms have also been proposed as soil quality indicators (Fragoso *et al.*, 1997; Paoletti, 1999). Recently, they have been shown to enhance plant growth (Scheu, 2003) and the tolerance of rice to nematodes (Blouin *et al.*, 2005). Wardle *et al.* (2004) have suggested that they can stimulate nutrient mobilization and plant nutrient uptake.

L. terrestris is an epi-anecic worm which lives in permanent vertical burrows and feeds on soil surface organic matter. It is the largest earthworm in northern Europe (Edwards and Bohlen, 1996) and is present worldwide (Hartensen and Amico, 1983), being particularly abundant in European temperate agroecosystems (Daniel *et al.*, 1996). The study of cultural practices and environmental factors affecting *L. terrestris* population dynamics is therefore important, especially in situations where tillage is reduced. Darwin (1881) explained that “[...] the land was regularly plowed and still continued to be thus plowed by earthworms.” The study of *L. terrestris* dynamics may help to predict its effect on soil properties and especially on soil structure, at a time when cropping systems involve less and less soil tillage.

By focusing on the vital rates (birth, development, fertility, and mortality) in the context of the life cycle, demography addresses both the dynamics and structure of populations (Caswell, 2001). Population dynamics models predict the evolution of a given population over time. They are commonly used for species conservation or reintroduction (Armstrong *et al.*, 2002) as well as for ecotoxicologic assessments (Axelsen, 1997) or parasite attacks (Tixier *et al.*, 2006). Population dynamics modelling is used in this study to predict the evolution of a population in cultivated fields, knowing the important role they play in soil quality.

Table 3.1. Models describing earthworm population dynamics.

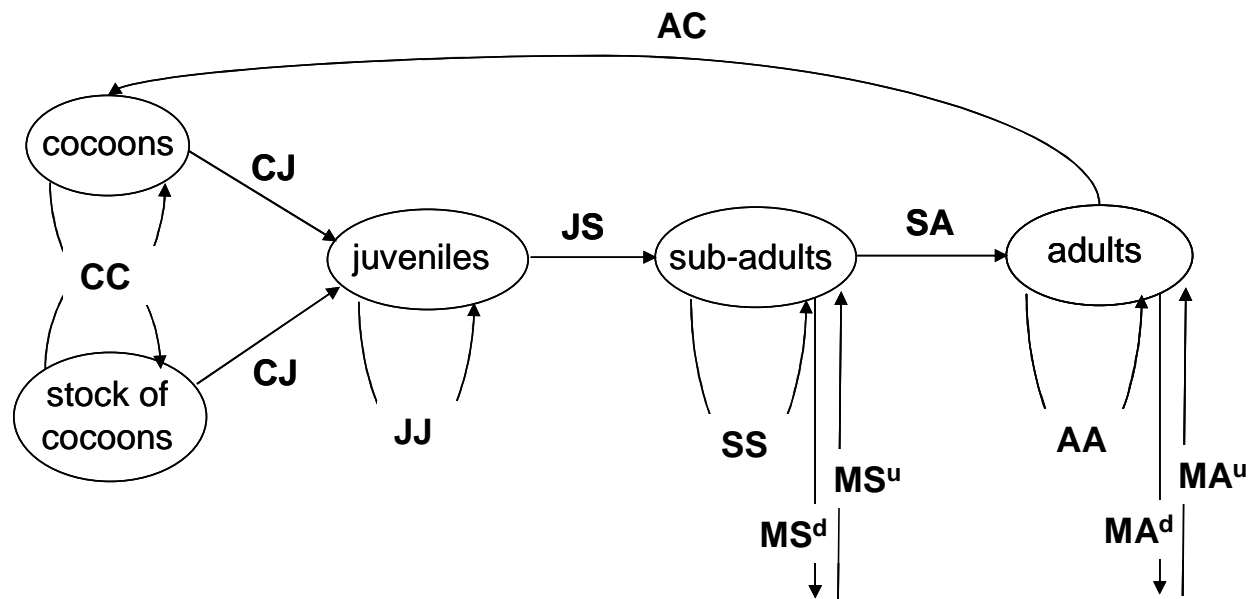
Authors	Conditions	Climate	Species	Model	Objective
Lakhani and Satchell (1970)	Laboratory		<i>L. terrestris</i>	Survivorship curves	To measure biomass and density dynamics during two years
Bouché and Kretzschmar (1977)	Grassland	Temperate	Earthworm communities	Model of the ecological and agronomic role of lumbricids	To describe environmental and demographic data, element fluxes, burrowing and casting activity, effects on soil structure, and interactions with microorganisms
Baveco and De Roos (1996), Hobbelen and van Gestel (2007)	Laboratory		<i>L. terrestris</i> , <i>L. rubellus</i>	Energy budget model (acquisition and use of energy)	To study the effect of pesticides on life parameters (growth, reproduction and survival), influence of temperature and food density on the effect of Cu.
Svendsen et al. (2005)	Laboratory		<i>L. terrestris</i>	Matrix model	To investigate the effects of veterinary compounds on population dynamics of <i>L. terrestris</i>
Tondoh (1998)	Field and laboratory	Tropical	<i>H. africanus</i>	Matrix model, stochastic	To model population dynamics under laboratory and semi-natural conditions
Lavelle et Meyer (1983)	Field	Tropical	<i>M. anomala</i>	Discrete variations of states, model based on instantaneous descriptions of the natural system in terms of entities, attributes and sets	To model dynamics and effect on soil, based on individual behaviour, earthworm description by 11 attributes (e.g. age, depth); 8 subprograms describe transformations shown by events (e.g. death) and processes (e.g. vertical movements)
Martin (1990)	Field and laboratory	Tropical	<i>M. anomala</i>	Based on model established by Lavelle and Meyer (1983), stochastic	To model dynamics and role, based on population behaviour

Few models describe earthworm population dynamics under field conditions (Table 3.1.) and most of them were developed for tropical climates with species other than *L. terrestris* (Lavelle and Meyer, 1983; Martin, 1990; Tondoh, 1998). Some models were developed to describe earthworm dynamics under laboratory conditions (Svendsen *et al.*, 2005; Baveco and De Roos, 1996). It is difficult to apply them to natural conditions since they do not represent the unstable conditions found in agricultural fields, where environmental conditions may vary simultaneously and rapidly. Moreover, laboratory conditions are often optimal (Svendsen *et al.*, 2005). Nevertheless, information about life cycle parameters is necessary to predict population dynamics and these models, with other studies, represent useful sources of information to parameterize a model.

Agricultural fields are unstable biotopes for earthworms (Edwards and Bohlen, 1996) since crop succession and agricultural practices determine the variation in soil temperature and water content (Lee, 1985) as well as food resource availability and quality (Edwards and Lofty, 1977). Soil temperature and water content are the key environmental conditions influencing *L. terrestris* growth, survival, fecundity and activity (Satchell, 1967; Hartensein and Amico, 1983; Sims and Gerard, 1999). They have a direct effect on earthworm biology and life processes. They also have an indirect effect through their influence on earthworm habitat and food supply (Curry, 1998). Therefore, for a given level of trophic resource, soil temperature and water content determine changes of earthworm density and biomass over time (Daniel, 1992; Whalen *et al.*, 1998).

Given this context, the purpose of this study was to build and assess a model predicting the density of *L. terrestris* as a function of soil temperature and soil water content, based on early measurements of earthworm density under field conditions. We also tested if such a model gives better predictions of earthworm populations than those based on one or two measurements a year as generally practiced. The model parameters were estimated from the available literature. In this paper, the model is presented as well as the assessment based on data from one site (Grignon, France), two types of soil tillage (plowed and surface tilled), and two years (2006 and 2007). The results of a sensitivity analysis are given and the parameters requiring a higher accuracy to improve the predictive capabilities of the model are pinpointed. We discussed the practical value of the model and solutions for improving model performance.

Figure 3.1. Graph representing the life cycle of an individual *L. terrestris*; MS^d (resp. MS^u) and MA^d (resp. MA^u) means Migration Sub-adults Downward (resp. Migration Sub-adults Upward) and Migration Adults Downward (resp. Migration Adults Upward); the stock of cocoons represents cocoons produced in autumn that did not hatch till the beginning of spring of the following year.



2. Materials and methods

2.1. The WORMDYN model

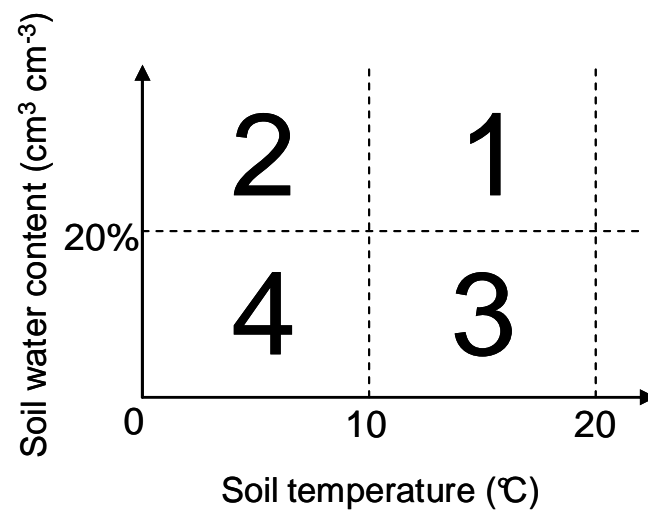
A mechanistic and stochastic stage-based Lefkovitch matrix population model (Caswell, 2001) was used to describe *L. terrestris* population dynamics (number of individuals per m²) at a weekly time step. The model simulates the population density of *L. terrestris* in the upper layer (soil depth ≤ 30 cm) and takes into account vertical migration between the lower and upper layers, which is driven by environmental conditions since *L. terrestris* has no obligatory diapause (Gerard, 1967; Avel, 1959 in Lee, 1985; Sims and Gerard, 1999). WORMDYN also accounts for an initial stock of cocoons at the beginning of spring; it corresponds to the stock of viable cocoons produced in autumn of the previous year that will not hatch till spring of the following year due to unfavorable conditions. Lee (1985) explained that incubation times of lumbricids in the field are similarly delayed by the intervention of cold temperatures or drought, and the cocoons hatch when temperatures or soil moistures are more favourable.

The population in the upper layer is divided into four stages: cocoons (*C*), juveniles (*J*), sub-adults (*S*), and adults (*A*). Earthworms are considered sub-adult if they have a full tubercula pubertatis but no clitellum and adult if they are clitellate (Sims and Gerard, 1999). Earthworms are considered juveniles if they have neither tubercula pubertatis nor clitellum.

The following assumptions were made.

- 1) All individuals within each developmental stage are assumed to be identical and hence have the same probability, which depends on soil temperature and water content, to die or to move to the next stage. Moreover, each sub-adult and adult individual also has the same probability of migrating to or from the upper layer and each adult has the same probability of producing a cocoon.
- 2) During one time step an individual can (Figure 3.1.):
 - a) survive and stay in the same developmental stage with the probability *CC*, *JJ*, *SS*, or *AA*, respectively for cocoons, juveniles, sub-adults, and adults;
 - b) survive and reach the next developmental stage (except if adult) with the probability *CJ*, *JS* or *SA*, respectively for cocoons, juveniles, and sub-adults;
 - c) produce cocoons, if adult in which case *AC* represents the number of cocoons produced per adult per time step;

Figure 3.2. Graph representing environmental classes ($i_{(t)}$) of soil temperature and moisture content for earthworms.



- d) migrate downwards if sub-adult or adult and if soil temperature and/or water content are unfavorable. Conversely, these earthworms return to the surface when the temperature and/or water content there become favorable once again.

To project future changes in population size, the stage-class model illustrated in Figure 3.1. was formulated in matrix notation using the following equation:

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

where $\begin{pmatrix} C \\ J \\ S \\ A \end{pmatrix}_t$ is a vector including the densities of earthworms of different stages at week t .

The Lefkovitch matrix used in Eq.(1) includes the probabilities for each individual to stay at the same stage or to reach the next stage. The index “ $i_{(t)}$ ”, $i_{(t)} = 1, \dots, 4$, represents the environmental condition class since the probabilities of the above transition matrix are considered to depend on soil temperature and water content. Four classes of environmental conditions were defined (Figure 3.2.) and each class corresponds to a set of parameter values. The thresholds defining the classes were fixed from data found in the literature (Satchell, 1967; Nordström and Rundgren, 1972; Butt, 1991; Berry and Jordan, 2001). Case $i_{(t)} = 1$ is the most favorable and case $i_{(t)} = 4$ is the worst condition for *L. terrestris* growth and development. The class at time t depends on the average temperature and soil water content of week $t-1$.

The terms MS^d (resp. MS^u) and MA^d (resp. MA^u) mean Migration Sub-adults Downward (resp. Migration Sub-adults Upward) and Migration Adults Downward (resp. Migration Adults Upward); they correspond to the number of sub-adults and adults coming from (or going to) the upper layer (Gates, 1961; Butt, 1991). These parameters also depend on the environmental conditions and so are defined for each of the four environmental classes defined in Figure 3.2. in the following way.

$$MS^d_{(t+1)} = 0 \text{ if } i_{(t)} \leq 2 \text{ and } MS^d_{(t+1)} = SS_{i_{(t)}} \times S_t + JS_{i_{(t)}} \times J_t \text{ otherwise} \quad (2)$$

$$MS^u_{(t+1)} = S^d_{(t)} \times SS_1 \text{ if } i_{(t-1)} \geq 3 \text{ and } i_{(t)} \leq 2 \text{ and } MS^u_{(t+1)} = 0 \text{ otherwise} \quad (3)$$

where $S^d_{(t)}$ represents the subterranean stock of sub-adults at time t defined as follows:

$$S^d_{(t)} = SS_1 \times S^d_{(t-1)} + MS^d_{(t)} - MS^u_{(t)} \quad (4)$$

For the adults, migration terms are defined by

$$MA^d_{(t+1)} = 0 \text{ if } i_{(t)} \leq 2 \text{ and } MA^d_{(t+1)} = AA_{i_{(t)}} \times A_t + SA_{i_{(t)}} \times S_t \text{ otherwise} \quad (5)$$

$$MA^u_{(t+1)} = A^d_{(t)} \times AA_1 \text{ if } i_{(t-1)} \geq 3 \text{ and } i_{(t)} \leq 2 \text{ and } MA^u_{(t+1)} = 0 \text{ otherwise} \quad (6)$$

where $A^d_{(t)}$ represents the subterranean stock of adults at time t defined as follows:

$$A^d_{(t)} = AA_1 \times A^d_{(t-1)} + MA^d_{(t)} - MA^u_{(t)} \quad (7)$$

We made the assumption that juveniles do not migrate vertically since they are generally found within 8 cm of the soil surface (Edward and Bohlen, 1996), close to the food source. Moreover, they may not yet have a sufficiently developed muscular system that Bouché (1977) called “digging muscles”.

As mating pairs of *L. terrestris* always copulate on the surface of the soil (Sims and Gerard, 1999), we have also made the assumption that, when they have migrated downwards, adults do not reproduce because of the unfavourable conditions (Satchell, 1967). Moreover, once in deeper layers, survival rates of adults and sub-adults are optimum (i.e., AA_1 and SS_1 , respectively) since conditions are favourable.

CS_t represents the stock of cocoons of the previous autumn; thus, this stock is maximum at the beginning of spring. It corresponds to the stock of cocoons produced in autumn of the previous year that do not hatch till spring of the following year because of unfavorable conditions. Since a fraction of CS reaches the juvenile stage at each time step after the incubation period, this density of cocoons CS_t evolves as follows:

$$CS_{(t+1)} = CC_{i_{(t)}} \times CS_{(t)} - CJ_{i_{(t-1)}}^{CS} \times CS_{(t-1)} \text{ if } t > 12 \text{ and } CS_{(t+1)} = CC_{i_{(t)}} \times CS_{(t)} \text{ otherwise} \quad (8)$$

where $CJ_{i_{(t-1)}}^{CS}$ is the fraction of the cocoon stock of the previous autumn that became juvenile on week $t-1$. It is equal to zero if $t \leq 12$, assuming that the minimum incubation time is 13 weeks (Meinhardt, 1974; Butt, 1991). $CJ_{i_{(t)}}^{CS} = CJ_{i_{(t)}}$ if $t > 12$.

Parameters $CC_{i(t)}$, $JJ_{i(t)}$, $SS_{i(t)}$, $AA_{i(t)}$, $CJ_{i(t)}$, $JS_{i(t)}$ and $SA_{i(t)}$ are survival or growth rates and thus cannot exceed 1. Moreover, for a given stage, the sum of the parameters cannot exceed 1. As a consequence, $CC_{i(t)} + CJ_{i(t)} \leq 1$, $JJ_{i(t)} + JS_{i(t)} \leq 1$ and $SS_{i(t)} + SA_{i(t)} \leq 1$.

The initial values of all the dynamic variables must be initialized at $t = 0$. We assume that $C_{(t=0)} = MS^d_{(t=0)} = MA^d_{(t=0)} = MS^u_{(t=0)} = MA^u_{(t=0)} = S^d_{(t=0)} = A^d_{(t=0)} = 0$. The pre-existing stock of cocoons (CS), as well as the densities of juveniles (J), sub-adults (SA) and adults (A) must be either measured or estimated at $t = 0$.

Horizontal migration is not taken into account in the model because the rate at which *L. terrestris* moves is on average four meters a year (Hoogerkamp *et al.*, 1983). Although individuals of *L. terrestris* have been reported to migrate up to 20m during a single night (Mather and Christensen, 1988), they often return to the same burrow (Edwards and Bohlen, 1996). Predation is not taken into account in the model. The risk of exposure to major predators (birds) is diminished by the superficial tillage using a chisel (working depth ≤ 10 cm) which does not inverse soil layers and the absence of plowing in the plowed plots during the experimental sampling period.

The assumption was made that the trophic resource (i.e., organic matter) and the cultural practices (e.g., soil tillage and pesticide applications) determine the average size of the earthworm population in a given field and that soil temperature and water content determine fluctuations in the average over time. In our model, the initial value of the simulation was based on the data provided by the first spring sampling.

2.2. Parameter values

2.2.1. Boundaries of the environmental condition classes

Butt (1991) and Butt *et al.* (1992) recorded the greatest annual cocoon production of adult *L. terrestris* at a constant 15°C and the most rapid cocoon hatching at 20°C. They concluded that 15-20°C was optimal for this species at early life stages. Daniel *et al.* (1996) and Berry and Jordan (2001) found an optimal weight gain for *L. terrestris* when temperature was near 15-20°C. For the largest individuals, including adults, optimal temperature range is 10-15°C (Satchell, 1967; Daugbjerg, 1988). The temperature range for the optimal class $i(t) = 1$ was thus 10-20°C.

Concerning soil water content, Whalen and Parmelee (1999) showed that *L. terrestris* growth rate was the highest in soil maintained at 10°C and 20% (g g^{-1}) water content, which in that soil corresponded to 62% of field capacity. Gerard (1967) noted the tolerance of

Table 3.2. Data used for parameter values of the model and life cycle parameter values a) under condition ($i_{(t)} = 1$) and b) under conditions ($i_{(t)} = 2, 3$ and 4).

(a) Condition ($i_{(t)} = 1$)				
Parameter	Authors	Data used	Calculation for 1 week	Minimum and maximum
CC + CJ	Svendsen et al. (2005)	$0.786 + 0.119 = 0.905$ after 13 weeks	$(0.786 + 0.119)^{(1/13)} = 0.99$	$0.98 < CC+CJ < 1$
	Butt (1991)	cocoon viability=70% after 20 weeks	$0.7^{(1/20)} = 0.98$	
CJ	Svendsen et al. (2005)	Kaplan-Meier curves	max hatching rate = 0.1-0.2	$0.1 < CJ < 0.2$
JJ + JS	Lakhani and Satchell (1970)	survivorship curves (depending on age)	0.99	$0.99 < JJ+JS < 1$
	Butt (1991)	94% after 20 weeks	$0.94^{(1/20)} = 0.99$	
	Baveco and De Roos (1996)	constant mortality rate of 0.001 day ⁻¹	0.99	
JS	Berry and Jordan (2001)	10°C, 20% = 166 days 20°C, 30% = 48 days 10°C, 30% = 122 days	100/23.7 weeks = 0.04 100/12.1 weeks (mean of 48 and 122 days) = 0.08	$0.04 < JS < 0.08$
SS + SA	Lakhani and Satchell (1970)	survivorship curves (depending on age)	0.99	$0.99 < SS+SA < 1$
SA	Berry and Jordan (2001)	Max = 50 days	100/7.1 = 0.14	$0.14 < SA < 0.4$
	Daniel (1990)	17.8 days 10-20°C	100/2.5 = 0.4	
AA	Lakhani and Satchell (1970)	survivorship curves (depending on age)	0.99	$0.99 < AA < 1$
	Svendsen et al. (2005)	½ life span = 21.5 months	$0.5^{(1/86)} = 0.99$	
AC	Butt (1991)	18-22°C = 10.1 cocoons/adult/year	10.1/52 weeks = 0.19	$0.19 < AC < 1.5$
	Meinhardt (1974)	6 cocoons/month/adult	6/4 weeks = 1.5	

(b) Conditions ($i_{(t)} = 2, 3$ and 4)	
Parameter	Min and max
CC + CJ	$0.8 < CC+CJ < CC1+CJ1$
CJ	$0 < CJ < CJ1$
JJ + JS	$0.4 < JJ+JS < JJ1+JS1$
JS	$0 < JS < JS1$
SS + SA	$0.7 < SS+SA < SS1+SA1$
SA	$0 < SA < SA1$
AA	$0.7 < AA < AA1$
AC	$0 < AC < AC1$

L. terrestris to dry conditions and found no reduced activity or quiescence under field conditions even at very low soil moisture tensions e.g., pF 4.3 (Nordström and Rundgren, 1972). Therefore, optimal soil water content was considered to be above 20% ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$). In this loamy soil, this water content corresponds to a soil water potential of -1600 KPa (Desbourdes-Coutadeur, 2002).

Soil water content seems to play a more important role for *L. terrestris* life cycle parameters than temperature according to Lee (1985) and Curry (1998). That is why, in the model, the best environmental classes (i.e., $i_{(t)} = 1$ and 2) correspond to a soil water content above 20% ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$) (Figure 3.2.). Below this threshold, sub-adults and adults may migrate downwards (i.e., to a depth > 30 cm), since vertical movements are mainly determined by soil water content (Edwards and Bohlen, 1996).

2.2.2. Lefkovitch Matrix parameters

To set the optimal environmental conditions (i.e., $i_{(t)} = 1$) in WORMDYN (Table 3.2.a), data was used from prior laboratory studies of *L. terrestris*. In these studies, temperature, water content, and food supply were controlled and often chosen to be optimal. As the literature did not provide single values, the parameters of the Lefkovitch matrix (Eq.(1)) were defined as random variables with uniform distributions. The upper and lower bounds of the distributions were fixed and are shown in Table 3.2.

2.2.2.1. Survival (CC_1) and hatching (CJ_1) of cocoons

Svendsen *et al.* (2005) found a cocoon survival rate without hatching (i.e., CC) of 0.786 and a hatching rate (i.e., CJ) of 0.119 for the control treatment with a time step of 13 weeks. The sum of parameters ($CC_1 + CJ_1$) in WORMDYN was constrained to be at least $(0.786 + 0.119)^{(1/13)} = 0.99$ since the model time step is 1 week. Butt (1991) found that cocoon viability was close to seventy per cent at each constant temperature examined in the range of $10-20^\circ\text{C}$ after 20 weeks; a minimum rate for ($CC_1 + CJ_1$) can be calculated as follows: $0.7^{(1/20)} = 0.98$. For the class $i_{(t)} = 1$, the minimum for cocoon survival rate ($CC_1 + CJ_1$) was set at 0.98 per week.

Cocoons were not allowed to hatch before 13 weeks of incubation (Meinhardt, 1974; Butt, 1991). After this time of latency, hatching rate depends on weather conditions. All of them do not hatch simultaneously, as shown by the Kaplan-Meier curves (Svendsen *et al.*, 2005). The minimum and maximum hatching rates CJ for class $i_{(t)} = 1$ were set up from these curves (Svendsen *et al.*, 2005). CJ_1 is visually estimated between 0.1-0.2 per week. In our model, it was assumed that CJ_1 ranges from 0.1 to 0.2 per week for class $i_{(t)} = 1$. According to Butt (1993), twin hatching frequency was only 1%. Therefore, it was not taken into account here.

2.2.2.2. Juvenile survival (JJ_I) and development to sub-adults (JS_I)

According to the *L. terrestris* mortality curve of Lakhani and Satchell (1970), the mortality rate of young earthworms is about 0.2% and their survival rate ($JJ_I + JS_I$) is almost 0.99. Butt (1991) found that hatching survival was about 94% at each constant temperature examined in the range of 10–20°C after 20 weeks. For 1 week, this value corresponds to an overall juvenile survival rate of $0.94^{(1/20)}$, which is more than 0.99. Daniel (1990) mentioned 10-15% mortality at 16°C during the juvenile stage. According to Baveco and De Roos (1996), this range leads to a constant mortality rate of 0.001 day^{-1} . It was assumed that, for class $i_{(t)} = 1$, the minimum value of juvenile survival rate ($JJ_I + JS_I$) is 0.99 per week.

Little data is available for the development rate JS_I . Berry and Jordan (2001) found that earthworms kept at 20°C, with a soil water content of 30%, developed tubercula pubertatis after 48 days. At 10°C, with a soil water content of 30%, earthworms developed tubercula pubertatis after 122 days. Both experiments correspond to our class $i_{(t)} = 1$ and, in our model, the minimum time to become sub-adult was set to 85 days (i.e., 12.1 weeks). This value gives a JS_I rate of $1/12.1 = 0.08$. The maximum value of the transition parameter from juvenile to sub-adult stage was set at 0.08 for class $i_{(t)} = 1$. According to Berry and Jordan (2001), earthworms required 166 days (i.e., 23.7 weeks) to become sub-adults at a temperature of 10°C and a soil water content of 20%, leading to a value of JS_I of $1/23.7 = 0.04$. Based on this result, the minimum value of the transition parameter from juvenile to sub-adult was set at 0.04 for class $i_{(t)} = 1$.

2.2.2.3. Sub-adult survival (SS_I) and development to adults (SA_I)

For the class $i_{(t)} = 1$, the minimum for sub-adult survival rate ($SS_I + SA_I$) is 0.99 for 1 week (Lakhani and Satchell, 1970). Concerning the time required for a sub-adult to become adult, the minimum value is 25 days (i.e., 3.6 weeks) and the maximum value is 50 days (i.e., 7.1 weeks) according to Berry and Jordan (2001). Based on these data, the sub-adult development rate is equal to a minimum of $1/7.1 = 0.14$ and to a maximum of $1/3.6 = 0.28$. According to Daniel (1990), the time required for a sub-adult to become adult is 24, 17, and 16 days at temperatures of 10, 12.5 and 16-20°C, respectively when the water content is 40%. The average duration is thus 17.8 days (i.e., 2.5 weeks) for a temperature between 10 and 20°C giving a maximum development rate of $1/2.5 = 0.4$. Based on these studies, the development rate SA_I was assumed to range from 0.14 to 0.40 for class $i_{(t)} = 1$. The maturation time mentioned by Berry and Jordan (2001) used to estimate JS_I and SA_I (Table 3.2.a) are in agreement with the values given by Butt (1993), Butt *et al.* (1994a), Daniel *et al.* (1996), and Svendsen *et al.* (2005).

2.2.2.4. Adult survival (AA_I)

The mortality curve of Lakhani and Satchell (1970) showed that the adult earthworm mortality rate is about 0.1% (and the survival rate is about 99.9%) for individuals younger than 2000 days. Svendsen *et al.* (2005) found that the adult population is reduced by a factor of 0.5 every 21.5 months, giving a median survival time for adults of 21.5 months (i.e., 86 weeks). According to Svendsen *et al.* (2005), the reduction factor for 13 weeks is 0.901. This leads to a reduction factor of $0.5^{(1/86)} = 0.99$ for 1 week. Thus, for class $i_{(t)} = 1$, the minimum value of the adult survival rate (AA_I) was set at 0.99.

2.2.2.5. Fecundity (AC_I)

L. terrestris is an obligate biparental earthworm (Evans and Guild, 1947a) and thus cannot reproduce by parthenogenesis. Satchell (1967) suggests that *L. terrestris* mating occurs throughout the year, except when soil conditions are unsuitable. Butt (1991) found that an individual *L. terrestris* can produce 10.1 cocoons per year per mature earthworm when temperature varies from 18 to 22°C. Meinhardt (1974) showed that an individual *L. terrestris* can produce 6 cocoons per month, which gives a weekly rate of 1.5. Based on these results, the fecundity rate (AC_I) was assumed to range from $10.1/52 = 0.19$ to 1.5 cocoons per week and per mature earthworm for class $i_{(t)} = 1$. Values found in the literature confirm these minimum and maximum thresholds (Evans and Guild, 1947a; Daniel, 1990; Butt *et al.*, 1992; Butt, 1993; Svendsen *et al.*, 2005).

For sub-optimal conditions (i.e., $i_{(t)} = 2, 3$ and 4) (Table 3.2.b), the following assumptions were made:

- 1) a parameter in condition $i_{(t)}$ was not allowed to take a value greater than the same parameter in condition $(i_{(t)} + 1)$;
- 2) minimal values for parameters $CJ_{i_{(t)}}$, $JS_{i_{(t)}}$, $SA_{i_{(t)}}$, and $AC_{i_{(t)}}$ were set to zero for class $i_{(t)} = 4$ because, according to Edwards and Bohlen (1996) and Lowe and Butt (2005), earthworm development and fecundity can cease under very unfavorable weather conditions;
- 3) the minimum for cocoon survival rate ($CC_{i_{(t)}} + CJ_{i_{(t)}}$) was fixed at 0.8 because cocoons are resistant forms (Edwards and Bohlen, 1996) and are quite tolerant to unfavorable conditions;

Table 3.3. Soil characteristics of the experimental plots; physical analysis indicates the mean composition of the 0-30 cm layer.

Year of sampling	2006		2007	
Management	Surface tilled as of 1958	Plowed yearly (last plowing in autumn 2005)	Surface tilled as of 2001	Plowed yearly (last plowing in autumn 2006)
Clay (g kg ⁻¹)	199	202	240	230
Silt (g kg ⁻¹)	721	694	640	770
Sand (g kg ⁻¹)	76	100	113	80
Organic matter (g kg ⁻¹)	28.2	26.9	25.7	33.0
CaCO ₃ (g kg ⁻¹)	5.0	4.0	7.0	1.2
C/N ratio	12.7	12.5	12.9	10.8
pH	7.5	7.7	7.6	7.9
Rotation	Spring barley since 1997	Spring barley since 1997	Wheat/winter barley/maize/wheat/ winter barley	Wheat/rape/maize/winter barley

- 4) minimums for sub-adult ($SS_{i(t)} + SA_{i(t)}$) and adult ($AA_{i(t)}$) survival rates were fixed at 0.7 (70%) because sub-adults and adults can migrate to deeper soil layers to escape from adverse conditions. Juvenile survival rate ($JJ_{i(t)} + JS_{i(t)}$) depends on weather conditions because worms in this stage are unable to escape desiccation by moving quickly deeper into the soil. They only enter into diapause if necessary. The minimum juvenile survival rate ($JJ_{i(t)} + JS_{i(t)}$) was set to 0.4.

2.3. Assessment of the model predictions

2.3.1. Data

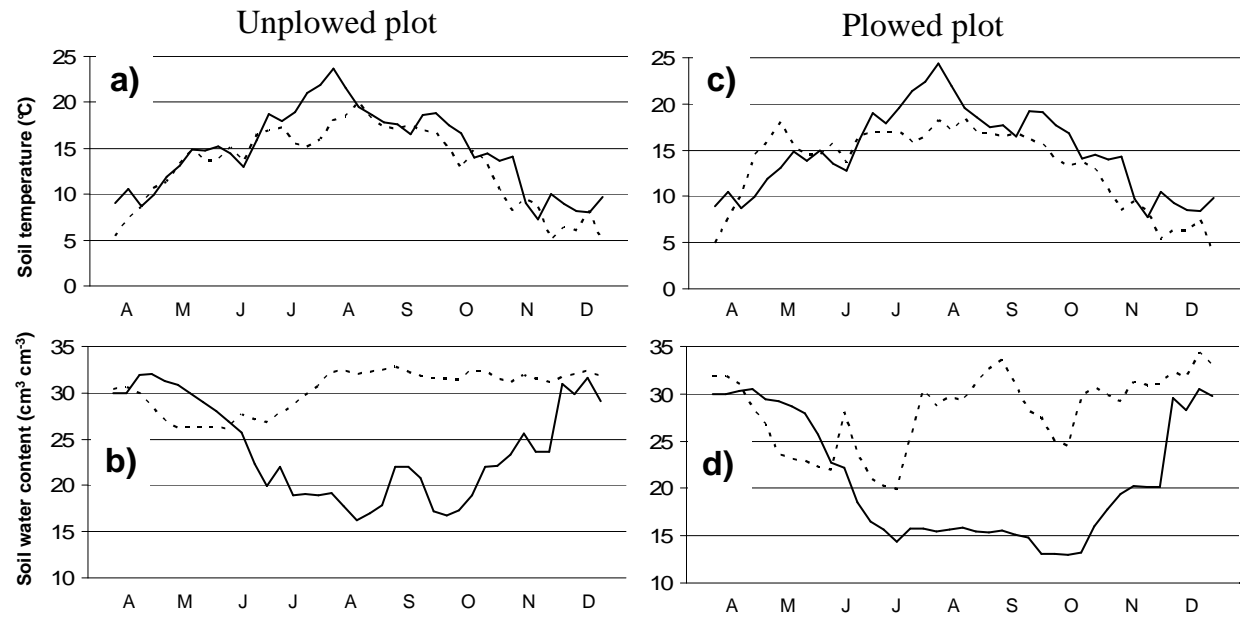
Data were collected between March and December 2006 and 2007 at the INRA experimental station of Grignon in northern France (48.9°N, 1.9°E, 130 m elevation). The soil is an orthic Luvisol (FAO classification). Two plots were studied each year.

In 2006, data were collected from one plot plowed every year (30 cm deep) and from another plot which had been superficially tilled (working depth ≤ 10 cm) starting in 1958 (Table 3.3.). *L. terrestris* density (number m^{-2}) was measured each week for four consecutive weeks at the beginning and end of spring and autumn, when earthworm activity is known to be high (Bouché, 1972).

In 2007, the density was measured at a monthly time step between March and December in two plots. One plot had been plowed every year (30 cm deep) and another plot had been superficially tilled (working depth ≤ 10 cm) starting in 2001 (Table 3.3.). Each earthworm density measurement was based on ten soil samples, randomly chosen from each plot. Plots were cultivated with spring barley in 2006 and winter barley in 2007 (Table 3.3.).

Earthworm density was measured for each replicate using a combined method (Bouché and Gardner, 1984). Firstly, an expellant diluted solution of Allyl isothiocyanate was applied to the soil within a 40 cm x 40 cm metal frame. Then a 40 cm x 40 cm x 30 cm-deep block of soil was excavated and earthworms were extracted by hand and preserved in 4% formalin solution. They were weighed fresh, counted, and then identified at the species level according to the identification key of Bouché (1972) and Sims and Gerard (1999). Only one *Lumbricus* spp. was found in our plots: *L. terrestris*. It alone was the focus of our study. The developmental stage of each of these earthworms was noted, according to the definition set out in materials and methods.

Figure 3.3. Soil temperature ($^{\circ}\text{C}$) and water content ($\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$) at 15 cm deep in the unplowed (a and b) and the plowed (c and d) plots in 2006 (—) and 2007 (---).



Soil temperature and water content were measured at 15 cm deep during the whole earthworm sampling period, from March to December, 2006 and 2007, on six different locations in each experimental plot. Soil temperature was recorded with a system of thermocouple probes (copper / constantan) every 10 minutes and then averaged per hour. Volumetric water content was measured using time domain reflectometry (TDR). Data were retrieved with a TDR Trase (Soil Moisture Equipment Corp., Santa Barbara, CA, USA) twice a week. The temperature and water content measurements were averaged across the six locations for each plot. The upper limit of temperature for the model (i.e., 20°C) was never reached during the sampling periods (Figure 3.3.).

No plowing was done during the experimental sampling period. Only fungicides and herbicides were used: these chemicals are recognized as being not very harmful to earthworms (Edwards and Bohlen, 1996).

2.3.2. Model predictions

The WORMDYN model was run for each experimental plot using the temperature and water content measurements as input variables. The initial values of the densities of juveniles, sub-adults, and adults were set using the first earthworm density measurement available in 2006 and 2007. The initial stock of cocoons present in the soil at the beginning of spring was estimated by multiplying the adult density at the prior autumn by the minimum incubation time of *L. terrestris* cocoons (13 weeks) (Meinhardt, 1974; Butt, 1991; Baveco and De Roos, 1996), and then by the adult fecundity rate under cold and wet conditions (CJ_2). Because experimental data was not available in autumn 2005, the adult density measured in autumn 2006 was used as an estimate of the adult density in autumn 2005 (9.5 individuals m^{-2} and 0.7 individuals m^{-2} in the unplowed and plowed plots respectively). This approximation was used because the climatic conditions in autumn 2005 were nearly the same as the conditions in autumn 2006. Moreover, Daniel (1992) has found that the variability of total population density is often largely explained by the variability of the juvenile density. The density of adults is more constant from one year to another.

For each plot, 10 000 sets of parameter values were randomly drawn from uniform probability distributions defined by the lower and upper bounds shown in Table 3.2. The model was run for 38 weeks in 2006 and 40 weeks in 2007 for each set of parameter values. Output values were then averaged over parameter values in order to derive the average weekly evolution of the earthworm density between March and December 2006 and 2007. These predictions were compared to the measured earthworm density.

The Root Mean Squared Error and bias values were computed for each plot and each earthworm stage (juvenile, sub-adult, adult) as

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N D_i^2} \quad \text{and} \quad Bias = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N D_i, \quad \text{where } N \text{ is the number of available density}$$

measurements and $D_i = (\text{observed value} - \text{simulated value})$ (Wallach, 2006).

The RMSE and bias values obtained for WORMDYN were compared to the values computed for three other systems of prediction:

- (1) a constant prediction equal to the first earthworm density measurement available in March 2006 and March 2007 for juvenile, sub-adult and adult populations (noted Constant 1);
- (2) predictions equal to the first earthworm density measurement between March and the beginning of September, and then equal to the density measured at the beginning of September (noted Constant 2);
- (3) predictions using the first earthworm density measurement and the model of Svendsen *et al.* (2005) based on the same equations as WORMDYN but using parameter values estimated with measurements collected in a laboratory and not in cultivated fields (noted Mod-Svendsen). Only adult and total density may be compared to Svendsen's study because they distinguished only three stages in their experiments since juveniles were not separated from sub-adults.

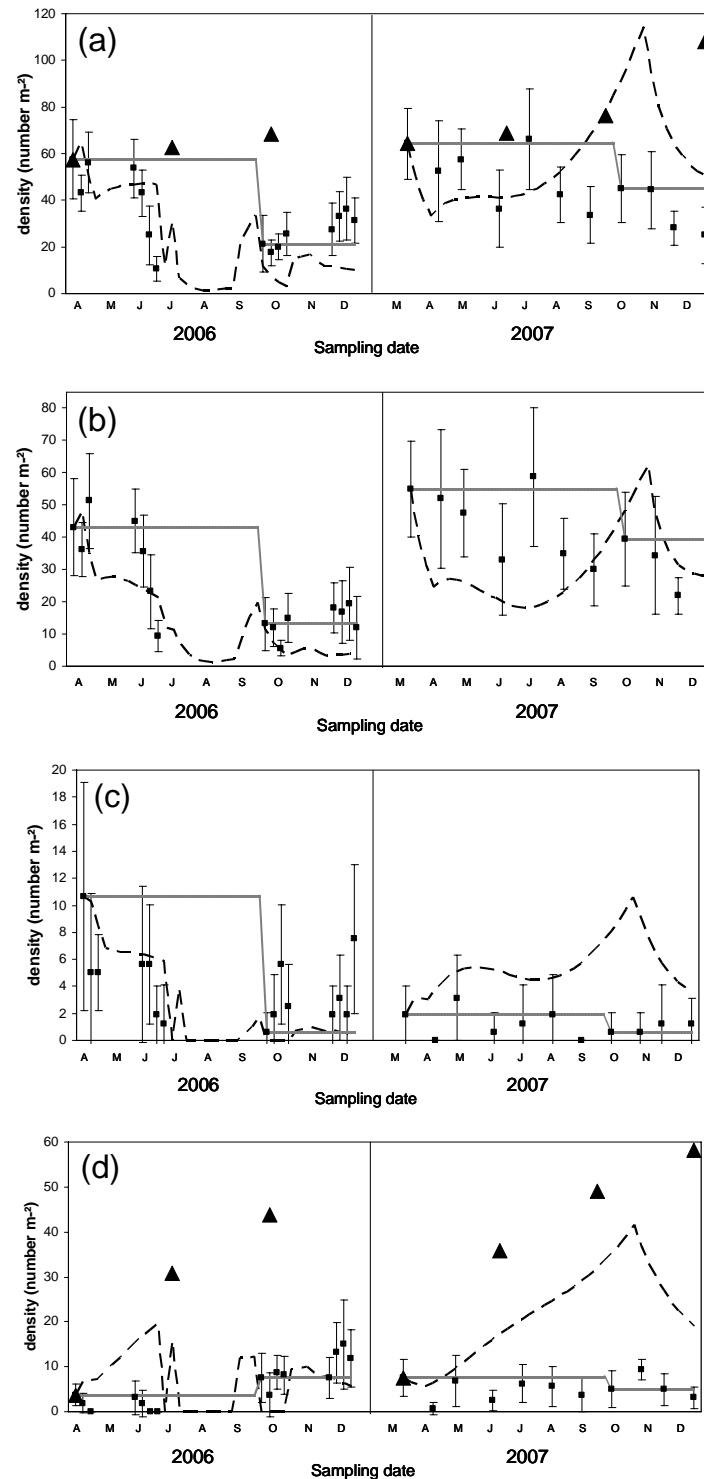
Systems of prediction (1) and (2) have already been applied by several authors (Edwards and Lofty, 1977; Bohlen *et al.*, 1995).

2.4. Sensitivity analysis principle

A sensitivity analysis was performed to study the sensitivity of the model outputs to the eight parameters of the Lefkovitch matrix. Sensitivity indices were computed for each parameter and for the output variables simulated during the last week of April 2006 and 2007, which corresponds to the middle of spring, the period of highest earthworm activity (Bouché, 1972). The calculations were based on the $N=10\,000$ sets of parameter values $z_k = (z_{k,1}, \dots, z_{k,i}, \dots, z_{k,8})$, $k = 1, \dots, N$, randomly generated and the corresponding model outputs. Correlation coefficients were computed to quantify the relationship between parameter values and output variables (Monod *et al.*, 2006).

Let $s_{\hat{Y}}^2 = 1/N \sum_{k=1}^N [f(z_k) - \bar{f}]^2$ and $s_{Z_i}^2 = 1/N \sum_{k=1}^N [z_{k,i} - \bar{z}_i]^2$ denote the empirical variances of the model output $\hat{Y} = f(Z)$ and of Z_i in the simulations, and let

Figure 3.4. Density (number m^{-2}) of (a) total population, (b) juveniles, (c) sub-adults and (d) adults in 2006 and 2007 in the unplowed plots. (▪) Measured mean earthworm density; (---) mean of the 10 000 simulations; (—) predictions equal to the first earthworm density measurement between March and the beginning of September, and then equal to the density measured at the beginning of September (Constant 2); (▲) predictions calculated using the matrix of Svendsen *et al.* (2005); vertical bars are confidence intervals at a level of 95%. Plots are not the same in 2006 and 2007 (see Section 2.3.1).



$\text{cov}(\hat{Y}, Z_i) = 1/N \sum_{k=1}^N [f(z_k) - \bar{f}][z_{k,i} - \bar{z}_i]$ denote their covariance. The PEAR (Pearson Product Moment Correlation Coefficient) coefficient between Z_i and \hat{Y} is defined by $r_{Z_i, \hat{Y}} = \text{cov}(\hat{Y}, Z_i) / s_Y s_{Z_i}$. It varies between -1 and +1 and measures the linear association between the variations of Z_i and those of \hat{Y} .

3. Results and discussion

3.1. Model predictions

Field densities of earthworms are generally estimated from several soil samples in spring and/or autumn. Using a mean of several estimates from the literature is difficult since density values differ greatly, ranging from 0 to 140 individuals m^{-2} (Bohlen *et al.*, 1995; Kladvikova *et al.*, 1997; VandenBygaart *et al.*, 1999). Moreover, cultural practices as well as soil and weather conditions vary and are thus not comparable. The advantage of WORMDYN was thus assessed by comparing the RMSE values, obtained with simulated densities, to the values computed for three other systems of prediction (Constant 1, Constant 2 and Mod-Svendsen). The simulated and observed densities of total population (a) juveniles (b) sub-adults (c), and adults (d) are shown in Figures 3.4. and 3.5.

RMSE and bias values are presented in Table 3.4. RMSE values of WORMDYN ranged from 0.4 (for sub-adults in spring 2007 in the plowed plot) to 40.5 individuals m^{-2} (for total density in autumn 2007 in the unplowed plot). These values are below 50% of the yearly maximum observed values in 12 cases (stage x plot x year x season) out of 16. Maximum standard deviations of observed values were generally higher than RMSE values. The bias values show that WORMDYN tended to under-predict in 16 cases out of 40 and to over-predict in 24 cases out of 40 (Table 3.4.).

RMSE values of the model were lower than those of Constant 1 in 23 cases (stage x plot x year x season) out of 40. In 2006, the model performed better for all stages except for adults, in both plowed and unplowed plots (Table 3.4.a and b). In 2007, in the plowed plot, RMSE values were lower with the model than with Constant 1 for juvenile and total populations for all periods of the year and for adults in spring and autumn. However, the model over-predicted the observed densities of sub-adults and adults in the unplowed plot in 2007. Concerning juveniles of the unplowed plot in 2007, the density was under-predicted in spring and summer but the model performed better than Constant 1 in autumn (Table 3.4.a and b).

Figure 3.5. Density (number m^{-2}) of (a) total population, (b) juveniles, (c) sub-adults and (d) adults in 2006 and 2007 in the plowed plots. (▪) Measured mean earthworm density; (- -) mean of the 10 000 simulations; (—) predictions equal to the first earthworm density measurement between March and the beginning of September, and then equal to the density measured at the beginning of September (Constant 2); (▲) predictions calculated using the matrix of Svendsen *et al.* (2005); vertical bars are confidence intervals at a level of 95%. Plots are not the same in 2006 and 2007 (see Section 2.3.1).

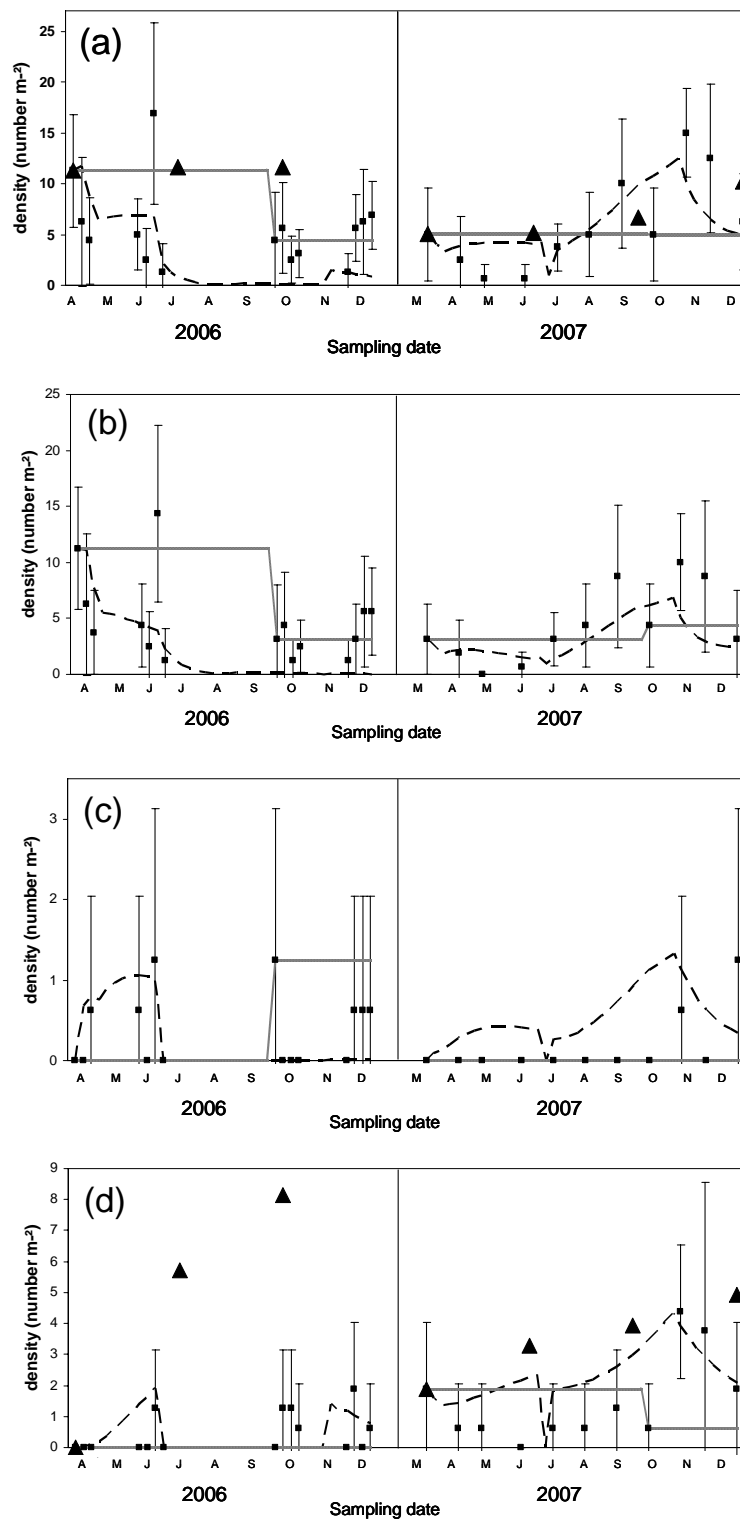


Table 3.4. Root Mean Squared Error and bias (between brackets) calculated a) in unplowed plots and b) in plowed plots, for three different prediction methods: WORMDYN, Constant 1 and Constant 2. Constant 1 corresponds to a constant prediction fixed to the first measured density in 2006 and 2007. Constant 2 corresponds to predictions equal to Constant 1 between March and September and to a second measured value after September.

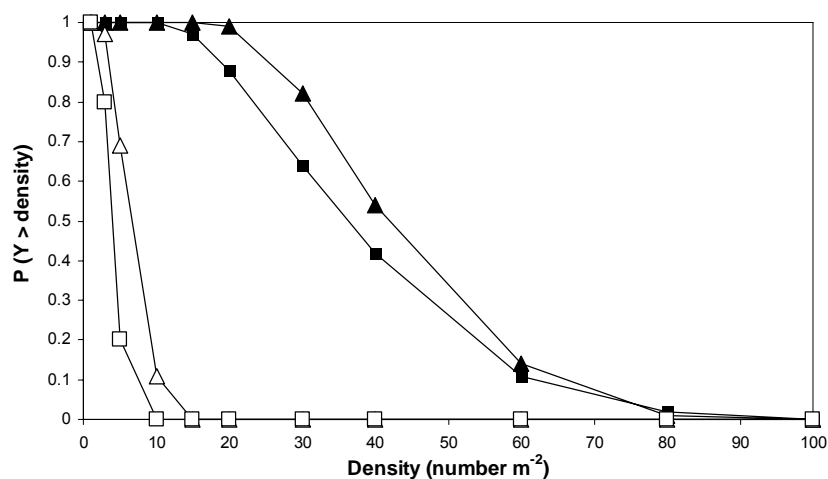
(a)		RMSE and bias values in unplowed plots							
		Juveniles		Sub-adults		Adults		Total	
2006 Spring	WORMDYN	13.3	(4.0)	3.6	(-3.2)	13.9	(-12.8)	19.9	(-12.0)
	Constant 1	16.9	(-9.7)	6.8	(-6.6)	2.9	(-2.6)	24.8	(-18.9)
Autumn	WORMDYN	10.4	(8.8)	3.6	(2.8)	6.8	(6.1)	18.6	(17.7)
	Constant 1	29.4	(-29.2)	7.8	(-7.5)	6.6	(5.7)	31.6	(-31.0)
	Constant 2	4.2	(0.9)	3.3	(2.5)	3.9	(2.0)	8.2	(5.3)
2007 Spring	WORMDYN	20.7	(20.1)	3.6	(-3.4)	8.7	(-7.4)	13.7	(9.3)
	Constant 1	13.5	(-10.8)	1.5	(-0.6)	4.9	(-4.2)	18.1	(-15.6)
Summer	WORMDYN	24.4	(16.5)	4.2	(-3.9)	20.1	(-19.6)	24.2	(-7.0)
	Constant 1	18.6	(-13.8)	1.1	(-0.8)	2.5	(-2.3)	21.8	(-16.9)
Autumn	WORMDYN	10.1	(-9.9)	6.2	(-5.7)	24.5	(-23.8)	40.5	(-39.4)
	Constant 1	27.2	(-26.0)	1.0	(-0.9)	3.0	(-1.9)	30.2	(-28.8)
	Constant 2	13.1	(-10.3)	0.4	(0.3)	2.4	(0.6)	13.1	(-9.4)

(b)		RMSE and bias values in plowed plots							
		Juveniles		Sub-adults		Adults		Total	
2006 Spring	WORMDYN	5.0	(-0.2)	0.5	(-0.4)	0.9	(-0.6)	5.4	(-1.2)
	Constant 1	7.2	(-5.8)	0.6	(0.4)	0.5	(0.2)	7.3	(-5.2)
Autumn	WORMDYN	3.7	(3.3)	0.6	(0.4)	0.9	(0.2)	4.3	(3.9)
	Constant 1	8.1	(-7.9)	0.6	(0.4)	1.0	(0.7)	7.1	(-6.8)
	Constant 2	1.6	(0.2)	1.0	(-0.9)	1.0	(0.7)	1.9	(0.1)
2007 Spring	WORMDYN	1.3	(-1.1)	0.4	(-0.4)	1.4	(-1.4)	3.0	(-2.8)
	Constant 1	2.4	(-2.3)	0.0	(0.0)	1.5	(-1.5)	3.9	(-3.6)
Summer	WORMDYN	2.6	(2.4)	0.5	(-0.5)	1.4	(-1.4)	1.1	(0.6)
	Constant 1	3.3	(2.3)	0.0	(0.0)	1.1	(-1.1)	3.0	(1.2)
Autumn	WORMDYN	4.0	(2.4)	0.8	(-0.3)	1.5	(-0.4)	4.9	(1.7)
	Constant 1	4.5	(3.4)	0.7	(0.5)	1.7	(0.8)	6.3	(4.7)
	Constant 2	3.6	(2.2)	0.7	(0.5)	2.5	(2.0)	6.3	(4.7)

Table 3.5. Root Mean Squared Error and bias (between brackets) calculated for WORMDYN and for the matrix given by Svendsen *et al.* (2005) (Mod-Svendsen).

	2006		2007	
	WORMDYN	Mod-Svendsen	WORMDYN	Mod-Svendsen
<u>Unplowed plots</u>				
Adults	10.7 (-5.4)	35.3 (-34.9)	20.0 (-19.1)	44.9 (-43.9)
Total	15.0 (-4.2)	50.6 (-50.6)	27.2 (-20.8)	54.5 (-48.4)
<u>Plowed plots</u>				
Adults	0.9 (0.6)	6.4 (-6.3)	1.7 (-1.5)	3.1 (-3.1)
Total	3.9 (3.2)	8.2 (-8.0)	2.2 (-1.2)	3.2 (-2.3)

Figure 3.6. Probability of the total population in the last week of April (i.e., middle of spring) exceeding a density threshold (number of cases with an above-threshold density divided by the number of simulations) in (▲) unplowed plot, 2006; (■) unplowed plot, 2007; (Δ) plowed plot, 2006; (□) plowed plot, 2007. N = 10 000 simulations.



Compared to Constant 2, the model performed better in 17 cases out of 40. Constant 2 gave lower RMSE values for five cases out of eight in autumn 2006 and for one case out of eight in autumn 2007 for both plots (Table 3.4.). The model performed better for both sub-adults and adults in the plowed plot.

These results show that the WORMDYN model was generally more accurate than constant predictions for juvenile and total populations, probably because juveniles represent a large proportion of the total population (between 50-80% of the total population). According to Daniel (1992), juvenile density varies greatly during a year and the variability of the total population density is often largely explained by the variability of the juvenile density. For sub-adult and adult stages, a constant value was often sufficient to predict densities, although the WORMDYN predictions were more accurate for these stages in a few cases. Inaccurate predictions were mainly due to an over-estimation of the observed data, notably for sub-adults and adults in the unplowed plot in 2007. These prediction errors may be due to the inaccurate estimation of some of the parameter values. Were density-dependence accounted for, predictions might very well be more accurate. Food and space are key factors influencing *L. terrestris* populations and may regulate population dynamics. When conditions were favorable throughout the year, as in 2007, the system may have reached its maximum capacity in terms of earthworm density and biomass. At that stage inter- and/or intra-specific competition may have occurred, as reported by Lowe and Butt (2002). Decaëns *et al.* (2008) have just recently found that earthworm communities were, under their temperate conditions, highly structured by interspecific competition which may generate competitive exclusion. We think that this did not occur in the plowed plot in 2007 due to the low density of *L. terrestris* at the beginning of the experiment.

The general trends of the population dynamics were well simulated by the model (Figures 3.4. and 3.5.). WORMDYN gave better results than Mod-Svendsen in all cases (Table 3.5.). The parameters used by Svendsen *et al.* (2005) led to an intrinsic growth rate of 0.0044 day^{-1} . The conditions of their experiment were too favorable to represent natural conditions and thus their matrix model always over-predicted the observed densities. They admitted themselves that the calculated individual survival, growth and reproduction rates exceed values attained under natural field conditions. Our results confirm the importance of field experiments to study earthworm population dynamics.

Brown *et al.* (1999) drew attention to the beneficial effect of earthworm activity on cultivated plant growth and suggested a minimum biomass threshold for a significant impact. The WORMDYN model could be used to compute the probability that the population will exceed a certain density threshold according to the soil and weather conditions (Figure 3.6.). This probability is calculated as the fraction of the $N = 10\,000$ simulated densities above the assumed threshold. Studies on earthworm populations are often made in the middle of spring since earthworms are known to be active during this period. The last week of April of each

Table 3.6. PEAR coefficients for total population of WORMDYN model, estimated from the 10 000 simulations of the last week of April (i.e., middle of spring).

		unplowed plots		plowed plots	
		2006	2007	2006	2007
i=1	CC	-0.11	-0.08	-0.03	-0.12
	CJ	0.11	0.09	0.03	0.12
	JJ	0.00	0.00	0.00	0.01
	JS	0.00	0.01	0.00	-0.01
	SS	0.00	0.00	0.02	0.00
	SA	0.00	0.00	-0.02	0.00
	AA	0.03	0.01	0.00	0.01
	AC	0.33	0.23	0.14	0.39
i=2	CC	-0.09	-0.08	-0.03	-0.08
	CJ	0.18	0.19	0.08	0.18
	JJ	0.75	0.84	0.95	0.64
	JS	0.09	0.10	0.12	0.08
	SS	0.02	0.01	0.03	0.00
	SA	0.04	0.01	-0.01	0.00
	AA	0.06	0.11	0.01	0.26
	AC	0.58	0.43	0.24	0.68
i=3	CC	-0.11	-0.11	-0.05	-0.11
	CJ	0.14	0.14	0.06	0.14
	JJ	0.48	0.54	0.61	0.41
	JS	0.06	0.08	0.09	0.07
	SS	0.00	0.01	0.02	0.00
	SA	0.03	0.00	-0.01	0.00
	AA	0.05	0.07	0.01	0.17
	AC	0.42	0.32	0.17	0.49
i=4	CC	-0.13	-0.12	-0.06	-0.12
	CJ	0.13	0.13	0.06	0.13
	JJ	0.36	0.40	0.45	0.30
	JS	0.05	0.04	0.04	0.04
	SS	-0.01	0.01	0.02	0.00
	SA	0.02	0.00	-0.02	0.00
	AA	0.05	0.05	0.01	0.13
	AC	0.33	0.25	0.13	0.38

year was thus chosen to evaluate the probability of exceeding a density of 30 or 10 individuals m^{-2} which represents, according to Edwards *et al.* (1992), Emmerling (2001), and Birkàs *et al.* (2004), the average *L. terrestris* densities measured in unplowed or plowed fields, respectively. This probability was 0.82 and 0.64 in 2006 and 2007 respectively in the unplowed plot. In the plowed plot, the probability of exceeding a density of 10 individuals m^{-2} was 0.11 and 0 in 2006 and 2007 respectively (Figure 3.6.).

3.2. Sensitivity analysis

A sensitivity analysis using correlation coefficients was performed in order to identify the most important parameters influencing the population dynamics (Table 3.6.). Svendsen *et al.* (2005) found that the population growth rate was most sensitive to changes in adult survival rate and cocoon viability. Total population density simulated by WORMDYN is very sensitive to the juvenile survival parameters $JJ_{i(t)}$ for $i(t) = 2, 3$ and 4 (Table 3.6.). The indices calculated for these parameters were between 0.30 and 0.95. The highest value was obtained for JJ_2 . The indices computed for the fecundity rate parameters ($AC_{i(t)}$, $i(t) = 1, \dots, 4$) were also high; they ranged from 0.13 to 0.68. When $i(t) = 1$ (the most favorable condition), the model outputs were more sensitive to AC than to JJ . The indices of the other parameters were invariably below 0.20.

Overall, parameters for early stages are the most important for the population dynamics and this is partly in agreement with Svendsen *et al.* (2005). The predictive quality of the model would be improved by estimating these important parameters more rigorously. As WORMDYN was defined as a stochastic model, it would be easy to estimate these parameters using a Bayesian method implemented with the importance sampling algorithm (e.g., Makowski *et al.*, 2002; Naud *et al.*, 2007) or with a Markov Chain Monte Carlo algorithm (e.g., Harmon and Challenor, 1997).

The model may also be improved by taking into account the cultural practices which can affect earthworm populations and the intrinsic regulation of the population, like inter- and/or intra-specific competition for food and space. These biotic factors can greatly influence life cycle parameters of earthworm populations. The laboratory experiment of Butt *et al.* (1994b) showed that *L. terrestris* growth, adult mass and fecundity are significantly influenced by earthworm density in culture. Edwards and Bohlen (1996) have shown that soils that are poor in organic matter do not usually support large numbers of earthworms. WORMDYN could include a sub-model representing food supply based, for example, on the work of Kopetschny *et al.* (1999) who linked earthworm abundance to plant litter quality and quantity. Similarly, the study of Decaëns *et al.* (2008) could inspire the introduction of the competitive exclusion process in WORMDYN. Moreover, the model may be improved by assuming different optimal temperatures for early stages and adults. Big individuals have an optimal temperature of 10°C while cocoons and juveniles prefer temperatures close to 20°C.

Finally, big juveniles may be able to migrate as sub-adults and adults. This could be taken into account by dividing up the juvenile stage into two stages, but this would increase the number of model parameters and more data would be required to estimate their values.

WORMDYN could be used to simulate other species population dynamics provided that their life cycle (growth, development, reproduction and mortality) are known as well as the factors influencing it. It is also necessary to have information on behaviour which determines vertical migration. For example, WORMDYN should not account for vertical migration if simulating *A. caliginosa* population dynamics, because, being endogeic, this earthworm does not migrate vertically.

4. Conclusion

WORMDYN is a stochastic model simulating *L. terrestris* population dynamics in agricultural fields in relation to soil temperature and water content. The density of *L. terrestris* can be used as an indicator of physical and biological soil quality. In a situation of global climate change and reduction of soil tillage in agricultural fields, a model predicting the dynamics of *L. terrestris* as a function of soil temperature and water content can be useful for studying the evolution of the soil quality. Such a model could be used in cropping system sustainability evaluation tools like IDEA (Vilain, 2003). Models of earthworm dynamics are rare because their development requires a large number of density measurements. The results showed that the proposed model performed better than two other prediction methods. As WORMDYN is stochastic, it can be used to compute the probability that the earthworm density would exceed a given threshold. However, the prediction errors were large in a few of the tested situations: WORMDYN still requires improvements. The results of the sensitivity analysis carried out in this study suggested that the model performance could be improved by estimating two parameters with greater accuracy — the survival rate of juveniles and the fecundity of adults. As WORMDYN is stochastic, its predictions could be updated using real-time measurements as shown by Naud *et al.* (2007). The model may also be improved by taking into account inter- and intra-species competition for food and space as well as cultural practices.

Acknowledgements: We would like to thank Christophe Montagnier and the technical team of the INRA experimental centre of Thiverval-Grignon for his kindness and his help in the field trial and Dr. Cédric Naud for his help with the R software. We would also like to thank Alan Scaife and Suzette Tanis-Plant for thorough editorial advice in English. We are grateful that the ANR (JCJC) partially funded of D. Makowski's work.

Chapitre 4

Étude de l'impact de systèmes de culture sur les communautés lombriciennes ; analyse du comportement de WORMDYN.

Tableau 4.1. Principales caractéristiques des systèmes de culture suivis dans l’essai de longue durée de La Cage (Versailles).

Système de culture	Sous Couvert Végétal	Biologique	Conventionnel
Labour	Pas	Tous les ans (sauf après légumineuse)	Tous les ans (sauf après légumineuse)
Production biomasse végétale	++	+	+++
Utilisation pesticides	++	0	+++
Rotation de cultures	Pois, blé, maïs, blé	Colza, blé, pois, blé, luzerne, blé	Colza, blé, pois, blé

Chapitre 4 : Étude de l’impact de systèmes de culture sur les communautés lombriciennes; analyse du comportement de WORMDYN

Dans le chapitre 3, nous avons présenté le modèle WORMDYN, testé à Grignon sur des parcelles différant par le travail du sol. Pour progresser dans l’étude de l’impact des systèmes de culture sur les communautés lombriciennes, nous avons effectué des prélèvements sur l’essai de longue durée de La Cage à Versailles, comparant trois systèmes de culture contrastés. Après avoir étudié l’impact de ces systèmes sur les communautés de vers de terre, nous avons cherché à simuler, avec WORMDYN, l’évolution des populations de *L. terrestris* dans ces trois systèmes.

Le choix de ce site s’explique par la présence de systèmes de culture contrastés par rapport à l’effet attendu sur les communautés lombriciennes, dans des conditions pédoclimatiques assez voisines de celles de Grignon.

L’essai de La Cage (Bertrand *et al.*, 2005 ; Debaeke *et al.*, 2008) a été implanté par l’UMR Agronomie INRA/AgroParisTech en 1997 sur le domaine expérimental de Versailles. Cet essai est représentatif des systèmes de culture du grand bassin parisien avec des successions courtes de grandes cultures, l’absence d’utilisation d’effluents d’élevage, et une place prépondérante accordée au blé tendre d’hiver qui revient une année sur deux dans les rotations. L’objectif général de cette expérimentation de longue durée est de concevoir des systèmes de culture économiquement viables et d’en évaluer les performances environnementales et économiques à court et long terme. Depuis son implantation, on a pu vérifier sur un certain nombre de paramètres (stock de carbone, présence de microorganismes, stabilité structurale) qu’une différenciation des états du sol s’est créée par l’application des différents systèmes de culture (Balabane *et al.*, 2005). De plus, les parcelles sont suffisamment grandes pour que les risques de propagation de vers de terre de l’une à l’autre soient faibles.

Les trois systèmes sont décrits en détail dans l’article qui présente les résultats expérimentaux (voir ci-après). Par rapport à l’effet attendu sur les vers de terre, les principaux éléments différant d’un système à l’autre sont : la quantité de biomasse produite, le travail du sol et le recours aux produits phytosanitaires (Tableau 4.1.).

Tableau 4.2. Espèces de vers de terre présentes sur les sites de Grignon et de Versailles (sur l'essai de La Cage).

	Grignon	La Cage (Versailles)
Anéciques	<i>Lumbricus terrestris</i>	<i>Lumbricus terrestris</i>
	<i>Aporrectodea giardi</i>	<i>Aporrectodea giardi</i>
Endogés	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	<i>Aporrectodea caliginosa</i>
	<i>Aporrectodea rosea</i>	<i>Aporrectodea rosea</i>
	<i>Allolobophora chlorotica</i>	<i>Allolobophora chlorotica</i>
	<i>Aporrectodea icterica</i>	
Épigés	-	<i>Lumbricus castaneus</i>

La quantité de biomasse est maximale pour le « Système sous Couvert Végétal » (SCV) qui comprend une culture ainsi qu'une plante de couverture. La parcelle est ainsi couverte tout au long de l'année. Le système biologique, présentant un rendement plus faible, est celui pour lequel la restitution de biomasse est la moins importante. En système conventionnel le rendement est élevé mais le sol n'est couvert qu'une partie de l'année.

Les systèmes se différencient également par le mode de travail du sol : les systèmes biologique et conventionnel subissent un labour profond et régulier alors qu'un semis direct est réalisé sur le SCV.

Enfin, les applications de pesticides sont inexistantes en système biologique alors qu'elles sont au nombre de 4 et 5 applications par an, en moyenne sur les trois années (2005 à 2007) en SCV et en système conventionnel, respectivement. Aucun insecticide n'a été utilisé mais des herbicides et des fongicides ont été appliqués. Il y a généralement une application d'herbicides supplémentaire par an en SCV par rapport au système conventionnel. A l'inverse, il y a globalement deux applications de fongicides annuelles supplémentaires en système conventionnel par rapport au système SCV. Une application de molluscicides a eu lieu en système conventionnel en 2005 et en SCV en 2007.

L'hypothèse est que les particularités des trois systèmes influencent différemment les communautés de vers en termes de diversité, de densité et de biomasse.

Les sites de Versailles et de Grignon présentent des conditions pédoclimatiques très similaires. Les deux sites étant distants de 15 km environ, le climat est très peu différent. Les sols de La Cage et de Grignon sont des sols profonds lessivés, sur couverture de limon éolien. Une différence réside néanmoins dans le fait que le taux de CaCO_3 est, en moyenne, de 4.3 g kg^{-1} à Grignon alors qu'il n'y en a que des traces à Versailles (Balabane *et al.*, 2005).

Les communautés lombriciennes observées sur ce site se caractérisent par la présence de 6 espèces, dont la plupart sont présentes également sur le site de Grignon (Tableau 4.2.). Les listes présentées dans le Tableau 4.2. ne diffèrent que par deux espèces : *A. icterica* n'est pas présent à La Cage alors qu'il a été retrouvé lors des prélèvements de 2007, dans la parcelle labourée de Grignon, même si les densités étaient généralement faibles. *L. castaneus*, quant à lui, est présent à La Cage, essentiellement dans le SCV (voir Tableau 4.6.), mais pas à Grignon. Le développement de cette population semble avoir été favorisé par la couverture végétale permanente en SCV alors qu'elle reste très faible dans les autres systèmes, qui ne lui fournissent pas un biotope adéquat.

Tableau 4.3. Densités (nombre vers.m⁻²) de populations juvéniles, sub-adultes (SA) et adultes de *L. terrestris* durant les trois années de prélèvement (automne 2005, 2006 et 2007), dans les trois systèmes de culture étudiés (SCV= Système sous Couvert Végétal, Biologique et Conventionnel).

Année	2005			2006			2007		
Stade	Juveniles	SA	Adultes	Juveniles	SA	Adultes	Juveniles	SA	Adultes
SCV	41.88	2.50	4.38	12.50	9.38	10.63	16.88	3.75	5.63
Biologique	9.38	< 1	5.63	7.50	3.75	1.88	1.25	< 1	1.25
Conventionnel	4.38	1.25	0	1.25	0	< 1	6.25	< 1	3.75

Les données nécessaires pour utiliser WORMDYN à La Cage sont :

- les densités initiales de juvéniles, de sub-adultes et d'adultes de *L. terrestris* dans les différents systèmes pour les trois années de prélèvements,
- les données de température et d'humidité du sol durant toute la période de simulation.

Nous avons considéré que les autres paramètres du modèle restaient inchangés. En effet, ces paramètres concernent les traits de vie des vers et nous n'avons pas de raison de penser qu'ils soient fondamentalement différents à La Cage et à Grignon. Ainsi, les taux de mortalité, de fécondité, de survie et les conditions de migration verticale restent inchangés par rapport au chapitre précédent.

Densités initiales de *L. terrestris*

L. terrestris représente respectivement 31 %, 9 % et 5 % de la densité totale et 57 %, 35 % et 19 % de la biomasse totale dans le SCV et les systèmes biologique et conventionnel, respectivement, en moyenne sur les trois années de prélèvement.

Les densités de population trouvées dans les différents systèmes les trois années consécutives sont présentées dans le Tableau 4.3. Les données de l'automne 2005 ont été utilisées pour initialiser le modèle qui a permis de simuler la dynamique sur une année et de prédire les densités présentes à l'automne 2006. Le modèle a ensuite été recalé sur les données observées à l'automne 2006 pour prédire les densités à l'automne 2007.

Stock initial de cocons

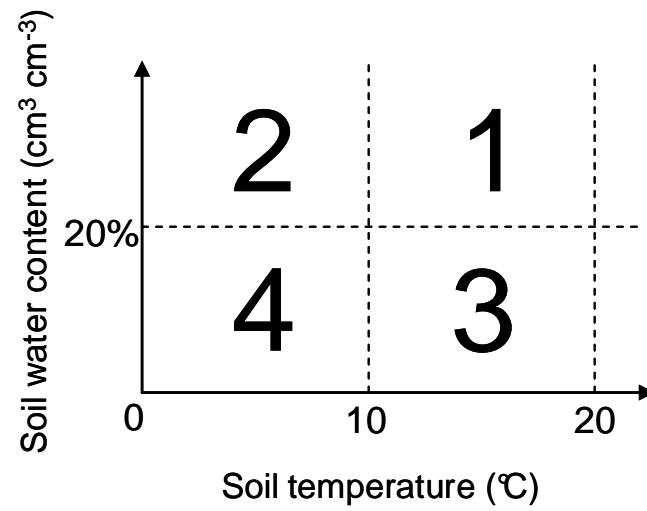
Les prélèvements de terrain, ainsi que les simulations avec WORMDYN présentées au chapitre précédent, débutaient au printemps. Nous ne disposons pas de données concernant le nombre d'adultes en automne de l'année précédente pour estimer le stock de cocons présents dans le sol au moment du premier prélèvement. Nous avons par conséquent utilisé la moyenne des adultes à l'automne de la même année en faisant l'hypothèse que les densités d'adultes variaient moins d'une année sur l'autre que celle des juvéniles. De plus, les conditions climatiques étaient sensiblement les mêmes entre les deux années consécutives.

A La Cage, les stocks de cocons ont été estimés à partir des données de vers adultes récoltés à l'automne.

Le stock de cocons présents dans le sol en hiver 2005-2006 ou 2006-2007 sera donc le résultat du produit de :

- la densité d'adultes de *L. terrestris* des prélèvements de 2005 ou 2006, respectivement,
- le temps minimum d'incubation d'un cocon (13 semaines),

Figure 4.1. Graphe représentant les classes environnementales ($i_{(t)}$) de température et d'humidité du sol pour *L. terrestris*.



- le taux de fécondité en conditions 2, proche des conditions automnales moyennes à La Cage. Ce taux dépend du tirage aléatoire (10 000 tirages).

Données climatiques

Pour utiliser WORMDYN, il est nécessaire de connaître la température et l'humidité avec une précision suffisante pour déterminer l'appartenance à une classe de condition de milieu ($i=1, 2, 3, 4$). La Figure 4.1. rappelle les classes retenues pour déterminer les paramètres de WORMDYN.

Les températures du sol n'ont pas été mesurées à La Cage. Nous avons par conséquent utilisé les données provenant de la station météorologique de l'INRA EGC à Grignon. Cette station fournit en effet des valeurs de température du sol à 10 cm de profondeur. Nous n'avons pas les données pour différencier les températures entre les situations non labourées (SCV) et labourées (systèmes conventionnel et biologique). Nous avons donc utilisé, pour les simulations, les mêmes températures dans toutes les situations.

De même, les données d'humidité du sol n'ont pas été mesurées à La Cage. Compte tenu de la similitude des types de sol et de la proximité des deux sites, nous avons utilisé les données acquises à Grignon en 2006 et 2007. Pour le SCV, non travaillé depuis 1997, nous avons utilisé les données d'humidité des parcelles non labourées de Grignon alors que pour les systèmes biologique et conventionnel, labourés tous les ans, nous nous sommes servis des données mesurées en parcelles labourées. Cependant, certaines données étaient manquantes puisque nous n'avons pas fait de mesures durant les deux hivers (2005/2006 et 2006/2007) ; il fallait donc déterminer la classe d'humidité du sol durant deux périodes :

- les deux dernières semaines de 2005 et les 12 premières de 2006,
- les deux dernières semaines de 2006 et les 11 premières de 2007.

Il est raisonnable de penser que, pendant ces périodes, l'humidité n'a pas dû être un facteur limitant pour les vers. Pour nos calculs, nous avons utilisé les données d'évapotranspiration (ETP Penman) et de pluviométrie, enregistrées par la station météorologique de l'INRA de Versailles. Elles nous ont permis de déterminer l'évolution de l'état de la réserve en eau du sol. On a fait l'hypothèse que celle-ci était pleine au 15 décembre et les calculs de bilan hydrique ont montré qu'elle le restait durant les périodes considérées. Ainsi, nous estimons raisonnable de supposer que l'humidité du sol n'a pas été un facteur limitant pour *L. terrestris* pendant ces périodes hivernales. Le taux d'humidité a donc été fixé à une valeur strictement supérieure à 20 %.

Dans ce chapitre, nous présenterons tout d'abord les résultats acquis sur l'essai, qui ont fait l'objet d'un article, accepté sous réserve de modifications, dans la revue *Agronomy for*

Sustainable Development. Les principaux résultats montrent qu'il y a des différences notables de biomasse et de diversité des entre les systèmes de culture. Celles-ci peuvent s'expliquer par la disponibilité en matière organique de surface et le travail du sol. Les pesticides, en revanche, ne semblent pas influencer les communautés présentes. Toutefois, compte tenu du fait que La Cage est un essai système et non un essai factoriel, il est impossible de conclure sur les effets des techniques élémentaires.

Nous présenterons ensuite les simulations de l'évolution des populations de *L. terrestris* dans les trois systèmes considérés. Ce travail sera présenté dans une seconde partie du chapitre.

1. Structure de la communauté de vers de terre en systèmes conventionnel, biologique et sous couvert végétal vivant permanent. Évaluation pendant trois ans dans un essai de longue durée.

Résumé : Dans le but de résoudre les problèmes environnementaux liés à l'intensification des pratiques agricoles depuis les années 50, de nouveaux systèmes de culture ont été proposés mais des études supplémentaires sont nécessaires pour étudier leur impact sur la biodiversité. Les effets des différentes pratiques culturales (e.g., labour) sur les populations de vers de terre ont déjà été discutés mais peu d'études traitent de l'évaluation de systèmes de culture entiers. La densité, la biomasse et la diversité de populations de vers de terre ont été estimées durant trois années consécutives dans trois systèmes de culture d'un essai de longue durée, différant principalement par le travail du sol, l'utilisation de pesticides et d'azote et la production de biomasse. Un système conventionnel a été comparé à un Système sous Couvert Végétal vivant et permanent (SCV) et à un système biologique non fertilisé. Les résultats ont montré que la densité et la biomasse de vers de terre variaient en fonction de l'année de prélèvement. Le SCV présentait généralement une densité et une biomasse d'anéciques et d'épigés significativement plus importante. Quelque soit l'année, la biomasse totale de vers de terre était plus importante en SCV, principalement grâce à la présence de vers anéciques. Les systèmes conventionnel et biologique avaient, en général, une densité et une biomasse d'endogés plus importante que le SCV. Les systèmes de culture ont donc fortement modifié la composition en groupes fonctionnels et la biomasse de vers de terre. Les indices de Shannon-Wiener et d'équitabilité étaient plus importants en SCV que dans les deux autres systèmes. Les systèmes conventionnel et biologique ne présentaient aucune différence significative de densité, de biomasse et de diversité. Les populations de vers de terre sont influencées par une large gamme de facteurs dans les sols cultivés mais le travail du sol et la matière organique de surface semblaient être les plus importants, alors que les pesticides ne paraissaient pas nocifs pour les lombriciens dans cet essai.

Earthworm community structure in conventional, organic and no-tilled with living mulch cropping systems. Three-year assessment in a long-term field trial.

Céline Pelosi^{1*}, Michel Bertrand², Jean Roger-Estrade^{1*}

¹ AgroParisTech, UMR211, INRA/AgroParisTech, F-78850 Thiverval-Grignon

² INRA, UMR211, INRA/AgroParisTech, F-78850 Thiverval-Grignon

* Corresponding author:

AgroParisTech, Agronomie, 78850 Thiverval-Grignon, France.

Tel: (+33) 1 30815347; Fax: (+33) 1 30815425.

E-mail address: cpelosi@grignon.inra.fr

Abstract: In order to solve environmental problems due to the intensification of agricultural practices since the 1950s, new cropping systems have been proposed, but they need further investigations about their effects on biodiversity. The effects of different cultural techniques (e.g. tillage) on earthworm populations have already been assessed, but few studies have been conducted to establish an overall evaluation of whole cropping systems. Density, biomass and diversity of earthworm populations were assessed during three consecutive years in three cropping systems in a long-term trial, differing mainly in soil tillage, pesticide and nitrogen use and crop biomass production. A conventional system was compared to a “Direct seeding living Mulch-based Cropping system” (DMC), and an organic system without fertilisation. The results showed that earthworm density and biomass varied depending on the year of sampling. DMC had generally significantly higher density and biomass of anecic and epigeic earthworms. Each year total earthworm biomass was higher in DMC, mainly due to the presence of anecics. Conventional and organic systems usually had a greater density and biomass of endogeic earthworms than DMC. Cropping systems thus modified functional groups composition and earthworm biomass. Shannon-Wiener and equitability indices were higher for DMC compared to organic and conventional systems. Organic and conventional systems did not differ in their earthworm density, biomass and diversity. Earthworm populations are influenced by a wide range of factors in arable soils but soil tillage and surface organic matter seemed to be the most important while pesticides appeared to be not very harmful for earthworms in this trial.

Keywords: cropping system / earthworms / soil tillage / pesticide / organic farming / conventional / conservation agriculture.

1.1. Introduction

Earthworms represent a large proportion of soil organism biomass and have important agro-ecological functions (Edwards and Bohlen, 1996; Sims and Gerard, 1999). Distinct ecological groups can be recognised among the Lumbricidae. Bouché (1972) separated earthworms in France into three categories, based mainly on morphological and behavioural characteristics.

- Epigeic species are litter dwellers and decomposers; they are mesophagous and usually dark in colour, small and highly mobile to evade predators.
- Anecic worms, also called deep burrowing species, are macrophagous; they live in permanent vertical burrows in soil but commonly emerge at night to feed from the surface litter. They have a protective coloration (normally brown to brown black) and are large and very mobile.
- Endogeic species or horizontal burrowers are microphagous; they are not coloured and are small to medium in size. They live in temporary horizontal burrows and feed on the soil.

Ecological groups of earthworms influence organic matter dynamics and soil structure in positive but different ways (Six *et al.*, 2002). Earthworms are ecosystem engineers because they directly or indirectly influence the availability of resources to other species by modifying biotic and abiotic factors (Jones *et al.*, 1994). They are also thought to be soil quality indicators (Paoletti *et al.*, 1999). Recently, they have been shown to enhance plant growth (Scheu, 2003) and rice's tolerance to nematodes (Blouin *et al.*, 2005). Thus they have a fundamental role in controlling soil processes and properties (Wardle *et al.*, 2004).

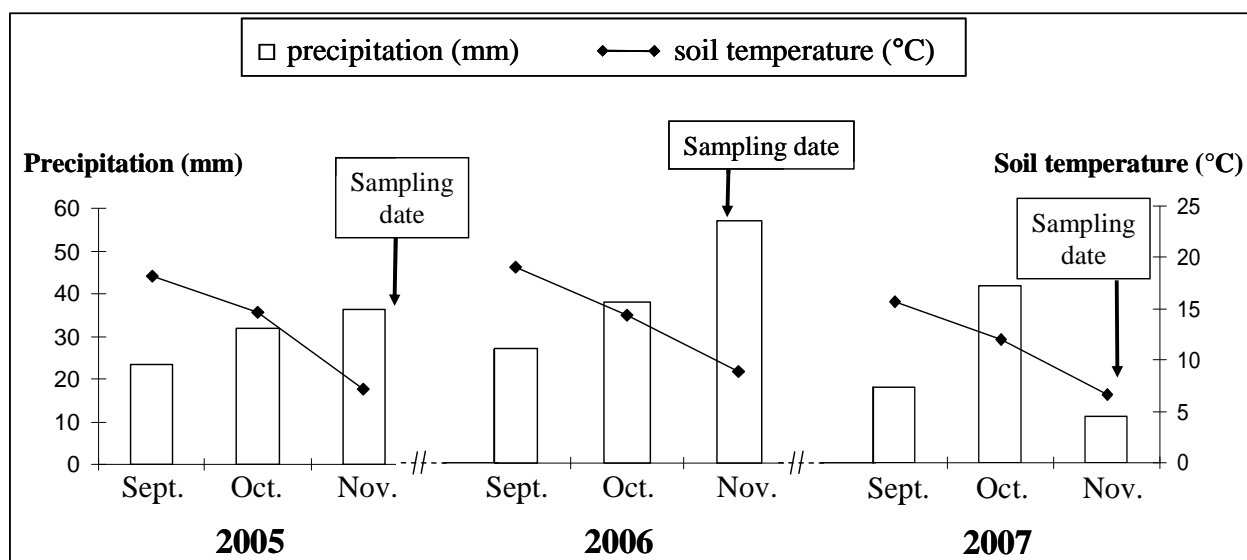
Under conventional agriculture, many of the beneficial effects of earthworms on soil structure and nutrient cycling are provided by ploughing and use of fertilisers, both of which are strongly dependent on external non-renewable energy inputs. With the increasing interest in alternative crop management systems such as organic farming or conservation agriculture, earthworms have a central role to play in the ecological functioning of agroecosystems (Chan, 2001).

Many studies have been carried out to assess the effects of different agricultural practices on earthworm populations: soil tillage (review in Chan, 2001), pesticide use (Kula and Kokta, 1992) or organic and inorganic fertilisation (Whalen *et al.*, 1998). In this paper, a global evaluation of cropping systems was carried out in a field trial where three systems were compared: an organic system without manure or inorganic fertilisation, a DMC ("Direct seeding living Mulch-based Cropping system" which involves no ploughing and a permanent

Table 4.4. Soil characteristics of the experimental plots.

Cropping system	Conventional	Direct Mulch Cropping	Organic
Clay (g kg ⁻¹)	179.5	163.8	173.5
Silt (g kg ⁻¹)	629.8	531.0	604.5
Sand (g kg ⁻¹)	215.5	305.5	224.0
Organic matter (g kg ⁻¹)	17.3	21.7	16.5
CaCO ₃ (g kg ⁻¹)	0.9	0.9	0.9
C/N ratio	10.6	11.2	10.6
pH	7.4	7.0	7.3
Rotation	Oilseed rape, wheat, pea, wheat	Wheat, pea, wheat, maize	Wheat, oilseed rape, wheat, pea, wheat, lucerne

Figure 4.2. Precipitation at Versailles, and soil temperature at 10 cm depth, at Grignon (15 km to the west); same type of soil.



living cover crop) and a conventional system. The organic system was chosen because although it is recognised that earthworms play an important role in organic farming, the benefit of organic farming for earthworm communities is still debateable. For instance, Hole *et al.* (2005) reported that some authors comparing organic and conventional management systems found a positive effect of organic farming on earthworm populations compared to conventional systems. They explained that such differences are likely to result primarily from the use of farmyard manures in organic systems which provide an important food resource (Berry and Karlen, 1993; Pfiffner and Mäder, 1998) and from the prohibition of pesticides (Pfiffner and Mäder, 1998). However, other authors found no significant difference (Nuutinen and Haukka, 1990; Foissner, 1992) or even a greater abundance and/or biomass in conventional systems (Czarnecki and Paprocki, 1997; Yeates *et al.*, 1997).

The DMC system was chosen in order to test the assumption that the adverse effect of the pesticides used to control the development of the living mulch counterbalances the beneficial effect of no tillage and of the presence of the living mulch. Conservation tillage generally improves earthworm density and biomass and modifies species diversity and composition (review in Holland, 2004). Actually, the absence or the reduction of soil tillage as well as the high availability of organic matter on soil surface is favourable to earthworms which can live in an undisturbed biotope with abundant available food. However, in DMC, large applications of pesticides (herbicides, fungicides and molluscicides) are applied in order to control weeds and pests and their toxicity towards earthworm is, in most cases, not clear or unknown.

Lastly, a long term experiment was chosen for this study. Treatments were in place for eight years before our first measurements because switching from conventional to alternative systems involves a critical transition period of several years, during which the system moves towards a new state of equilibrium (Tebrügge and Düring, 1999).

1.2. Materials and methods

1.2.1. Site and cropping systems

Field data were collected each year between 2005 and 2007 in a long-term trial initiated in 1997 and located 15 km south-west of Paris (48°48' N, 2°5' E). The soil is a deep Luvisol (FAO classification) with on average 58% of silt, 25% of sand and 17% of clay (Table 4.4.). This soil has a neutral pH and the climate at this site is temperate, with a mean annual precipitation of 640 mm. Weather conditions during autumn of the three years of sampling are presented in Figure 4.2.

Table 4.5. Wheat crop management in the three systems during the three years of sampling.

System		Conventional			Direct Mulch Cropping			Organic	
Year		2005	2006	2007	2005	2006	2007	2005	2007
Preceding crop		Oilseed rape	Pea	Pea	Maize	Pea	Wheat	Lucerne	Oilseed rape
Permanent plant cover		-	-	-	White clover	Bird's-foot trefoil	None	-	-
Fertilisers	N	181	181	208	152	151	157	0	0
(kg ha ⁻¹)	P ₂ O ₅	0	75	0	0	50	0	0	0
	K ₂ O	0	75	0	0	50	0	0	0
Pesticides	Herbicide*	2	2	3	2	3	4	0	0
(number of treatments)	Fungicide**	3	2	2	1	0	1	0	0
	Molluscide***	1	0	0	0	0	1	0	0
	Insecticide	0	0	0	0	0	0	0	0
Soil tillage	Crushing	2	0	1	0	1	0	0	1
(number of passages)	Ploughing (autumn)	1	0	0	0	0	0	0	1
	Stubble ploughing	0	3	2	0	0	0	3	4
	Harrowing	0	0	0	0	0	0	1	0
	Hoeing	0	0	0	0	0	0	0	1
	Rolling	0	0	0	0	0	1	0	0

* in conventional: clopyralid, 2,4-M C P A, diflufenicanil, chlortoluron, glyphosate, isoproturon, mesosulfuron- and iodosulfuron-methyl-sodium. In DMC : metsulfuron methyle, mesosulfuron- and iodosulfuron-methyl-sodium, glyphosate, clodinafop-propargyl, cloquintocet-mexyl, amidosulfuron, diflufenicanil, ioxynil bromoxynil, fluroxypyr.

** in conventional and DMC: epoxiconazole, fenpropimorphe, azoxystrobine, tebuconazole, bromuconazole.

*** in DMC: metaldehyde.

The three experimental cropping systems are a DMC, a conventional system and an organic one. They differ mainly in soil tillage, pesticide and fertiliser applications (Table 4.5.) and crop biomass production. On average over the last five years, the yield of wheat was 5.6 t.ha⁻¹ in organic farming, 9.3 t.ha⁻¹ in the conventional system and 6.1 t.ha⁻¹ in DMC. In the conventional cropping system, the soil was ploughed in three of the four years, the exception being after the legume crops. Weeds and pests were controlled with pesticides. In DMC, the permanent plant cover was planted simultaneously with the main crop and was controlled with herbicides. The organic cropping system used neither chemical inputs nor organic or inorganic fertilisers. In this system ploughing was done every year except after the legume crops, primarily for weed management. The trial site was divided into six 1 ha plots, corresponding to two replicates of the three cropping systems. Each replicate was divided into two subplots, in which the rotation was established such that, for each year, one of the two subplots carried a wheat crop. Crop management of the wheat crop in the three systems during the three years is shown in Table 4.5.

1.2.2. Earthworm sampling method

Earthworm populations were sampled at the end of autumn, which is known to be a period of great earthworm activity (Bouché, 1972). Five samplings, randomly located, were performed on the two replicates of each cropping system. A sampling method combining a chemical extraction and hand-sorting (Bouché, 1972) was used. Firstly, a diluted expellant solution of Allyl isothiocyanate was applied to the soil within a 40x40 cm (0.16 m²) metal frame. Then, a 20 cm-depth block of soil was excavated and earthworms were hand-sorted. Earthworms were preserved in 4% formalin solution. They were weighed, counted and identified at the species level according to the identification key of Sims and Gerard (1999). The development stage of each earthworm was noted. Earthworms are considered sub-adult if they have a full tubercula pubertatis but no clitellum and adult if they are clitellate (Sims and Gerard, 1999). They are considered juvenile if they have neither tubercula pubertatis nor clitellum.

1.2.3. Statistical analysis

Prior to all analyses, sample data were multiplied by 6.25 for the 0.16 m² quadrats to give numbers and biomasses per square metre. The results were compared by ANOVA using the statistical program R (version 2.6.1, 2007). When treatments were significantly different by ANOVA, a Tukey test was used to determine which treatments were different.

Table 4.6. a) Density (number m⁻²) of the total community and the three ecological groups (abundance values in a column followed by the same letter are not significantly different at P = 0.05) and b) Proportion of juveniles and sub-adults/adults in the three cropping systems (DMC, organic and conventional systems) over three years.

(a)			ecological groups		
year	cropping system	TOTAL	anecics	endogeics	epigeics
2005	DMC	164.4 (a)	83.1 (b)	67.5 (a)	13.8 (b)
	organic	103.8 (a)	19.4 (a)	84.4 (a)	0.0 (a)
	conventional	117.5 (a)	10.0 (a)	105.6 (a)	1.9 (a)
	3 systems	128.6 (AB)	37.5 (B)	85.8 (AB)	5.2 (A)
2006	DMC	111.3 (a)	45.0 (b)	35.6 (a)	30.6 (b)
	organic	188.8 (a)	27.5 (ab)	146.3 (b)	15 (ab)
	conventional	193.1 (a)	21.3 (a)	169.4 (b)	2.5 (a)
	3 systems	164.4 (B)	31.3 (AB)	117.1 (A)	16 (B)
2007	DMC	86.3 (a)	45.6 (b)	35.6 (a)	5.0 (a)
	organic	74.4 (a)	5.0 (a)	68.8 (a)	0.6 (a)
	conventional	135.6 (b)	16.9 (a)	116.3 (b)	2.5 (a)
	3 systems	98.8 (A)	22.5 (A)	73.6 (B)	2.7 (A)
3 years	DMC	120.7 (a)	57.9 (b)	46.2 (a)	16.5 (b)
	organic	122.3 (a)	17.3 (a)	99.8 (b)	5.2 (a)
	conventional	148.7 (a)	16.1 (a)	130.4 (b)	2.3 (a)

(b)		Conventional		DMC		Organic	
Year		% Juv.	% SA + Adults	% Juv.	% SA + Adults	% Juv.	% SA + Adults
2005		89	11	78	22	69	31
2006		68	32	33	67	61	39
2007		50	50	62	38	53	47
3 years		69	31	58	42	61	39

The Shannon-Wiener index was calculated as follows (Lacoste and Salanon, 2005):

$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$, where $p_i = n_i / N$ is the proportional abundance of each species, and S is the total number of species.

The Shannon-Wiener index is commonly used to characterize species diversity in a community. It accounts for both abundance and evenness of a species and can vary from 0.5 (low diversity) to 5 (high diversity) (Lacoste and Salanon, 2005).

An equitability index, also called evenness ($J' = H' / H_{\max}$, where H_{\max} is the \log_2 of the total number of species) was calculated (Lacoste and Salanon, 2005). This index can range from 0 to 1; it is minimum when a large proportion of the total population is represented by a small number of species.

1.3. Results and discussion

1.3.1. Earthworm species

Six species belonging to the three ecological groups were found. Two anecic species, *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea giardi*, three endogeic species, *Aporrectodea rosea*, *Aporrectodea caliginosa* and *Allolobophora chlorotica*, and one epigeic species, *Lumbricus castaneus*, were present. The number of species found in this trial is consistent with other studies in arable fields (Bohlen *et al.*, 1995).

In DMC, the dominant species were *L. terrestris* and *A. caliginosa*, each representing 31% of the density. *A. caliginosa* was the dominant species in the two other systems, representing 56% and 61% of total density in organic and conventional systems, respectively. *A. caliginosa* and *L. terrestris*, when present, are often found to be dominant in agricultural fields (Jordan *et al.*, 2004).

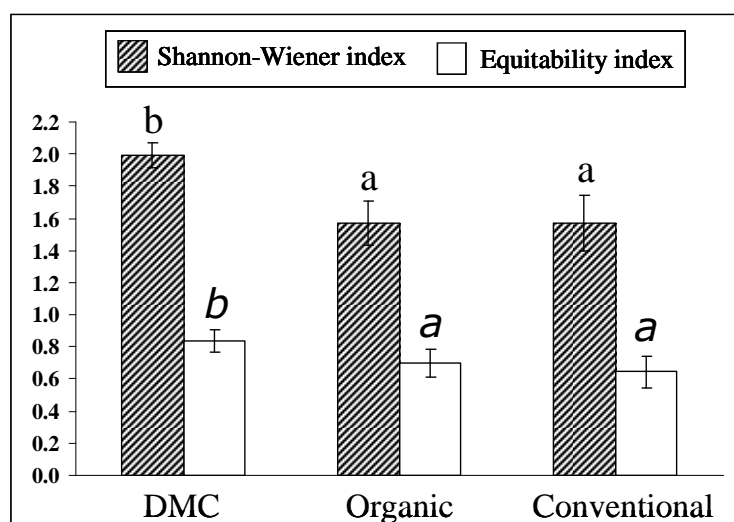
1.3.2. Year sampling effect

Density and biomass of ecological groups and total population varied according to the year (Tables 4.6.a and 4.7.). Density was higher in 2006 than in 2007; 2005 results were intermediate and not significantly different from those of 2006 and 2007. Earthworm biomass was significantly higher in 2006 compared to 2005 and 2007. These differences were mainly due to a greater density and biomass of endogeic earthworms in 2006. However, the ratios

Table 4.7. Biomass (g m⁻²) of the total community and the three ecological groups in the three cropping systems (DMC, organic and conventional systems) over three years. Biomass values in a column followed by the same letter are not significantly different at P = 0.05.

year	cropping system	TOTAL	ecological groups		
			anecics	endogeics	epigeics
2005	DMC	72.6 (b)	58.7 (b)	12.3 (a)	1.7 (b)
	organic	39.0 (a)	24.6 (a)	14.4 (a)	0.0 (a)
	conventional	17.7 (a)	6.1 (a)	11.4 (a)	0.2 (a)
	3 systems	43.1 (A)	29.8 (A)	12.7 (A)	0.6 (A)
2006	DMC	97.8 (b)	82.7 (b)	9.9 (a)	5.2 (b)
	organic	53.3 (a)	26.5 (a)	25.7 (ab)	1.2 (a)
	conventional	42.8 (a)	12.9 (a)	29.6 (b)	0.3 (a)
	3 systems	64.7 (B)	40.7 (A)	21.7 (B)	2.2 (B)
2007	DMC	66.3 (b)	57.9 (b)	7.9 (a)	0.6 (b)
	organic	20.3 (a)	7.3 (a)	13 (ab)	0.0 (a)
	conventional	35.7 (a)	19.1 (a)	16.5 (b)	0.1 (a)
	3 systems	40.8 (A)	28.1 (A)	12.5 (A)	0.2 (A)
3 years	DMC	78.9 (b)	66.4 (b)	10.0 (a)	2.5 (b)
	organic	37.6 (a)	19.5 (a)	17.7 (b)	0.4 (a)
	conventional	32.1 (a)	12.7 (a)	19.2 (b)	0.2 (a)

Figure 4.3. Shannon-Wiener and equitability indices of the three cropping systems (DMC, organic and conventional systems). Histogram bars are means of 6 values (2 replicates of each plot*3 years). Bars with the same letter are not different at P = 0.05; one ANOVA per diversity index. Vertical lines are standard deviations.



between the highest and the lowest total density and biomass for the average of the three systems were only 1.7 and 1.6 respectively (Tables 4.6.a and 4.7.).

These year to year variations could be partly related to the higher rainfall and higher soil temperature in autumn 2006 (Figure 4.2.) since earthworm population dynamics vary greatly with temperature and soil water content (Edwards and Bohlen, 1996; Sims and Gerard, 1999). Variability in earthworm density from year to year is commonly reported in studies of earthworm population (Whalen, 2004). The proportion of juveniles was higher in 2005 than in 2006 and 2007 for all three cropping systems (Table 4.6.b). The differences in weather conditions during autumn over the three years may explain this result since temperature and soil water content may modify the incubation time of cocoons.

1.3.3. Cropping system effect

1.3.3.1. Diversity

There was no significant effect of year on the Shannon-Wiener index. Averaged over 6 values (two replicates of each plot x 3 years), this diversity index was significantly higher in DMC ($P < 3.1 \cdot 10^{-5}$) than in organic and conventional systems for all years. The Shannon-Wiener index, averaged over three years, was similar in organic and conventional systems (Figure 4.3.), and the ranking varied from year to year. The values found in this study are consistent with those of Decaëns and Jiménez (2002) or Jones *et al.* (2001) who noted a Shannon-Wiener index generally below 2 in agricultural fields.

There was no effect of the year on equitability index. It was higher in DMC than in organic and conventional systems for all years and on the average on 6 values (two replicates of each plot x 3 years) ($P < 2.1 \cdot 10^{-3}$). This diversity index revealed no difference between the organic and the conventional systems (Figure 4.3.).

1.3.3.2. Density and biomass

Earthworm density ranged from 74.4 individuals m^{-2} (in organic system, in 2007) to 193.1 individuals m^{-2} (in conventional system, in 2006) (Table 4.6.a). Densities were similar to the range (13-179 individuals m^{-2}) reported by Brown *et al.* (2003) for a variety of soil tillage methods and to that (63-146 individuals m^{-2}) reported by Yeates *et al.* (1997), comparing organic and conventional management regimes. Earthworm biomass ranged from 17.7 g m^{-2} (in conventional system, in 2005) to 97.8 g m^{-2} (in DMC, in 2006) (Table 4.7.).

There was an effect of the interaction year x cropping system on total density due to anecic and epigeic densities and on endogeic and epigeic biomass. The interactions were due to some significant differences in a given year which were not significant another year. However, when the differences were significant, there was stability of the ranking between the three systems.

Cropping systems had generally no significant effect on total population density, except in 2007, where the conventional system had a greater density than the two other systems, mainly due to the high density of endogeics (Table 4.6.a). However, cropping systems had a strong effect on ecological group densities (Table 4.6.a) as well as on ecological group and total population biomass (Table 4.7.).

Anecic worms were significantly more numerous in DMC than in the two other systems in 2005 and 2007 (Table 4.6.a). In 2006, density in DMC, significantly higher than in the conventional system, was 1.6 times higher than in the organic system, although this difference was not significant. After more than eight years of no tillage and the presence of a permanent cover crop, DMC had, on average over the three years, an anecic density 3.3- and 3.6-fold higher than organic and conventional systems, respectively (Table 4.6.a).

Endogeics were significantly less numerous in DMC compared to the other two systems in 2006 and on average over the three years. In 2007, fewer endogeic earthworms were found in DMC than in conventional systems and their density in DMC was only half that in the organic system, although this difference was not significant. In 2005, density was 1.3 and 1.6 times fewer in DMC than in organic and conventional systems, respectively (Table 4.6.a).

Epigeics were more abundant in DMC than in the other two systems, but not significantly so in 2007; moreover, density of epigeics in the organic system was not significantly different from that in DMC in 2006 (Table 4.6.a).

Chan (2001) and Ivask *et al.* (2007) reported higher earthworm densities under conservation or organic practices than under conventional management. In our study, there was a balancing of ecological groups between cropping systems. Ivask *et al.* (2007) explained that the specific composition of an earthworm community indicates the intensity of agricultural activity in the field.

The earthworm community was mainly represented by juveniles since they represent from 58% (in DMC) to 69% (in conventional system) of the total population, when averaged over the three years (Table 4.6.b). Cropping systems had much the same proportions of juveniles and sub-adults/adults over the three years.

Concerning biomass, anecic, epigeic and total biomass were significantly higher in DMC, whatever the year (Table 4.7.). On average over the three years, anecic, epigeic and total biomass were 3.4, 6.3 and 2.1 times higher in DMC than in the organic system and 5.2, 12.5 and 2.4 higher than in the conventional one, respectively (Table 4.7.). In 2005, no differences in endogeic biomass were found between the three cropping systems. However, in 2006 and 2007, endogeic biomass was higher in the conventional system, followed by the organic system and finally by DMC. Total biomass was higher in DMC since anecics are heavy earthworms.

Anecic and epigeic earthworms, despite the numerous pesticide applications, may be favoured in DMC by the absence of soil tillage and the abundant surface organic matter (Table 4.4.) (Tebrügge and Düring, 1999; Chan, 2001). Actually, the permanent plant cover, as well as the absence of organic matter incorporation into the soil profile, allows more resource availability for anecic and epigeic earthworms in DMC. Anecics and epigeics would be less abundant or even absent in ploughed fields because ploughing can affect earthworms directly by mechanical damage or exposure to predation as well as indirectly as a result of the consequent changes in soil environment, including destruction of burrows, loss of surface organic matter and changes in soil physical conditions such as water content and temperature (Edwards and Bohlen, 1996; Chan, 2001). The endogeic density was higher in the organic system than in DMC and even more so in the conventional one. This ecological group seems favoured by ploughed plots in this trial, which is in agreement with other studies (Wyss and Glasstetter, 1992; Nuutinen, 1992). Endogeics, living in the top 20 centimetres of the soil, may profit from incorporation of crop residues into the soil profile, being more available for them (Chan, 2001).

Comparison of organic and conventional systems did not reveal density, biomass and diversity differences in any year or ecological group, except in 2007, with a higher density of endogeic and total earthworms in the conventional system.

These results are not in accordance with the general trend found in the literature, which shows a positive effect of organic farming on earthworm populations compared to conventional systems (Hole *et al.*, 2005). It is important to note that such results are not always associated with lower pesticide inputs since they are likely to result mainly from the use of farmyard manure in organic systems. In this study, there was no organic manuring and the results are in agreement with some studies, using manure in the same quantities in organic and conventional systems, which found no differences between the two systems (Nuutinen and Haukka, 1990). Some authors even found a lower abundance and/or biomass in organic farming than in conventional system (Czarnecki and Paprocki, 1997; Yeates *et al.*, 1997). These differences might result in heavily tilled organic fields supporting lower populations than conventional fields (Czarnecki and Paprocki, 1997). Another possibility is that more crop

residues are returned to the soil in the conventional system since the yields are generally greater than in organic farming. Indeed, on average over the last five years the yield of wheat in conventional system was twice as high as in organic farming in the trial under study. The organic matter would be thus more available for earthworms in conventional systems. Moreover, if pesticides used in conventional systems are not harmful and reasonably applied, earthworm populations would remain at a high level. Indeed, herbicides tend to have low toxicity for earthworms (Edwards and Bohlen, 1996), but can cause population reduction by decreasing sources of organic matter on which earthworms feed. Molluscicides and certain fungicides can be noxious for earthworms (Edwards and Bohlen, 1996) but the pesticides used in this trial appeared not to be harmful for earthworm populations. This is in agreement with other studies such as that of Dalby *et al.* (1995) on glyphosate effects on earthworm populations. Tarrant *et al.* (1996) compared a current farm practice which represents typical levels of pesticide use in the U.K. and a reduced input system in which inputs were reduced by 50% and no insecticides used. They found no difference in earthworm density, biomass and composition between the two systems and they concluded that the two pesticide regimes caused no ecologically significant differences in earthworm populations during their period of investigation. Mele and Carter (1999) reported that application of post-emergent herbicides for two consecutive years, at double recommended rates, was associated with significant increases in earthworm densities the following spring, compared to the recommended rate.

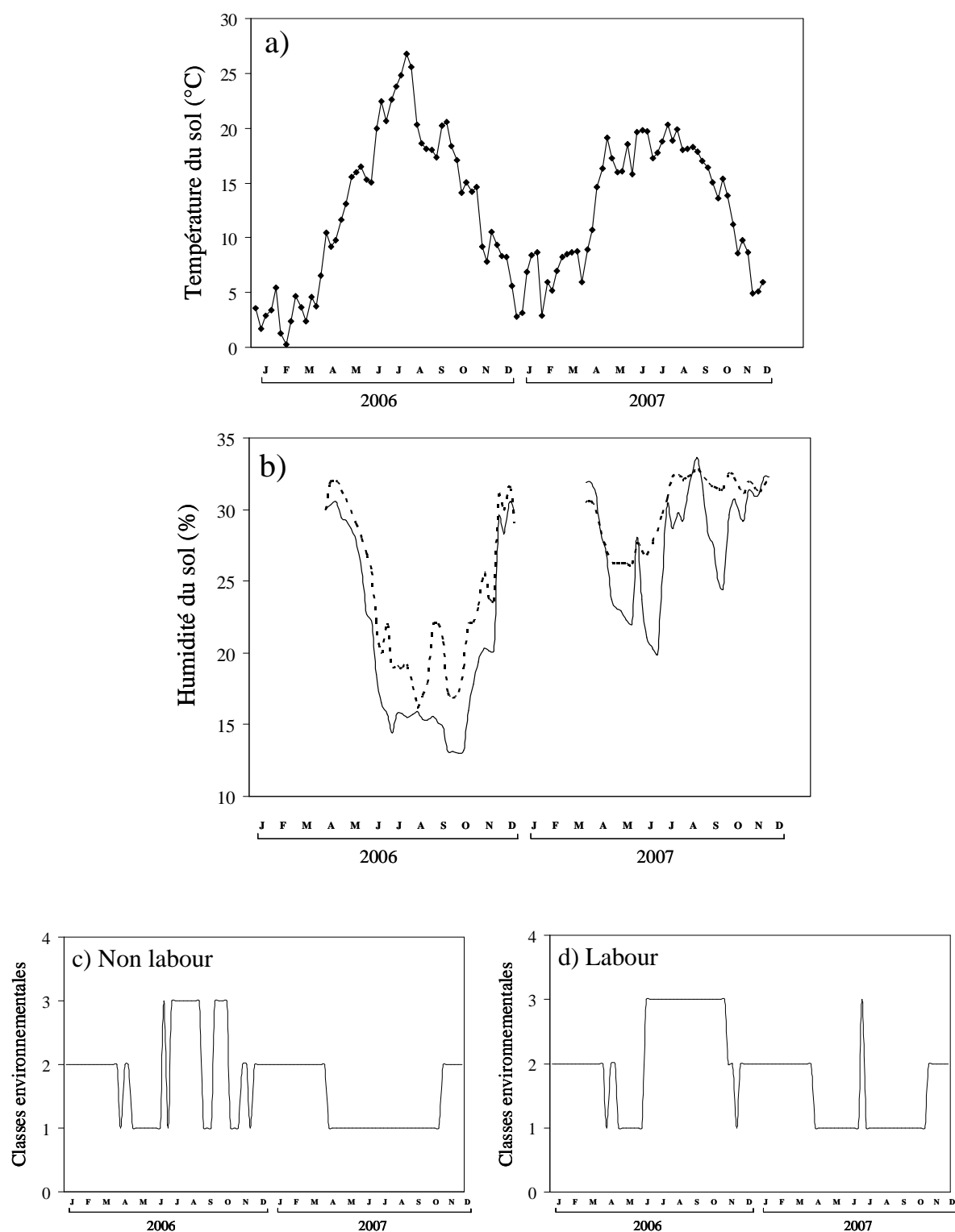
Addition of organic matter, soil tillage, cropping sequences, fertilisers and pesticides are believed to be the major management variables affecting earthworm populations in cultivated fields (Bohlen *et al.*, 1995). However, some factors seemed to play a more important role than others. This study demonstrates that no-tillage systems in which a living cover crop is permanently maintained have environmental advantages over the conventional and other alternative cropping systems. This study also shows that cropping systems entail more differences in biomass and ecological group composition than in earthworm density. Moreover, the organic system, without fertilisers, appears not to be better than the conventional system in terms of earthworm density, biomass and diversity.

1.4. Conclusion

Anecic and epigeic earthworms were favoured in DMC despite the use of pesticides to control the cover crop and slug population. Conversely, endogeic worms were more abundant in the conventional mouldboard ploughed system and the organic one. Anecic worms being heavier than others, these differences of species distribution explained the differences in biomass. For biomass as well as for diversity, DMC appeared to be the most favourable system for earthworms. Organic and conventional systems did not present differences in earthworm density, biomass and diversity. The three cropping systems studied differed mainly

Figure 4.4. Données a) de température (°C) à 10 cm de profondeur et b) d'humidité du sol ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$) à 15 cm de profondeur (—) en parcelles labourées et (- - -) non labourées, et classes environnementales correspondantes en c) non labour et d) labour, utilisées pour simuler l'évolution des populations de *L. terrestris* à La Cage avec WORMDYN.

Sur la partie b) de la Figure, les deux sans motifs correspondent aux périodes où les données ont été déduites de l'évapotranspiration et des précipitations.



in soil tillage, pesticide use and biomass production but soil tillage and organic matter at the soil surface appeared to be the main factors influencing earthworm populations. Hart *et al.* (2003) used earthworms as criteria to define different risk levels for pesticide use but these organisms were rarely included in such studies. Earthworms should be taken more into account in methods for assessing the environmental risks of cropping systems or cultural practices.

Acknowledgements: We would like to thank Christophe Montagnier and the technical team of the INRA experimental centre of Thiverval-Grignon for their work and kindness. We would also like to thank Alan Scaife for thorough editorial advice in English.

2. Analyse du comportement du modèle WORMDYN sur les données de La Cage.

2.1. Présentation des données climatiques utilisées

Les données de température et d'humidité du sol ainsi que les classes environnementales correspondantes, utilisées pour simuler les densités de populations de *L. terrestris*, sont présentées à la Figure 4.4.

On peut noter que l'hiver 2005/2006 a été plus froid que l'hiver 2006/2007, les températures du sol à 10 cm de profondeur étant presque toujours inférieures à 5°C de décembre 2005 à mi-mars 2006.

En ce qui concerne la période estivale, l'année 2006 est plus chaude et plus sèche que l'année 2007 ; en 2007, le taux d'humidité n'est jamais passé sous le seuil critique de 20 % ($\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$), utilisé par WORMDYN, alors qu'il est en dessous de ce seuil entre juin et octobre 2006.

Les données de température sont identiques pour les trois systèmes mais les données d'humidité sont légèrement plus fluctuantes et diminuent parfois plus en parcelles labourées, utilisées pour les systèmes biologique et conventionnel, qu'en parcelles non labourées, utilisées pour le système sous couvert végétal (Figure 4.4.a et b). Il en résulte que les conditions oscillent entre 1 et 3 en non labour alors qu'elles restent à 3 en labour (Figure 4.4.c et d), ce qui constitue des conditions défavorables pour *L. terrestris*.

Tableau 4.8. Densités (nombre m⁻²) de juvéniles, de sub-adultes et d'adultes, observées sur le terrain et simulées par WORMDYN dans le SCV et les systèmes biologique et conventionnel en 2006 et 2007. Les valeurs entre parenthèses sont les écarts-types à 95%.

		2006				2007			
		Juveniles	Sub-adultes	Adultes	Total	Juveniles	Sub-adultes	Adultes	Total
SCV	Observé	12.5 (14.4)	9.4 (6.8)	10.6 (8.4)	32.5 (18.6)	16.9 (11.8)	3.8 (5.3)	5.6 (6.2)	26.3 (13.1)
	Simulé	0.9	0.2	1.7	2.7	13.8	2.0	14.8	30.5
Biologique	Observé	7.5 (9.7)	3.8 (6.7)	1.9 (3.0)	13.2 (12.0)	1.3 (2.6)	0.6 (2.0)	1.3 (2.6)	3.2 (3.3)
	Simulé	0.1	0.0	1.6	1.7	2.7	0.4	2.9	6.0
Conventionnel	Observé	1.3 (2.6)	0.0 (0.0)	0.6 (2.0)	1.9 (3.0)	6.3 (5.9)	0.6 (2.0)	3.8 (5.3)	10.7 (9.3)
	Simulé	0.0	0.0	0.2	0.2	0.5	0.1	0.5	1.1

2.2. Comportement de WORMDYN

Les densités de juvéniles, de sub-adultes, d'adultes et totales, observées sur le terrain et simulées par le modèle WORMDYN, sont présentées dans le Tableau 4.8. On constate que l'ordre de grandeur des valeurs de densités prédites par WORMDYN est correct : 19 densités simulées sur 24 sont incluses dans l'écart type des valeurs mesurées au champ.

Par ailleurs, les densités de population totales simulées sont très proches des données observées dans 3 cas sur 6 (en système conventionnel en 2006 et en SCV et système biologique en 2007) et les sous-estiment dans 3 cas sur 6 (Tableau 4.8. et Figure 4.5.). Concernant les différents stades de développement, les densités juvéniles et adultes sont proches des valeurs observées dans 3 cas sur 6 alors que les populations de sub-adultes sont très proches de la réalité dans 4 cas sur 6.

L'examen de la Figure 4.5. permet d'étudier le comportement du modèle. Dans un premier temps, le modèle simule une baisse des densités de populations car, durant 17 semaines, correspondant à l'hiver 2005/2006, WORMDYN applique des conditions climatiques de classe 2 (Figure 4.4.c et d). La densité remonte ensuite car durant environ 8 semaines, les conditions sont optimales pour *L. terrestris* (classe 1). Puis on constate une alternance de conditions plutôt mauvaises (classe 3) et optimales (classe 1) en non labour, avec une dominance de la classe 3, et des conditions assez défavorables (classe 3) en labour (Figure 4.4.c et d), ce qui induit un processus de migration vers le bas des sub-adultes et des adultes, alors que les juvéniles subissent la baisse d'humidité du sol. Cette période correspond à l'été 2006, qui a été chaud et très sec. Un très bref retour des conditions favorables (classe 1) explique la très légère remontée des densités en automne 2006.

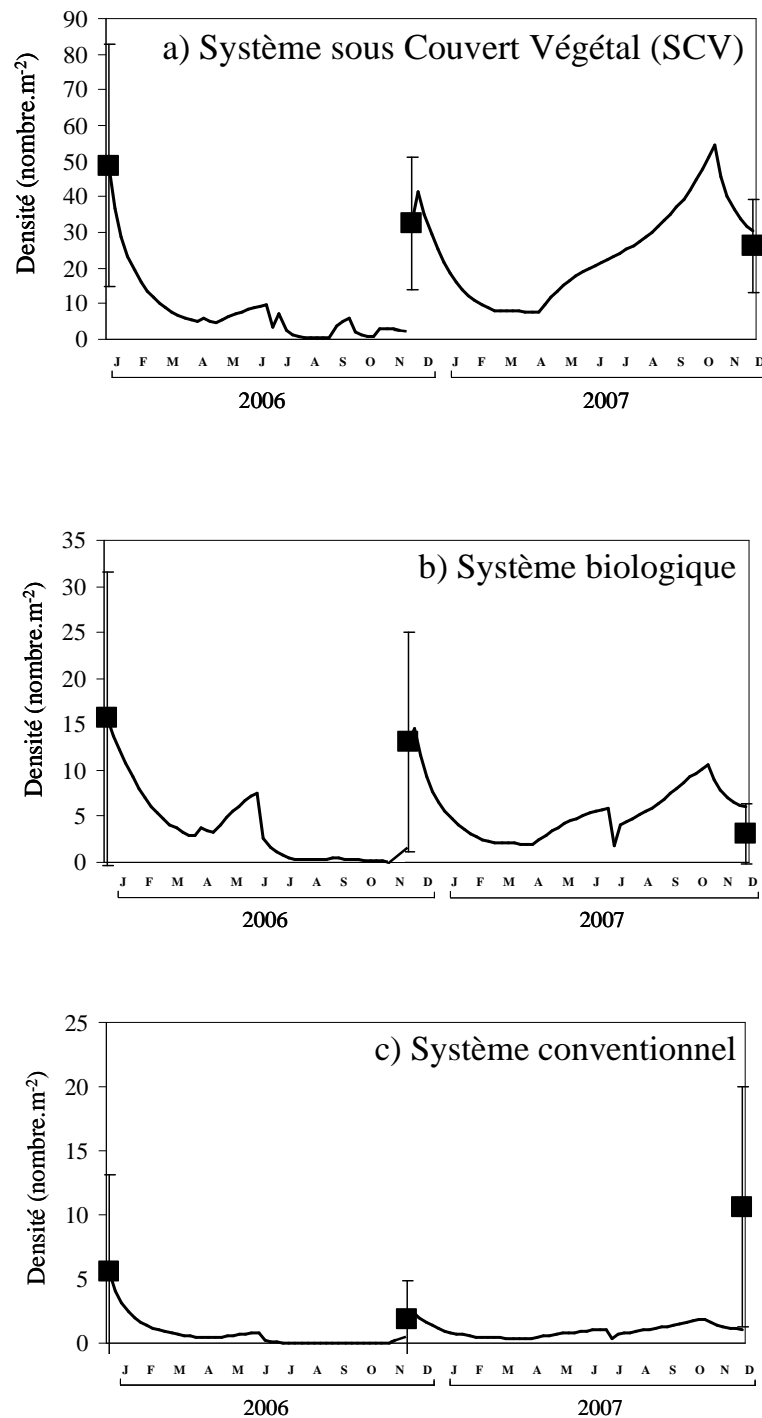
WORMDYN est réinitialisé en novembre 2006 et simule immédiatement une baisse des densités de populations, due à une longue période (19 semaines) avec des conditions moyennes (classe 2). Ensuite, les conditions sont optimales pendant 29 semaines, ce qui explique la remontée des densités, observée sur les courbes des trois systèmes (Figure 4.5.). Une baisse des températures intervient ensuite en automne 2007, provoquant une légère diminution des densités de populations totales à partir du mois d'octobre.

2.3. Discussion

Trois conclusions peuvent être tirées de l'étude du comportement du modèle.

WORMDYN est sensible aux données initiales (densité, répartition entre les différents stades de développement) car les systèmes biologique et conventionnel n'ont pas même

Figure 4.5. Densité de la population totale (nombre.m⁻²) dans a) le SCV et les systèmes b) biologique et c) conventionnel. (▪) densités moyennes mesurées ; (—) moyenne des 10 000 simulations. Les barres verticales sont des écarts-types à 95%.



évolution des populations alors que les données de température et d'humidité utilisés sont similaires.

Le modèle prédit les bons ordres de grandeur des populations observées sur le terrain un an plus tard mais il simule mal la remontée des densités de populations après une chute importante de celles-ci, souvent due aux conditions défavorables ($i=3$ et 4). Cela pourrait être dû à des valeurs trop basses des paramètres dans ces conditions. Malheureusement, la littérature ne permet pas de les estimer de façon plus précise.

Enfin, l'allure générale des trajectoires apparaît cohérente avec les grandes tendances d'évolution saisonnière des vers de terre décrites dans la littérature : un accroissement des populations au printemps et à l'automne (Evans et Guild, 1947b). Daniel (1992) a décrit, en prairie, la dynamique de *L. terrestris*. Même si les densités relevées dans cette étude sont environ trois fois plus importantes que celles du SCV à La Cage, il observe des tendances d'évolution similaires. Sur les deux ans de son étude, il note une augmentation des densités entre avril et juin, une baisse entre juin et août, une remontée jusqu'en décembre puis encore une baisse jusqu'en avril. C'est également ce que prévoit WORMDYN à La Cage, sauf en automne 2006, où les populations restent faibles et sont donc probablement sous-estimées.

Cependant, les données ayant été relevées à La Cage ne l'ont pas été dans l'objectif explicite de tester le modèle. Il aurait fallu, pour ce faire :

- mesurer plus précisément les données d'entrée (température et humidité). En effet, même si la température et les précipitations ont été enregistrées à 15 km, une faible variation de ces variables climatiques peut influencer dans un sens ou dans un autre les sorties du modèle. Par ailleurs, les données de température et d'humidité utilisées pour les trois systèmes étaient quasiment identiques puisqu'on ne disposait pas de données suffisamment précises sur les différents systèmes. Enfin, les températures utilisées ont été mesurées à 10 cm de profondeur et non à 15 cm comme WORMDYN le préconise.

- changer la valeur des paramètres démographiques. Une amélioration possible de WORMDYN serait de faire varier ces valeurs en fonction des pratiques culturales qui jouent sur la quantité de ressource nutritive disponible et/ou les conditions de température et d'humidité (le travail du sol et la disponibilité en matière organique de surface). Le travail du sol influence directement les populations de vers en accroissant, dans certaines conditions, le taux de mortalité. En système biologique, des labours ont été effectués pendant les périodes de simulation ; ceci aurait pu affecter l'état des populations de vers. En SCV, il est possible que les effets bénéfiques du non travail du sol et de la couverture végétale de surface aient été sous-estimés et que cela ait conduit

à une sous-estimation des densités. La prise en compte de telles pratiques pourrait être réalisée en modifiant, sur un ou plusieurs pas de temps, les paramètres démographiques affectés. Par exemple, le passage de la charrue lors d'un labour pourrait provoquer une diminution des taux de survie, principalement ceux des sub-adultes et des adultes qui sont le plus touchés, en raison de leur grande taille. WORMDYN pourrait également considérer des paramètres de croissance et de fécondité plus importants lorsque la matière organique de surface dépasse un certain seuil.

Discussion générale et perspectives

Discussion générale et perspectives

Trop longtemps négligée parce que l'on considérait que les opérations culturales et les intrants suffisaient à gérer l'état de la parcelle cultivée de manière à en tirer une production proche du potentiel permis par la photosynthèse, la composante biologique fournit des services écologiques dont on reconsidère aujourd'hui l'importance, à l'heure où il faut penser à la mise en place d'une agriculture écologiquement intensive.

Parmi d'autres, le Millenium assesement (Millenium Ecosystem Assessment, 2005) a été un moment décisif de cette prise de conscience de l'importance des services rendus par les organismes vivants du sol, non seulement à l'agriculteur mais également à l'ensemble de la société. Moonen et Bàrberi (2008) distinguent quatre catégories de services : la participation aux principaux processus physiques et biogéochimiques, les services liés au bon fonctionnement des réseaux trophiques, l'implication dans les flux de gènes et les effets directs sur la production.

On connaît depuis longtemps la contribution des vers de terre à la première catégorie de services : ils participent au processus de décomposition de la matière organique, améliorent la biodisponibilité des éléments minéraux, entretiennent la porosité du sol et accroissent la stabilité des agrégats. Leur rôle comme ressource trophique pour d'autres organismes vivants dans le champ cultivé, dont certains sont des auxiliaires des cultures, est invoqué et étudié de manière plus récente (Brookes *et al.*, 1995). Enfin, un certain nombre de travaux actuels mettent en évidence de nouveaux services à travers des effets directs ou indirects des populations de vers de terre sur les plantes (Scheu, 2003 ; Blouin *et al.*, 2005).

Pour ces raisons, les vers de terre sont appelés à jouer un rôle central dans la mise en oeuvre des régulations biologiques au sein des agrosystèmes, indispensables au développement d'une agriculture écologiquement intensive.

Une autre raison de s'intéresser à ces organismes du sol tient au fait que ce sont de bons candidats pour être des bio-indicateurs (Moonen et Bàrberi, 2008). En effet, le niveau de leur population est sensible aux techniques culturales, aux produits que l'on épand, à la qualité et à la quantité de la ressource en carbone, qui représentent des caractéristiques importantes de la durabilité des agrosystèmes (Bockstaller *et al.*, 2008). Même si d'autres organismes vivants, comme les microarthropodes par exemple (Van Straalen, 1998), sont également de bons prétendants, les vers de terre sont appelés à jouer également un rôle

important dans la construction d'indicateurs biologiques de durabilité des systèmes agricoles (Richards *et al.*, 2007).

La plupart des études réalisées sur les communautés lombriciennes en systèmes cultivés établissent de simples corrélations entre les modes de gestion des sols et l'état des communautés de vers de terre.

Cependant, pour intéressantes qu'elles soient, ces études ne permettent pas d'expliquer les processus par lesquels les populations sont affectées et ne décrivent pas leur évolution au sein de l'agrosystème.

Certains auteurs ont modélisé la dynamique de la population d'une espèce de ver de terre mais cela a été fait le plus le plus souvent en conditions de laboratoire (Lakhani et Satchell, 1970 ; Baveco et De Roos, 1996 ; Svendsen *et al.*, 2005). Les rares travaux de dynamique des populations en conditions naturelles ou semi-naturelles l'ont été en prairies (Daniel, 1992) et en zones tropicales, pour d'autres espèces de vers que *L. terrestris* (Lavelle et Meyer, 1983 ; Martin, 1990 ; Tondoh, 1998).

La parcelle cultivée tempérée présente une difficulté particulière pour l'étude des vers de terre, liée à la fréquence et à l'intensité des perturbations qu'elle subit. Les pratiques culturales influencent les communautés lombriciennes de manière directe et/ou indirecte. Elles modulent ainsi le niveau des populations et influencent leur dynamique.

Dans ce contexte, notre travail de thèse s'est donné pour objectif de contribuer à une meilleure prise en compte de l'effet des systèmes de culture sur les populations lombriciennes, en proposant un modèle capable de prédire l'évolution d'une population de *L. terrestris*.

Dans ce travail, nous avons fait le pari de ne prendre en compte que la température et l'humidité, facteurs clés de la dynamique à court terme des populations de vers de terre. Cette option est confortée par un certain nombre de travaux : Daniel (1992) a étudié la dynamique de la population de *L. terrestris* en Suisse, en prairie régulièrement fauchée, pendant deux ans. Il souligne l'influence de la température et de l'humidité sur la dynamique de cette espèce, même si, dans son expérience, les pluies étaient régulières ; l'humidité du sol n'a donc pas été un facteur limitant. Whalen *et al.* (1998) comparent les communautés de vers de terre et leur dynamique dans des systèmes cultivés ayant reçus des amendements organiques ou inorganiques. Ils constatent que des mauvaises conditions climatiques provoquent une baisse significative des densités et des biomasses lombriciennes. Par ailleurs, Tondoh et Lavelle (2005), décrivant la dynamique d'une population d'*Hyperiodrilus africanus* (Oligochaeta, Eudrilidae), concluent qu'en système cultivé, la pluie et l'humidité du sol sont les éléments qui influencent le plus significativement la dynamique des populations de cette espèce de ver.

Nous avons cependant conscience des limites que cette hypothèse induit et différentes pistes d'amélioration seront suggérées dans la suite de cette discussion.

Même si la comparaison des sorties du modèle avec les données mesurées, aussi bien à Grignon (chapitre 3) que sur l'essai de La Cage à Versailles (chapitre 4), montre que la qualité prédictive du modèle est satisfaisante, nous sommes loin encore de pouvoir prédire directement l'effet des systèmes de culture sur les communautés de vers. Malgré cela, il nous semble que cet outil, permettant de comprendre et de simuler l'évolution des populations de *L. terrestris*, peut d'ores et déjà être utile dans un certain nombre de cas. Ainsi, il pourrait servir à prévoir les périodes où la densité de populations dépasse un certain seuil, comme celui que proposent Brown *et al.* (1999) : ces auteurs ont montré qu'il existait un niveau minimal de biomasse à partir duquel les vers de terre avaient un impact significatif sur la croissance des plantes. Cela pourrait permettre, également, de déterminer les périodes où il faudrait éviter de labourer, sous peine de réduire de manière significative les populations de *L. terrestris*.

Par ailleurs, WORMDYN pourrait être utilisé pour éviter d'avoir recours aux méthodes d'échantillonnage des vers de terre qui sont très destructives lorsqu'elles emploient un tri manuel du sol. Les études menées sur les lombriciens rencontrées dans la littérature impliquent généralement un ou deux prélèvements par an. Le choix de la date à laquelle réaliser ce ou ces prélèvements est crucial et WORMDYN pourrait être aussi utilisé pour l'effectuer.

De même, il serait intéressant de coupler WORMDYN avec un ou plusieurs modèles fonctionnels qui permettraient de prédire l'impact de *L. terrestris* sur, par exemple, la macroporosité du sol et donc sur l'infiltration de l'eau. Un couplage de ce type, quoique portant sur d'autres processus, a été réalisé par Mitchell (1983) qui a lié la croissance et la dynamique des populations du ver *Eisenia fetida*, à l'intensité de la décomposition de déchets organiques.

Enfin, WORMDYN pourrait être utilisé pour prédire les effets des changements climatiques sur les populations de vers de terre. Ces changements entraîneront une modification de la température et de l'humidité du sol dont on ignore encore les conséquences sur les vers de terre et plus généralement sur la faune du sol.

Pour parvenir à de telles prédictions, la structure et la paramétrisation du modèle WORMDYN devront être perfectionnées afin d'améliorer sa qualité prédictive et de pouvoir le généraliser à d'autres espèces.

Pistes d'amélioration de WORMDYN

Dans cette partie, qui fait le bilan des apports de ce travail de recherche et expose les pistes à suivre pour le futur, nous discuterons tout d'abord de l'échantillonnage des populations de vers de terre, qui détermine notamment le point de départ des simulations réalisées grâce à WORMDYN. Dans un deuxième temps, nous parlerons des améliorations qui pourraient être apportées au modèle en termes de structure et de paramétrisation et nous finirons en évoquant les possibilités d'adaptation de WORMDYN à d'autres espèces.

1. Echantillonnage des communautés lombriciennes

La méthode et la période d'échantillonnage des communautés lombriciennes sont des points fondamentaux, non seulement pour notre travail de modélisation, car le modèle est très sensible aux valeurs initiales, mais surtout lorsque l'on s'intéresse aux communautés lombriciennes dans des parcelles cultivées, où le niveau des populations fluctue beaucoup à court terme.

1.1. Limites liées à la méthode d'échantillonnage

Il est fondamental de disposer d'une méthode fiable d'échantillonnage. C'est pourquoi nous avons accordé à cet aspect une importance particulière dans notre travail. L'un des apports de cette thèse est d'avoir montré que l'allyl isothiocyanate est une molécule efficace pour échantillonner les vers de terre, comparé à la moutarde forte commerciale qui pose des problèmes d'efficacité et de standardisation et au formol qui a été reconnu cancérigène pour l'homme.

Ceci étant, il reste quelques problèmes non résolus : lors des prélèvements sur le terrain, l'infiltration du produit dans le sol dépend du lieu et du moment du prélèvement car la structure et l'humidité du sol jouent sur la profondeur d'infiltration du produit. Par ailleurs, la réaction des vers de terre au contact de l'irritant chimique est vraisemblablement influencée par leur activité ainsi que par les propriétés irritantes du liquide versé et la quantité de produit avec laquelle ils sont en contact.

Ces problèmes liés à la pénétration de l'irritant dans le sol sont atténués lorsqu'un tri manuel est réalisé mais cette méthode n'assure cependant pas d'avoir récupéré tous les vers présents dans le bloc de terre prélevé. Les anéciques, qui se trouvent parfois à un mètre de profondeur, peuvent ne pas tous être remontés près de la surface grâce au produit chimique,

échappant ainsi au prélèvement de sol, sur une profondeur de 30 centimètres seulement. D'où l'intérêt d'utiliser notre modèle pour prévoir les périodes où ce risque est élevé.

Pour toutes ces raisons, les densités calculées sur le terrain sont susceptibles d'être légèrement sous-estimées. WORMDYN est en effet sensible à la valeur initiale des populations. On pourrait considérer, à la place d'une valeur unique, un tirage aléatoire dans une loi de probabilité ayant pour intervalle la moyenne des valeurs observées plus ou moins l'écart-type. Cette loi pourrait être, par exemple, une loi uniforme, centrée sur la moyenne des valeurs initiales observées. Une autre solution serait d'utiliser WORMDYN avec pour valeur initiale la moyenne, la moyenne moins l'écart-type, la moyenne plus l'écart-type. On obtiendrait ainsi une « évolution min » et une « évolution max » des densités de populations (Monod *et al.*, 2006)

D'autre part, WORMDYN estime un stock de cocons présent dans le sol à partir du nombre d'adultes (estimé au chapitre 3 et mesuré au chapitre 4), du temps d'incubation minimum d'un cocon (13 semaines) et du taux de fécondité en conditions automnales, correspondant à la classe 2. Cette approximation pourrait être évitée en mesurant le stock de cocons réel dans le sol au début de la période de simulation. Cependant, l'estimation du nombre de cocons et, surtout, l'identification de l'espèce correspondante est très difficile (Bouché, 1972).

1.2. Période d'échantillonnage pour l'initialisation de WORMDYN

Les données de densités utilisées pour l'initialisation de WORMDYN, auxquelles le modèle est sensible, ont été récoltées au début du printemps (2006 et 2007) pour la mise en place du modèle (chapitre 3) et à la fin de l'automne (2005 et 2006) pour l'étude du comportement de WORMDYN sur les différents systèmes de culture de l'essai de La Cage (chapitre 4).

Cette mesure de départ nécessite que le sol ne soit ni trop froid ni trop desséché, afin d'obtenir, malgré les problèmes évoqués dans le paragraphe précédent, une évaluation la plus proche possible des densités de populations réelles. L'échantillonnage d'initialisation du modèle peut donc être réalisé à n'importe quel moment de l'année mais les conditions du milieu doivent correspondre, de préférence, à la classe 1 de WORMDYN.

2. Amélioration de la qualité prédictive de WORMDYN

La structure de base d'un modèle ainsi que la valeur de ses paramètres influencent en grande partie la qualité prédictive de celui-ci. Dans notre cas, certaines modifications pourraient être apportées à la structure de WORMDYN ainsi qu'à sa paramétrisation. Un plus

grand nombre de facteurs pourraient être pris en compte et certaines hypothèses pourraient être ajustées.

2.1. Structure du modèle

2.1.1. Augmentation du nombre de classes démographiques

WORMDYN est basé sur un modèle matriciel structuré en classes de stade de développement. Ce type de modèle impose de ne pas tenir compte de la variabilité inter-individuelle et de considérer que tous les individus appartenant à un même stade de développement sont identiques. Cette hypothèse peut être partiellement remise en cause. Ainsi, par exemple, les juvéniles de grande taille peuvent avoir acquis une capacité à migrer, que le modèle ne prend pas en compte. Lowe et Butt (2002) expliquent que, pendant la phase initiale de croissance (jusqu'à environ 1 g), *L. terrestris* a un comportement endogé, vivant près de la surface du sol. Au fur et à mesure qu'il grossit, il développe des caractéristiques anéciques, en particulier la capacité de migrer en profondeur.

Une amélioration possible de WORMDYN pourrait donc être de diviser la classe des juvéniles en deux (avec un seuil de poids) (Lowe et Butt, 2002), chaque sous-classe n'ayant pas les mêmes paramètres démographiques étant donné leur différence de comportement. Cette évolution implique cependant une augmentation du nombre de paramètres et une estimation de ceux-ci plus difficile, compte tenu de la faible quantité d'informations disponibles dans la littérature.

2.1.2. Modification du pas de temps

L'évolution de la population de *L. terrestris* a été considérée à l'échelle de la semaine dans WORMDYN mais il se pourrait que ce ver réagisse plus rapidement aux conditions extérieures. Le pas de temps de WORMDYN pourrait donc être la journée, à conditions d'avoir des données quotidiennes de températures et d'humidité. Il suffirait alors d'adapter les paramètres démographiques à ce pas de temps : pour les seuils minimum et maximum de survie globale dans les différents stades ($CC+CJ$, $JJ+JS$, $SS+SA$ et AA), on élèverait à la puissance ($1/7$) les valeurs minimum et maximum retenues pour le pas de temps d'une semaine. Les taux de changement de stade (CJ , JS et SA) ainsi que le taux de fécondité (AC) seraient divisés par 7.

2.2. Paramétrisation du modèle

2.2.1. Ajout de classes de température et d'humidité

WORMDYN considère quatre classes environnementales, déterminées grâce à la littérature. Concernant la teneur en eau du sol, une valeur unique de seuil paraît suffisante car elle permet simplement de décider si l'humidité est limitante ou non pour *L. terrestris* et détermine ainsi les mouvements verticaux des sub-adultes et des adultes.

Toutefois, étant donné que la température optimale se situe entre 10 et 20 °C (Satchell, 1967 ; Butt *et al.*, 1992) et que la température létale est estimée à 28°C pour cette espèce, le modèle pourrait considérer un autre seuil de température, situé entre 20 et 25°C. Même si de telles températures sont rarement atteintes à 15 cm de profondeur, ces conditions pourraient rendre compte d'un état du sol fortement néfaste vis-à-vis des populations de *L. terrestris*. Il ne serait sans doute pas nécessaire de modifier les paramètres démographiques des individus pouvant migrer en profondeur mais la survie et le développement des juvéniles pourraient être affectés par de telles conditions.

2.2.2. Prise en compte de la ressource trophique et des relations de compétition

L'étude menée sur l'essai de La Cage suggère que la disponibilité en matière organique à la surface du sol affecte les populations de vers. La prise en compte de la ressource trophique doit tenir compte de l'endroit où l'espèce de ver trouve sa ressource alimentaire. *L. terrestris* (à partir d'1g) est un épi-anécique qui se nourrit de résidus de culture en décomposition à la surface du sol et de matière organique contenue dans le sol. En parcelle cultivée, lorsque les cultures (annuelles) sont en place, il y a en général très peu de matière organique disponible pour les lombriciens à la surface du sol. Une fois la récolte effectuée, les résidus de culture, dont la qualité pour les vers dépend de l'espèce végétale, sont éventuellement laissés à la surface du sol et servent alors de ressource trophique à *L. terrestris*. Mais différentes modalités de gestion de ces résidus peuvent être appliquées (broyage, déchaumage, labour), dont l'effet sur la disponibilité de la ressource pour les vers est très variable.

WORMDYN pourrait être associé à un modèle simulant l'évolution de la quantité et de la qualité de la matière organique de surface qui tiendrait compte de l'évolution temporelle de l'état des cultures ainsi que de l'itinéraire technique. Kopetschny *et al.*, (1999) ont proposé un modèle de dynamique des interactions des vers de terre avec la qualité et la quantité de litière en prairie. Ces auteurs ont mis en évidence un seuil moyen de qualité, en dessous duquel les populations de vers de terre diminuent. Par ailleurs, Daniel (1991) propose une équation permettant de déterminer la quantité de nourriture nécessaire à *L. terrestris* en

conditions de laboratoire (nourriture *ad libitum*, humidité non limitante) en fonction de la température. Ainsi, Daniel (1992), qui utilise cette équation pour calculer les besoins de *L. terrestris* en prairie, détermine qu'il faudrait environ deux fois plus de nourriture à 20°C qu'à 15°C.

On pourrait adapter ces modèles pour permettre à WORMDYN de décrire l'état de la ressource trophique et les conséquences sur les vers de terre. Cela permettrait d'ajuster les paramètres démographiques du modèle sur lesquels la ressource alimentaire a un fort impact, comme les taux de changement de stade (*JS* et *SA*) ou le taux de fécondité des adultes (*AC*).

Par ailleurs, des vers de terre de la même espèce ou d'espèces différentes peuvent entrer en compétition pour l'accès à la ressource nutritive. Tondoh (1998) explique que l'absence de prise en compte des interactions biologiques (compétition inter- et intra-spécifique) dans son modèle, réalisé en conditions tropicales, est « *probablement abusive* ». De plus, Decaëns *et al.* (2008) montrent que les communautés de vers de terre sont fortement structurées par la compétition. Cette relation a été négligée dans WORMDYN car *L. terrestris* était largement dominant parmi les anéciques retrouvés dans nos essais, où il n'y avait pas d'épigés, ce qui limitait la compétition interspécifique pour l'accès à la matière organique de surface. Cependant, Lowe et Butt (2002) expliquent que *L. terrestris* acquiert son comportement anécique au fur et à mesure qu'il prend du poids et qu'à des stades précoces, les juvéniles (jusqu'à 1 g) ont un comportement endogé car ils vivent dans les premiers centimètres de sol, près de la surface. Pendant cette phase, ils sont donc en compétition avec les espèces endogées pour l'espace et la matière organique des horizons superficiels. Il faudrait alors inclure dans WORMDYN un terme traduisant la compétition interspécifique au stade juvénile, si des espèces endogées pouvant affecter les paramètres démographiques de *L. terrestris* sont trouvés dans les parcelles d'étude. Cela sous-entend cependant de connaître l'évolution de ces populations.

De plus, WORMDYN pourrait inclure un terme de densité dépendance. Daniel (1992) explique que l'abondance des adultes de *L. terrestris* est principalement influencée par la densité. En outre, Lavelle et Meyer (1983) estiment que l'ingestion de sol par le ver *Millsonia anomala* est réduite lorsque sa densité dépasse 22.5 vers m⁻². Il faudrait, de la même manière, fixer un seuil au delà duquel les paramètres démographiques de *L. terrestris*, comme le changement de stade et la fécondité, seraient négativement affectés.

2.2.3. Prise en compte des effets directs des pratiques culturales

Pour que le modèle soit vraiment utile à l'évaluation des systèmes de culture, il faudrait prendre en compte l'effet des pratiques culturales. Les résultats du chapitre précédent suggèrent que le travail du sol a un fort impact sur les populations de vers de terre alors que

les pesticides les influencent beaucoup moins. Le labour provoque des dommages mécaniques ainsi qu'une exposition aux prédateurs (Edwards et Bohlen, 1996 ; Chan, 2001). Cependant, dans une étude menée par Tomlin et Miller (1988), en Ontario, la prédation des vers de terre par une espèce de goéland sur un sol fraîchement labouré s'est révélée faible. Par ailleurs, le labour engendre la destruction des galeries ainsi que la perte de la matière organique de surface. *L. terrestris* est donc généralement assez sensible à cette pratique.

Comme cela est suggéré dans la discussion du chapitre précédent, l'effet du labour pourrait être pris en compte en modifiant, après un passage de la charrue et pendant un temps court (e.g., un pas de temps), certains paramètres démographiques et principalement le taux de survie des plus grands individus (sub-adultes et adultes). Les chiffres donnés par Tomlin et Miller (1988) donnent des pistes pour la prise en compte des conséquences du labour sur les populations de vers de terre par WORMDYN. Lorsque le modèle prendra en compte les pratiques les plus importantes pour les populations lombriciennes, nous pourrons réfléchir à la manière d'inclure celles qui les influencent de manière moins prononcée.

2.2.4. Effet de seuils de température et d'humidité

Les seuils de température et d'humidité utilisés dans WORMDYN ont été déterminés à partir de la littérature. Pour la température, l'intervalle 10-20°C semble être optimal pour *L. terrestris*. Cette hypothèse suppose que lorsque la température passe en dessous de 10°C, le modèle considère que les conditions sont moins bonnes, même si elle est très proche. Il en est de même pour le seuil minimum d'humidité du sol. WORMDYN pourrait, à la place de tels effets de seuil, considérer des fonctions continues liant la valeur du paramètre démographique à celle du facteur température ou humidité. Lakhani et Satchell (1970) ont proposé des courbes de survie de *L. terrestris* ; il faudrait pouvoir obtenir le même type de courbes, mais en fonction de la température et de l'humidité. Malheureusement, cela nécessite beaucoup d'études en conditions contrôlées faisant varier simultanément les deux paramètres et de telles études ne sont pas encore disponibles dans la littérature.

Par ailleurs, il semblerait que l'optimum de température pour les cocons et les juvéniles soit de 10°C alors qu'il serait de 20°C pour les plus grands individus, à savoir les sub-adultes et les adultes. WORMDYN pourrait par conséquent considérer des conditions optimales pour les stades les plus précoces qui soient différentes de celles des stades plus avancés.

2.2.5. Paramétrisation avec expérience d'élevage

Le trop grand nombre de paramètres comparé à la quantité de données récoltées sur le terrain ne nous a pas permis d'estimer la valeur des paramètres du modèle ni même de les

ajuster aux données observées. WORMDYN a donc été paramétré grâce aux données de la littérature. Cependant, les seuils minimum de survie globale (l'individu reste au même stade ou change de stade, e.g., $SS + SA$) en conditions ($i=2, 3$ et 4) n'ont pas été trouvées dans la littérature et reposent donc sur des hypothèses. Par exemple, le taux minimum de survie globale des juvéniles ($JJ + JS$) a été fixé à 0.4, ce qui peut paraître peu mais nous n'avons pas assez de données pour l'estimer de manière plus précise. Il faudrait par conséquent réaliser une expérience d'élevage. *L. terrestris* est un ver qui migre verticalement et qui a la réputation d'être difficile à élever. Cependant, plusieurs paramètres pourraient être évalués grâce à de tels dispositifs, notamment la survie et le temps d'incubation des cocons ainsi que la survie des juvéniles et le temps de passage au stade sub-adulte, à partir duquel WORMDYN considère que les vers commencent à migrer.

Différentes méthodes et conditions d'élevage peuvent être envisagées, telles que :

- l'élevage en conditions de laboratoire, qui permet de contrôler plusieurs facteurs simultanément et de manière précise. L'inconvénient de cette méthode est que les résultats ne seront pas toujours extrapolables aux milieux naturels.
- l'élevage en conditions semi-naturelles : Tondoh (1998) décrit un protocole, inspiré de celui de Lavelle (1978), dans lequel des blocs de sol de 25 cm de côté et 30 cm de profondeur ont été débarrassés des vers de terre et des cocons avant d'être placés dans des filets en maille (200 μ m) d'acier inoxydable. Ce dispositif a ensuite été remplacé en milieu naturel et recouvert d'une toile pour éviter les fuites et les intrusions. Les vers de terre et les cocons ont été récoltés tous les 48 jours environ par lavage et tamisage puis ont été remis dans de nouveaux blocs de sol. Cette méthode paraît intéressante mais elle nécessite des moyens importants en termes de temps et d'espace.
- les méthodes de capture/marquage/recapture : Butt et Lowe (2007) proposent une technique de marquage basée sur l'implantation d'un élastomère visible, qui n'affecte pas la croissance, l'accouplement ni la production de cocons de *L. terrestris*. Cependant, cette technique doit encore être améliorée car l'injection de l'élastomère est délicate et le temps de vie des marqueurs est variable.

Par ailleurs, l'analyse de sensibilité révèle que la dynamique de *L. terrestris* est particulièrement sensible à des variations des paramètres de survie des juvéniles (JJ) et de fécondité (AC). En bonnes conditions ($i=1$), c'est la fécondité qui est la plus importante alors qu'en conditions plus défavorables ($i=2, 3$ et 4), la survie des juvéniles prévaut. De la même manière, Tondoh (1998) constate que la survie des individus immatures joue beaucoup sur la dynamique de la population du ver *Hyperiodrilus africanus* alors que Svendsen *et al.* (2005) trouvent que leur modèle est sensible à la survie adulte et à la viabilité des cocons.

Les paramètres influençant fortement la dynamique de *L. terrestris* dans WORMDYN font partie des paramètres que l'on peut estimer grâce à une expérience d'élevage. Il serait par conséquent intéressant, dans un souci d'amélioration de la paramétrisation et donc de la qualité prédictive du modèle, de déterminer les valeurs de survie juvénile et de fécondité en conditions contrôlées, correspondant aux classes environnementales proposées par WORMDYN.

2.2.6. Application du modèle à d'autres espèces

WORMDYN est extrapolable à toute espèce ayant des caractéristiques similaires à celle de *L. terrestris*. Mais une telle adaptation nécessite l'acquisition d'un grand nombre de données sur le cycle de vie et la biologie de l'espèce. Par exemple, la littérature renseigne de manière relativement précise le cycle de vie de l'espèce *Aporrectodea caliginosa*. Par comparaison avec *L. terrestris*, ses préférences en terme de température et d'humidité semblent être les mêmes (Lee, 1985 ; Daughbjerg, 1988 ; Nair et Bennour, 1998 ; Booth *et al.*, 2000) mais *A. caliginosa* ne migre pas verticalement car c'est une espèce endogée. De plus, son taux de fécondité (Boström, 1988 ; Vercesi *et al.*, 2006) semble supérieur à celui de *L. terrestris*. Les temps d'incubation des cocons (Holmstrup, 2001 ; Nair et Premkumar, 2007) et de maturation des juvéniles (Boström et Lofs Holmin, 1996 ; Booth *et al.*, 2000) paraissent, quant à eux, inférieurs. Il faut donc adapter la valeur des paramètres à l'espèce choisie et au pas de temps retenu pour le modèle.

L'approche matricielle utilisée dans WORMDYN pourrait servir de base pour modéliser la dynamique d'autres organismes de la faune du sol. Cette démarche permettrait de mieux caractériser la composante biologique des agrosystèmes.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

- Anderson, J. M., Ineson, P. et Huish, S. A., 1983.** Nitrogen and cation mobilization by soil fauna feeding on leaf litter and soil organic matter from deciduous woodlands. *Soil Biol. Biochem.* 15, 463-467.
- Armstrong, D. P., Davidson, R. S., Dimond, W. J., Perrott, J. K., Castro, I., Ewen, J. G., Griffiths, R. et Taylor, J., 2002.** Population dynamics of reintroduced forest birds on New Zealand islands. *J. Biogeogr.* 29, 609-621.
- Axelsen, J. A., 1997.** A physiologically driven mathematical simulation model as a tool for extension of results from laboratory tests to ecosystem effects. *In: Van Straalen, N. M. et Løkke, H. (eds), Ecological Risk Assessment of Contaminants in Soil.* Chapman & Hall, London, pp. 233-250.
- Bachelier, G., 1978.** La faune des sols, son écologie et son action, IDT N°38. ORSTOM, Paris, 391 pp.
- Baker, G. H. et Lee, K. E., 1993.** Earthworms. *In: Carter, M. (eds), Soil Sampling and Methods of Analysis.* Lewis Publishers, Boca Raton, Canadian Society of Soil Science, pp. 359-371.
- Balabane, M., Chenu, C., Akpa, M., Arrouays, D., Barray, S., Bertrand, M., Bodet, J.-M., Brygoo, Y., Bureau, F., Cluzeau, D., Decaens, T., Guichard, L., Hedde, M., Houot, S., Labreuche, J., Laval, K., Le Bissonnais, Y., Pawlak, B., Picard, D., Puget, P. et Saulas, P., 2005.** Restauration de fonctions et propriétés des sols de grande culture intensive. Effets de systèmes de culture alternatifs sur les matières organiques et la structure des sols limoneux, et approche du rôle fonctionnel de la diversité biologique des sols. Rapport final du projet Dmostra, Subvention n° 01105, Programme GESSOL n° A01494. Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, pp. 119.
- Bartlett, M. D., Harris, J. A., James, I. T. et Ritz, K., 2006.** Inefficiency of mustard extraction technique for assessing size and structure of earthworm communities in UK pasture. *Soil Biol. Biochem.* 38, 2990-2992.
- Baveco, J. M. et Roos, A. M. d., 1996.** Assessing the impact of pesticides on lumbricid populations: an individual-based modelling approach. *J. Appl. Ecol.* 33, 1451-1468.
- Berry, E. C. et Karlen, D. L., 1993.** Comparisons of alternative farming systems. II. Earthworm population density and species diversity. *Am. J. Alternative Agr.* 8, 21-26.
- Berry, E. C. et Jordan, D., 2001.** Temperature and soil moisture content effects on the growth of *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta: Lumbricidae) under laboratory conditions. *Soil Biol. Biochem.* 33, 133-136.
- Bertrand, M., Guichard, L., Meynard, J. M., Picard, D. et Saulas, P., 2005.** Conception de systèmes de culture durables et innovants en grande culture. Le cas de l'essai de longue durée de "La Cage" à Versailles. *10ème Colloque International du SIFEE.* Angers.
- Bhatti, H. K., 1962.** Experimental study of burrowing activities of earthworms. *Agri. Pakistan.* 13, 779-794.
- Birkàs, M., Jolánkai, M., Gyuricza, C. et Percze, A., 2004.** Tillage effects on compaction, earthworms and other soil quality indicators in Hungary. *Soil Tillage Res.* 78, 185-196.
- Blanchart, E., Albrecht, A., Alegre, J., Duboisset, A., Gilot, C., Pashanasi, B., Lavelle, P. et Brussaard, L., 1999.** Effects of earthworms on soil structure and physical properties. *In: Lavelle, P., Brussaard, L. et Hendrix, P. (eds), Earthworm management in tropical agroecosystems.* CABI, Wallingford, pp. 149-172.

- Blouin, M., Zuily-Fodil, Y., Pham-Thi, A.-T., Laffray, D., Reversat, G., Pando, A., Tondoh, G. et Lavelle, P., 2005.** Belowground organism activities affect plant aboveground phenotype, inducing plant tolerance to parasites. *Ecol. Lett.* 8, 202-208.
- Bockstaller, C., Galan, M.-B., Capitaine, M., Colomb, B., Mousset, J. et Viaux, P., 2008.** Comment évaluer la durabilité des systèmes en production végétale? *Systèmes de culture innovants et durables*. Paris, pp. 29-51.
- Bohlen, P. J., Edwards, W. M. et Edwards, C. A., 1995.** Earthworm community structure and diversity in experimental agricultural watersheds in Northeastern Ohio. *Plant Soil* 170, 233-239.
- Booth, L. H., Heppelthwaite, V. J. et O'Halloran, K., 2000.** Growth, development and fecundity of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* after exposure to two organophosphates. *New Zeal. Plant Protect.* 53, 221-225.
- Borek, V., Morra, M. J., Brown, P. D. et McCaffrey, J. P., 1995.** Transformation of glucosinolate-derived allelochemicals allyl isothiocyanate and allylnitrile in soil. *J. Agric. Food Chem.* 43, 1935-1940.
- Boström, U., 1988.** Growth and cocoon production by the earthworm *Aporrectodea caliginosa* in soil mixed with various plant materials. *Pedobiol.* 32, 77-80.
- Boström, U. et Lofs-Holmin, A., 1986.** Growth of earthworms (*Allobophora caliginosa*) fed on shoots and roots of barley, meadow fescue and lucerne: studies in relation to particle size, protein, crude fiber and toxicity. *Pedobiol.* 29, 1-12.
- Boström, U. et Lofs-Holmin, A., 1996.** Annual population dynamics of earthworms and cocoon production by *Aporrectodea caliginosa* in a meadow fescue ley. *Pedobiol.* 40, 32-42.
- Bouché, M. B., 1972.** Lombriciens de France: Ecologie et Systématique. INRA Ann. Zool. Ecol. Anim. Publication, France, 671 pp.
- Bouché, M. B., 1975.** Action de la faune sur les états de la matière organique dans les écosystèmes. In: Kilbertus, G., Reisinger, O., Mourey, A. et Cancela da Fonseca, J. A. (eds), Humification et biodégradation. Pierron, Sarreguemines, pp. 157-168.
- Bouché, M. B., 1977.** Stratégies lombriciennes. In: Lohm, U. et Persson, T. (eds), Soil organism as components of ecosystems. Biol. Bull. (Stockolm), pp. 122-132.
- Bouché, M. B. et Kretzschmar, A., 1977.** REAL: a model of the ecological and agronomic role of lumbricids. *Ecol. Bull.* 25, 402-408.
- Bouché, M. B. et Gardner, R. H., 1984.** Earthworm functions. VII. Population estimation techniques. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 21, 37-63.
- Bouché, M. B. et Aliaga, R., 1986.** Contre une dégradation physique et chimique des sols et pour leur optimisation économique, l'échantillonnage des lombriciens: une urgente nécessité. *La Défense des Végétaux* 242, 30-36.
- Brookes, D., Bater, J., Jones, H. et Shah, P., 1995.** Invertebrate and weed seed food-sources for birds in organic and conventional farming systems. Part IV. The effect of organic farming on breeding and wintering bird populations. *British Trust for Ornithology Report No. 154*. Thetford.
- Brown, G., Pashanasi, B., Gilot-Villenave, C., Patron, J. C., Senapati, B. K., Giri, S., Barois, I., Lavelle, P., Blanchart, E., Blakemore, R. J., Spain, A. V. et Boyer, J., 1999.** Effects of earthworms on plant growth in the tropics. In: Lavelle, P., Brussaard, L. et Hendrix, P. F. (eds), Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Oxon, pp. 87-147.

- Brown, G. G., Benito, N. P., Pasini, A., Sautter, K. D., Guimaraes, M. d. F. et Torres, E., 2003.** No-tillage greatly increases earthworm populations in Parana state, Brazil. *Pedobiol.* 47, 764-771.
- Buckerfield, J. C. et Doube, B. M., 1991.** Effects of tillage, crop rotation and stubble management on earthworms. *S. Aust. Dept Agric. Tech. Pub.* 52-53.
- Butt, K. R., 1991.** The effects of temperature on the intensive production of *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta:Lumbricidae). *Pedobiol.* 35, 257-264.
- Butt, K. R., 1993.** Reproduction and growth of three deep-burrowing earthworms (Lumbricidae) in laboratory culture in order to assess production for soil restoration. *Biol. Fertil. Soils* 16, 135-138.
- Butt K.R., 2000.** Earthworms of the Malham Tarn estate (Yorkshire Dales National Park), *Field Stud.* 9, 701-710.
- Butt, K. R. et Lowe, C. N., 2007.** A viable technique for tagging earthworms using visible implant elastomer. *Appl. Soil Ecol.* 35, 454-457.
- Butt, K. R., Frederickson, J. et Morris, R. M., 1992.** The intensive production of *Lumbricus terrestris* L. for soil amelioration. *Soil Biol. Biochem.* 24, 1321-1325.
- Butt, K. R., Frederickson, J. et Morris, R. M., 1994a.** The life cycle of the earthworm *Lumbricus terrestris* L. (Oligochaeta: Lumbricidae) in laboratory culture. *Eur. J. Soil Biol.* 30, 49-54.
- Butt, K. R., Frederickson, J. et Morris, R. M., 1994b.** Effect of earthworm density on the growth and reproduction of *Lumbricus terrestris* L. (Oligochaeta: Lumbricidae) in culture. *Pedobiol.* 38, 254-261.
- Callaham Jr., M. A. et Hendrix, P. F., 1997.** Relative abundance and seasonal activity of earthworms (Lumbricidae and Megascolecidae) as determined by hand-sorting and formalin extraction in forest soils on the southern appalachian piedmont. *Soil Biol. Biochem.* 29, 317-321.
- Caswell, H., 2001.** Matrix population models: construction, analysis and interpretation, 2nd edition. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, 722 pp.
- Chabert, A., 1999.** Utilisation d'indicateurs biologiques pour l'analyse de l'impact des pratiques agricoles sur l'environnement. Rapport d'étape. ICTA, CNRS, INRA. Dossier 99/19.
- Chan, K. Y., 2001.** An overview of some tillage impacts on earthworm population abundance and diversity - implications for functioning in soils. *Soil Tillage Res.* 57, 179-191.
- Chan, K.-Y. et Munro, K., 2001.** Evaluating mustard extracts for earthworm sampling. *Pedobiol.* 45, 272-278.
- Cluzeau, D. et Fayolle, L., 1988.** Impact des traitements pesticides sur les peuplements lombriciens en viticulture champenoise. *CR. Acad. Agric. France* 74, 105-112.
- Cluzeau, D., Lebouvier, M., Trehen, P., Bouché, M. B., Badour, C. et Perraud, A., 1987.** Relations between earthworms and agricultural practices in the vineyards of Champagne. Preliminary results. *On Earthworms.* Mucchi, Modena, pp. 465-484.
- Cluzeau, D., Guo, Z. T., Chaussod, D., Fedoroff, N., Normand, M. et Perraud, A., 1994.** Interaction between soil, biological activities and organic matter enrichments in Champagne soils. *Transactions of the XV World Congress of Soil Sc.* INEG and CNA publishing, Mexico, 4b, pp. 149-150.
- Cluzeau, D., Blanchart, E., Peres, G., Ablain, F., Cuendet, G., Fayolle, L. et Lavelle, P., 2005.** Faune du sol et Lombriciens dans les sols tempérés agricoles. *In:* Girard, M.-C., Walter,

- C., Rémy, J.-C., Berthelin, J. et Morel, J.-L. (eds), Sols et environnement 2e cycle. Cours, exercices et études de cas. Paris, pp. 386-407.
- Čoja, T., Zehetner, K., Bruckner, A., Watzinger, A. et Meyer, E., 2007. Efficacy and side effects of five sampling methods for soil earthworms (Annelida, Lumbricidae). *Ecotoxicol. Environ. Saf.* sous presse.
- Cook, M. E. et Swait, A. A. J., 1975. Effects of some fungicide treatments on earthworm populations and leaf removal in apple orchards. *J. Hortic. Sci.* 50, 495-499.
- CSST, 2005 – Service du répertoire toxicologique, N° cas: 67-63-0.
- Curry, J. P., 1976. Some effects of animal manures on earthworms in grassland. *Pedobiol.* 16, 425-438.
- Curry, J. P., 1998. Factors affecting earthworm abundance in soils. In: Edwards, C. A. (eds), *Earthworm Ecology*. Boca Raton, St. Lucie Press, pp. 389.
- Czarnecki, A. J. et Paprocki, R., 1998. An attempt to characterize complex properties of agroecosystems based on soil fauna, soil properties and farming system in the north of Poland. *Biol. agric. Hortic.* 15, 11-23.
- Daily, G. C., Alexander, S. et Ehrlich, P. R., 1997. Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems. *Issues in Ecology* 2, 1-18.
- Dalby, P. R., Baker, G. H. et Smith, S. E., 1995. Glyphosate, 2,4-DB and dimethoate: effects on earthworm survival and growth. *Soil Biol. Biochem.* 27, 1661-1662.
- Daniel, O., 1990. Life cycle and population dynamics of the earthworm *Lumbricus terrestris* L. Natural Sciences, Swiss Federal Institute of Technology Zurich, 76 pp.
- Daniel, O., 1991. Leaf-litter consumption and assimilation by juveniles of *Lumbricus terrestris* L. (Oligochaeta, Lumbricidae) under different environmental conditions. *Biol. Fertil. Soils* 12, 202-208.
- Daniel, O., 1992. Population dynamics of *Lumbricus terrestris* L. (Oligochaeta: Lumbricidae) in a meadow. *Soil Biol. Biochem.* 24, 1425-1431.
- Daniel, O., Jager, P., Cuendet, G. et Bieri, M., 1992. Sampling of *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta, Lumbricidae). *Pedobiol.* 36, 213-220.
- Daniel, O., Kohli, L. et Bieri, M., 1996. Weight gain and weight loss of the earthworm *Lumbricus terrestris* L. at different temperatures and body weights. *Soil Biol. Biochem.* 28, 1235-1240.
- Darwin, C., 1881. The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits. Murray, London, 298 pp.
- Daugbjerg, P., 1988. Temperature and moisture preferences of three earthworm species (Oligochaeta, Lumbricidae). *Pedobiol.* 32, 57-64.
- Debaeke, P., Munier-Jolain, N., Bertrand, M., Guichard, L., Nolot, J.-M., Faloya, V. et Saulas, P., 2008. Iterative design and evaluation of rule-based cropping systems: methodology and case studies. *Iterative design and evaluation of rule-based cropping systems: methodology and case studies* sous presse.
- Decaëns, T. et Jiménez, J. J., 2002. Earthworm communities under an agricultural intensification gradient in Colombia. *Plant Soil* 240, 133-143.
- Decaëns, T., Mariani, L. et Lavelle, P., 1999. Soil surface macrofaunal communities associated with earthworm casts in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. *Appl. Soil Ecol.* 13, 87-100.

- Decaëns, T., Margerie, P., Aubert, M., Hedde, M. et Bureau, F., 2008.** Assembly rules within earthworm communities in North-Western France--A regional analysis. *Appl. Soil Ecol.* 39, 321-335.
- Desbourdes-Coutadeur, C., 2002.** Etude du transport de l'eau dans un sol labouré. Modélisation 2-D de l'infiltration et de la redistribution dans un sol à structure hétérogène. Thèse de Doctorat, Paris, INA P-G, 182 pp.
- DIN ISO 23611-1:2007-02,** Soil quality - Sampling of soil invertebrates - Part 1: Hand-sorting and formalin extraction of earthworms (ISO 23611-1:2006).
- Dindal, D. L., 1990.** Soil biology guide. Wiley and sons Inc., New-York, 1349 pp.
- East, D. et Knight, D., 1998.** Sampling soil earthworm population using detergent and mustard. *J. Bio.l Edu.* 32, 201-206.
- Edwards, C. A., 1998.** Earthworm Ecology. Boca Raton, St. Lucie Press, 389 pp.
- Edwards, C. A. et Lofty, J. R., 1977.** The influence of invertebrates on root growth of crops with minimal or zero cultivation. *Ecol. Bull.* 25, 348-356.
- Edwards, C. A. et Lofty, J. R., 1979.** The effects of straw residues and their disposal on the soil fauna. In: Willey, E. (eds), Straw decay and its effect on dispersal and utilization. New York, pp. 37-44.
- Edwards, C. A. et Lofty, J. R., 1980.** Effects of earthworm inoculation upon the root growth of direct drilled cereals. *J. Appl. Ecol.* 17, 533-543.
- Edwards, C. A. et Bohlen, P. J., 1996.** Biology and Ecology of Earthworms 3rd ed. Chapman and Hall, London, 426 pp.
- Edwards, C. A., Edwards, W. M. et Shipitalo, M. J., 1992.** Earthworm populations under conservation tillage and their effects on transport of pesticides into groundwater. In: (eds), Proceedings, Brighton Crop Protection Conference, Pests and Diseases, 1992 Brighton, November 23-26, 1992. pp. 859-864.
- Edwards, C. A., Bohlen, P. J., Linden, D. R. et Subler, S., 1995.** Earthworms in agroecosystems. In: Hendrix, P. F. (eds), Earthworm ecology and biogeography in North America. Lewis Publishers, Boca Raton, FL, pp. 185-213.
- Eichinger, E., Bruckner, A. et Stemmer, M., 2007.** Earthworm expulsion by formalin has severe and lasting side effects on soil biota and plants. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 67, 260-266.
- Eisenhauer N., Straube D. et Scheu S., 2008.** Efficiency of two widespread non-destructive extraction methods under dry soil conditions for different ecological earthworm groups, *Eur. J. Soil Biol.* 44, 141-145.
- El-Duweini, A. K. et Ghabbour, S. I., 1965.** Population density and biomass of earthworms in different types of Egyptian soils. *J. Appl. Ecol.* 2, 271-287.
- Emmerling, C., 2001.** Response of earthworm communities to different types of soil tillage. *Appl. Soil Ecol.* 17, 91-96.
- Eriksen-Hamel, N. S. et Whalen, J. K., 2007a.** Impacts of earthworms on soil nutrients and plant growth in soybean and maize agroecosystems. *Agr. Ecosyst. Environ.* 120, 442-448.
- Eriksen-Hamel, N. S. et Whalen, J. K., 2007b.** Competitive interactions affect the growth of *Aporrectodea caliginosa* and *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta : Lumbricidae) in single- and mixed-species laboratory cultures. *Eur. J. Soil Biol.* 43, 142-150.
- Evans, A. C. et Guild, W. J. M. L., 1947a.** Some notes on reproduction in British earthworms. *Annals and Magazine of Nature History* 654-659.

- Evans, A. C. et Guild, W. J. M. L., 1947b.** Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. I. Biological studies in the field. *Ann. Appl. Biol.* 34, 307-330.
- Evans, A. C. et Guild, W. J. M. L., 1948a.** Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. V. Field populations. *Ann. Appl. Biol.* 35, 485-493.
- Evans, A. C. et Guild, W. J. M. L., 1948b.** Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. IV. On the life cycles of some British Lumbricidae. *Ann. Appl. Biol.* 35, 471-484.
- Foissner, W., 1992.** Comparative studies on the soil life in ecofarmed and conventionally farmed fields and grasslands of Austria. *Agr. Ecosyst. Environ.* 40, 207-218.
- Fragoso, C., Brown, G. G., Patron, J. C., Blanchart, E., Lavelle, P., Pashanasi, B., Senapati, B. et Kumar, T., 1997.** Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of earthworms. *Appl. Soil Ecol.* 6, 17-35.
- Gates, G. E., 1961.** Ecology of some earthworms with special reference to seasonal activity. *American Midland Naturalist* 66, 61-86.
- Gerard, B. M., 1967.** Factors affecting earthworms in pastures. *J. Anim. Ecol.* 36, 235-252.
- Gobat, J. M., Aragno, M. et Matthey, W., 2003.** The living soil: basic pedology - soil biology (2nd edition). Chapman and Hall, London, 569 pp.
- Grønstøl, G. B., Solhøy, T. et Loyning, M. K., 2000.** A comparison of mustard, household detergent and formalin as vermifuges for earthworm sampling. *Fauna Norv.* 20, 27-30.
- Guild, W. J. M. L., 1948.** The effect of soil type on the structure of earthworm populations. *Ann. Appl. Biol.* 35, 181-192.
- Guild, W. J. M. L., 1955.** Earthworms and soil structure. In: Kevan, D. K. M. E. (eds), *Soil Zoology*. Butterworths, London, pp. 83-98.
- Gunn, A., 1992.** The use of mustard to estimate earthworm populations. *Pedobiol.* 36, 65-67.
- Hamilton, W. E. et Sillman, D. Y., 1989.** Influence of earthworm middens on the distribution of soil microarthropods. *Biol. Fertil. Soils* 8, 279-284.
- Hansen, S. et Engelstad, F., 1999.** Earthworm populations in a cool and wet district as affected by tractor traffic and fertilisation. *Appl. Soil Ecol.* 13, 237-250.
- Harmon, R. et Challenor, P., 1997.** A Markov chain Monte Carlo method for estimation and assimilation into models. *Ecol. Model.* 101, 41-59.
- Hart, A., Brown, C. D., Lewis, K. A. et Tzilivakis, J., 2003.** p-EMA (II): evaluating ecological risks of pesticides for a farm-level risk assessment system. *Agronomie* 23, 75-84.
- Hartenstein, R. et Amico, L., 1983.** Production and carrying capacity for the earthworm *Lumbricus terrestris* in culture. *Soil Biol. Biochem.* 15, 51-54.
- Hartenstein, H., Neuhauser, E. F. et Kaplan, D. L., 1979.** Reproductive potential of the earthworm *Eisenia fetida*. *Oecol.* 43, 329-340.
- Hendrix, P. F., Muller, B. R., Bruce, R. R., Langdale, G. W. et Parmelee, R. W., 1992.** Abundance and distribution of earthworms in relation to landscape factors on the Georgia Piedmont, USA. *Soil Biol. Biochem.* 24, 1357-1361.
- Hobbelen, P. H. F. et Gestel, C. A. M. v., 2007.** Using dynamic energy budget modeling to predict the influence of temperature and food density on the effect of Cu on earthworm mediated litter consumption. *Ecol. Model.* 202, 373-384.
- Högger, C. H., 1993.** Mustard flour instead of formalin for the extraction of earthworms in the field. *Bulletin der Bodenkundlichen Gesellschaft der Schweiz* 17, 5-8.

- Hole, D. G., Perkins, A. J., Wilson, J. D., Alexander, I. H., Grice, P. V. et Evans, A. D., 2005.** Does organic farming benefit biodiversity? *Biol. Conservat.* 122, 113-130.
- Holland, J. M., 2004.** The environmental consequences of adopting conservation tillage in Europe: reviewing the evidence. *Agr. Ecosyst. Environ.* 103, 1-25.
- Holmstrup, M., 2001.** Sensitivity of life history parameters in the earthworm *Aporrectodea caliginosa* to small changes in soil water potential. *Soil Biol. Biochem.* 33, 1217-1223.
- Holmstrup, M., Ostergaard, I. K., Nielsen, A. et Hansen, B. T., 1996.** Note on the incubation of earthworm cocoons at three temperatures. *Pedobiol.* 40, 477-478.
- Hoogerkamp, M., Rogaar, H. et Eijsackers, H. J. P., 1983.** Effect of earthworms on grassland on recently reclaimed polder soils in the Netherlands. *In: Satchell, J. E. (eds), Earthworm ecology - from Darwin to vermiculture.* Chapman and Hall, London, pp. 85-105.
- Hutchinson, S. A. et Kamel, M., 1956.** The effect of earthworms on the dispersal of soil fungi. *J. Soil Sci.* 7, 213-218.
- International Agency for Research on Cancer Monographs, Sept. 1999.** Allyl isothiocyanate. *ISBN 92 832 1273 8*, 73, pp. 37.
- International Agency for Research on Cancer Monographs, Dec. 2006.** Formaldehyde, 2-Butoxyethanol and 1-tert-Butoxypropan-2-ol. *ISBN 92 832 1288 6*, 88, pp. 478.
- Ihaka R., Gentleman R., 1996.** R: a language for data analysis and graphics. *J. Comput. Graphical Stat.* 5, 299-314.
- Ivask, M., Kuu, A. et Sizov, E., 2007.** Abundance of earthworm species in Estonian arable soils. *Eur. J. Soil Biol.* 43, 39-42.
- James, S. W., 1993.** Earthworms. *In: Hall, G. S. (eds), Methods for the examination of organismal diversity in soils and sediments.* UK, pp. 249-262.
- Jegou, D., Cluzeau, D., Hallaire, V., Balesdent, J. et Trehen, P., 2000.** Burrowing activity of the earthworms *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea giardi* and consequences on C transfers in soil. *Eur. J. Soil Biol.* 36, 27-34.
- Jegou, D., Capowiez, Y. et Cluzeau, D., 2001.** Interactions between earthworm species in artificial soil cores through the 3D reconstruction of the burrow systems. *Geoderma* 102, 123-137.
- Jegou, D., Brunotte, J., Rogasik, H., Capowiez, Y., Diestel, H., Schrader, S. et Cluzeau, D., 2002.** Impact of soil compaction on earthworm burrow systems using X-ray computed tomography: preliminary study. *Eur. J. Soil Biol.* 38, 329-336.
- Jiménez, J. J., Lavelle, P. et Decaëns, T., 2006.** The efficiency of soil hand-sorting in assessing the abundance and biomass of earthworm communities. Its usefulness in population dynamics and cohort analysis studies. *Eur. J. Soil Biol.* 42, 225-230.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. et Shachak, M., 1994.** Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- Jones, H. D., Santoro, G., Boag, B. et Neilson, R., 2001.** The diversity of earthworms in 200 Scottish fields and the possible effect of New Zealand land flatworms (*Arthurdendyus triangulatus*) on earthworm populations. *Ann. Appl. Biol.* 139, 75-92.
- Jordan, D., Miles, R. J., Hubbard, V. C. et Lorenz, T., 2004.** Effect of management practices and cropping systems on earthworm abundance and microbial activity in Sanborn Field: a 115-year-old agricultural field. *Pedobiol.* 48, 99-110.
- Kladivko, E. J., 2001.** Tillage systems and soil ecology. *Soil Tillage Res.* 61, 61-76.

- Kladivko, E. J., Akhouri, N. M. et Weesies, G., 1997.** Earthworm populations and species distributions under no-till and conventional tillage in Indiana and Illinois USA. *Soil Biol. Biochem.* 29, 613-615.
- Kopetschny, S., Wake, G. C., Lambert, M. G., Louie, K. et Springett, J. A., 1999.** A dynamical systems model of the interaction of earthworms with plant litter quality and quantity. *Agr. Syst.* 59, 27-39.
- Kula, H. et Kokta, C., 1992.** Side effects of selected pesticides on earthworms under laboratory and field conditions. *Soil Biol. Biochem.* 24, 1711-1714.
- Lacoste, A. et Salanon, R., 2005.** *Eléments de biogéographie et d'écologie.* Colin, A., 318 pp.
- Lakhani, K. H. et Satchell, J. E., 1970.** Production by *Lumbricus terrestris* (L.). *J. Anim. Ecol.* 39, 473-492.
- Langmaack, M., Schrader, S., Rapp-Bernhardt, U. et Kotzke, K., 1999.** Quantitative analysis of earthworm burrow systems with respect to biological soil-structure regeneration after soil compaction. *Biol. Fertil. Soils* 28, 219-229.
- Lavelle, P., 1978.** Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Thèse d'Etat, Paris VI, Publication du Laboratoire de Zoologie de l'ENS.
- Lavelle, P., 1997.** Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Adv. Ecol. Res.* 27, 93-132.
- Lavelle, P. et Meyer, J. A., 1983.** ALLEZ-LES-VERS a simulation model of dynamics and effect on soil of populations of *Millsonia anomala* (Oligochaeta - Megascolecidae). *Proceedings of the VIII Intl Colloquium of Soil Zoology.* Belgium, pp. 503-517.
- Lavelle, P. et Spain, A. V., 2001.** *Soil Ecology.* Kluwer Scientific Publications, Amsterdam, 654 pp.
- Lavelle, P., Barois, I., Blanchart, E., Brown, G., Brussaard, L., Decaëns, T., Fragoso, C., Jiménez, J. J., Ka Kajondo, K., De los Angeles Martinez, M., Moreno, A., Pashanasi, B., Senapati, B. et Villenave, C., 1998.** Les vers de terre, une ressource dans les agrosystèmes tropicaux. *Nature et Ressources* 34, 26-41.
- Lawrence, A. P. et Bowers, M. A., 2002.** A test of the "hot" mustard extraction method of sampling earthworms. *Soil Biol. Biochem.* 34, 549-552.
- Lee, K. E., 1985.** *Earthworms: their ecology and relationship with soils and land use.* New York, 411 pp.
- Lofs-Holmin, A., 1982.** Reproduction and growth of common arable land and pasture species of earthworms (Lumbricidae) in laboratory cultures. *Swed. J. Agr. Res.* 13, 31-37.
- Lofs-Holmin, A., 1983.** Influence of agricultural practices on earthworms (Lumbricidae). *Acta Agricult. Scand.* 33, 225-234.
- Lowe, C. N. et Butt, K. R., 1999.** Interspecific interactions between earthworms: a laboratory-based investigation. *Pedobiol.* 43, 808-817.
- Lowe, C. N. et Butt, K. R., 2002.** Growth of hatchling earthworms in the presence of adults: interactions in laboratory culture. *Biol. Fertil. Soils* 35, 204-209.
- Lowe, C. N. et Butt, K. R., 2005.** Culture techniques for soil dwelling earthworms: a review. *Pedobiol.* 49, 401-413.

- Makowski, D., Wallach, D. et Tremblay, M., 2002.** Using a Bayesian approach to parameter estimation; comparison of the GLUE and MCMC methods. *Agronomie* 22, 191-203.
- Mangold, O., 1951.** Experiments in analysis of the chemical senses of earthworms. I. Methods and procedure for leaves of plants. *Zool. Jb. (Physiol.)* 62, 441-512.
- 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, Paris VI, 206 pp.
- Mather, J. G. et Christensen, O., 1988.** Surface movements of earthworms in agricultural land. *Pedobiol.* 32, 399-405.
- Mayeux, V. et Savanne, D., 1996.** La faune, indicateur de la qualité des sols. Ademe, Direction Scientifique Service Recherche impacts et milieux, pp. 62.
- Meinhardt, U., 1974.** Comparative observations on the laboratory biology of endemic earthworm species, II Biology of bred species. *Z. Angew. Zool.* 61, 137-182.
- Mele, P. M. et Carter, M. R., 1999.** Impact of crop management factors in conservation tillage farming on earthworm density, age structure and species abundance in south-eastern Australia. *Soil Tillage Res.* 50, 1-10.
- Millenium Ecosystem Assessment, 2005.** Ecosystems and human well-being, Synthesis, Disponible sur <http://millenniumassessment.org/documents/document.356.aspx.pdf> (consulté en août 2008), 155 pp.
- Mitchell, M. J., 1983.** A simulation model of earthworm growth and population dynamics: application to organic waste conversion. In: Satchell, J. E. (eds), *Earthworm ecology - from Darwin to vermiculture*. Chapman and Hall, London, pp. 339-349.
- Monod, H., Naud, C. et Makowski, D., 2006.** Uncertainty and sensitivity analysis for crop models. In: Wallach, D., Makowski, D. et Jones, J. W. (eds), *Working with dynamic crop models*. Elsevier, Amsterdam, pp. 55-96.
- Moonen, A.-C. et Bàrberi, P., 2008.** Functional biodiversity: An agroecosystem approach. *Agr. Ecosyst. Environ.* 127, 7-21.
- Muramoto, J. et Werner, M. R., 2002.** Mustard powder vermifuge: an alternative to formalin expulsion method for earthworm sampling. *Edaphologia* 70, 7-11.
- Nair, G. A. et Bennour, S. A., 1998.** Cocoons and hatchlings of *Aporrectodea caliginosa* (Savigny 1826) (Oligochaeta : Lumbricidae) in Benghazi, Libya. *J. Arid. Environ.* 40, 459-466.
- Nair, G. A. et Premkumar, K., 2007.** Ecology and breeding biology of the earthworm *Allolobophora* (=Aporrectodea) *caliginosa trapezoides* (Savigny, 1826) (Oligochaeta: Lumbricidae) in Libya. In: (eds), *Perspectives in animal ecology and reproduction*, volume 4. Daya Publishing House, Delhi, India, pp. 307-327.
- Naud, C., Makowski, D. et Jeuffroy, M. H., 2007.** Application of an interacting particle filter to improve nitrogen nutrition index predictions for winter wheat. *Ecol. Model.* 207, 251-263.
- Noble, R. R. P., Harvey, S. G. et Sams, C. E., 2002.** Toxicity of indian mustard allyl isothiocyanate to masked chafer beetle larvae. *Plant Health Progr* DOI 10.1094/PHP-2002-0610-01-RS.
- Nordström, S. et Rundgren, S., 1972.** Methods of sampling lumbricids. *Oikos* 23, 344-352.
- Nordström, S. et Rundgren, S., 1974.** Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden. *Pedobiol.* 14, 1-27.

- Nuutinen, V., 1992.** Earthworm community response to tillage and residue management on different soil types in southern Finland. *Soil Tillage Res.* 23, 221-239.
- Nuutinen, V. et Haukka, J., 1990.** Conventional and organic cropping systems at Suitia. VII: Earthworms. *J. Agr. Sci. Finland* 62, 357-367.
- Paoletti, M. G., 1999.** The role of earthworms for assessment of sustainability and as bioindicators. *Agr. Ecosyst. Environ.* 74, 137-155.
- Parmelee, R. W. et Crossley, D. A. J., 1988.** Earthworm production and role in the nitrogen cycle of a no-tillage agroecosystem on the Georgia Piedmont. *Pedobiol.* 32, 351-361.
- Pelosi, C., Bertrand M., Makowski D. et Roger-Estrade J., 2008.** WORMDYN: A model of *Lumbricus terrestris* population dynamics in agricultural fields, *Ecol. Model.* Electronic version (DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2008.07.002).
- Perel, T. S., 1977.** Differences in lumbricid organization connected with ecological properties. In: Lohm, U. et Persson, T. (eds), *Soil organisms as components of ecosystems.* Ecol. Bull., Stockholm, pp. 56-63.
- Pérès, G., Cluzeau, D., Curmi, P. et Hallaire, V., 1998.** Earthworm activity and soil structure changes due to organic enrichments in vineyard systems. *Biol. Fertil. Soils* 27, 417-424.
- Pfiffner, L. et Mäder, P., 1998.** Effects of biodynamic, organic and conventional production systems on earthworm populations. *Biol. agric. Hort.* 15, 3-10.
- Phillipson, J. et Bolton, P. J., 1977.** Growth and cocoon production by *Allolobohora rosea* (Oligochaeta: Lumbricidae). *Pedobiol.* 17, 70-82.
- Phillipson, J., Abel, R., Steel, J. et Woodell, S. R. J., 1976.** Earthworms and the factors governing their distribution in a beechwood. *Pedobiol.* 16, 258-285.
- Potter, D. A., Bridges, B. L. et Gordon, F. C., 1985.** Effect of N fertilization on earthworm and microarthropod populations in Kentucky bluegrass turf. *Agron. J* 77, 367-372.
- Raw, F., 1959.** Estimating earthworm population by using formaline. *Nat.* 184, 1661-1662.
- Richards, S., Hewson, K., Moller, H., Wharton, D., Campbell, H., Benge, J. et Manhire, J., 2007.** Soil biota as indicators of soil quality in organic and integrated management kiwifruit orchards in New Zealand. *Acta Horticulturae* 627-632.
- Roark, J. H. et Dale, J. L., 1979.** The effect of turf fungicides on earthworms. *Ark. Acad. Sci. Proc.* 33, 71-74.
- Roger-Estrade, J., Richard, G., Caneill, J., Boizard, H., Coquet, Y., Défossez, P. et Manichon, H., 2004.** Morphological characterization of soil structure in tilled fields. From a diagnosis method to the modelling of structural changes in tilled soils over time. *Soil Tillage Res.* 79, 33-49.
- Römbke, J., Sousa, J. P., Schouten, T. et Riepert, F., 2006.** Monitoring of soil organisms: a set of standardized field methods proposed by ISO. *Eur. J. Soil Biol.* 42, 62-64.
- Satchell, J. E., 1955.** Some aspects of earthworm ecology. In: Mc Kevan, D. K. (eds), *Soil Zoology.* Butterworths, London, pp. 180-201.
- Satchell, J. E., 1967.** Lumbricidae. In: Burges, A. et Raw, F. (eds), *Soil Biology.* Academic Press, London, pp. 259-322.
- Satchell, J. E., 1969.** Methods of sampling earthworm populations. *Pedobiol.* 9, 20-25.
- Satchell, J. E., 1980.** 'r' worms and 'K' worms: a basis for classifying lumbricid earthworm strategies. In: Dindal, D. L. (eds), *Soil biology as related to land use practices.* Proc. 7th Intl

- Colloq. Soil Zool. Syracuse, Environmental Protection Agency, Washington D. C., pp. 848-854.
- Saussey, M., 1966.** Contribution à l'étude des phénomènes de diapause et de régénération caudale chez *Allolobophora icterica* (Savigny) (Oligochète Lombricien). *Mem. Soc. Linn. de Normandie, nouv. ser., sect. zool.* 3, mémoire n°1, pp. 1-158.
- Schaefer, M. et Schauermaun, J., 1990.** The soil fauna of beech forests: comparison between a mull and a moder soil. *Pedobiol.* 34, 299-314.
- Scheu, S., 2003.** Effects of earthworms on plant growth: patterns and perspectives. *Pedobiol.* 47, 846-856.
- Schmidt O., 2001.** Appraisal of the electrical octet method for estimating earthworm populations in arable land, *Ann. Appl. Biol.* 138, 231-241.
- Sims, R. W. et Gerard, B. M., 1999.** Earthworms. FSC Publications, London, 167 pp.
- Six, J., Feller, C., Denef, K., Ogle, S. M., Sa, J. C. d. M. et Albrecht, A., 2002.** Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils - effects of no-tillage. *Agronomie* 22, 755-775.
- Smeaton, T. C., Daly, A. N. et Cranwell, J. M., 2003.** Earthworm population responses to cultivation and irrigation in a South Australian soil. *Pedobiol.* 47, 379-385.
- Springett, J. A., 1981.** A new method for extracting earthworm from soil cores, with a comparaison of four commonly used methods for estimating earthworm populations. *Pedobiol.* 21, 217-222.
- Strudley, M. W., Green, T. R. et Ascough II, J. C., 2008.** Tillage effects on soil hydraulic properties in space and time: State of the science. *Soil Tillage Res.* 99, 4-48.
- Svendsen, T. S., Hansen, P. E., Sommer, C., Martinussen, T., Grønvold, J. et Holter, P., 2005.** Life history characteristics of *Lumbricus terrestris* and effects of the veterinary antiparasitic compounds ivermectin and fenbendazole. *Soil Biol. Biochem.* 37, 927-936.
- Tarrant, K. A., Field, S. A., Langton, S. D. et Hart, A. D. M., 1997.** Effects on earthworm populations of reducing pesticide use in arable crop rotations. *Soil Biol. Biochem.* 29, 657-661.
- Tebrügge, F. et Düring, R. A., 1999.** Reducing tillage intensity - a review of results from a long-term study in Germany. *Soil Tillage Res.* 53, 15-28.
- Terhivuo, J., 1982.** Relative efficiency of hand-sorting, formalin application and combination of both methods in extracting Lumbricidae from Finnish soils. *Pedobiol.* 23, 175-188.
- The Dow Chemical Company, 2006.** Product Safety Assessment, Isopropanol, 1-4.
- Tiedje, J. M., 1995.** Approaches to the comprehensive evaluation of Prokaryote diversity of a habitat. In: Allsop, D., Colwell, R. R. et Hawksworth, D. L. (eds), Microbial diversity and ecosystem function. UNEP/CAB International, Wallingford, U.K., pp. 73-82.
- Tiunov, A. V. et Scheu, S., 1999.** Microbial respiration, biomass, biovolume and nutrient status in burrow walls of *Lumbricus terrestris* L. (Lumbricidae). *Soil Biol. Biochem.* 31, 2039-2048.
- Tixier, P., Risède, J.-M., Dorel, M. et Malézieux, E., 2006.** Modelling population dynamics of banana plant-parasitic nematodes: A contribution to the design of sustainable cropping systems. *Ecol. Model.* 198, 321-331.
- Tomlin, A. D. et Miller, J. J., 1988.** Impact of ring-billed gull (*Larus delawarensis* Ord.) foraging on earthworm populations of southwestern Ontario agricultural soils. *Agr. Ecosyst. Environ.* 20, 165-173.

- Tondoh, E. J., 1998.** Démographie et fonctionnement des populations du ver de terre *Hyperiodrilus africanus* (Eudrilidae) dans une savane protégée du feu en moyenne Côte d'Ivoire. Thèse de Doctorat, Paris VI, 209 pp.
- Tondoh, J. E. et Lavelle, P., 2005.** Population dynamics of *Hyperiodrilus africanus* (Oligochaeta, Eudrilidae) in Ivory Coast. *J. Trop. Ecol.* 21, 493-500.
- Van Rhee, J. A. et Nathans, S., 1973.** Ecological aspects of earthworm populations in relation to weather conditions. *Rev. Ecol. Biol. Soil* 10, 523-533.
- Van Straalen, N. M., 1998.** Evaluation of bioindicator systems derived from soil arthropod communities. *Appl. Soil Ecol.* 9, 429-437.
- VandenBygaart, A. J., Protz, R., Tomlin, A. D. et Miller, J. J., 1999.** Tillage system effects on near-surface soil morphology: observations from the landscape to micro-scale in silt loam soils of southwestern Ontario. *Soil Tillage Res.* 51, 139-149.
- Vercesi, M. L., Krogh, P. H. et Holmstrup, M., 2006.** Can *Bacillus thuringiensis* (Bt) corn residues and Bt-corn plants affect life-history traits in the earthworm *Aporrectodea caliginosa*? *Appl. Soil Ecol.* 32, 180-187.
- Vilain, L., 2003.** La méthode IDEA, Indicateurs de durabilité des exploitations agricoles, Deuxième édition. Dijon, 151 pp.
- Wall, D. H., 2004.** Sustaining biodiversity and ecosystem services in soils and sediments. Island Press, Washington, USA, 275 pp.
- Wallach, D., 2006.** Evaluating crop models. In: Wallach, D., Makowski, D. et Jones, J. W. (eds), Working with dynamic crop models. Elsevier, Amsterdam, pp. 11-53.
- Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., van der Putten, W. H. et Wall, D. H., 2004.** Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304, 1629-1633.
- Whalen, J. K., 2004.** Spatial and temporal distribution of earthworm patches in corn field, hayfield and forest systems of southwestern Quebec, Canada. *Appl. Soil Ecol.* 27, 143-151.
- Whalen, J. K. et Parmelee, R. W., 1999.** Growth of *Aporrectodea tuberculata* (Eisen) and *Lumbricus terrestris* L. under laboratory and field conditions. *Pedobiol.* 43, 1-10.
- Whalen, J. K., Parmelee, R. W. et Edwards, C. A., 1998.** Population dynamics of earthworm communities in corn agroecosystems receiving organic or inorganic fertilizer amendments. *Biol. Fertil. Soils* 27, 400-407.
- Wyss, E. et Glasstetter, M., 1992.** Tillage treatments and earthworm distribution in a Swiss experimental corn field. *Soil Biol. Biochem.* 24, 1635-1639.
- Yeates, G. W., Bardgett, R. D., Cook, R., Hobbs, P. J., Bowling, P. J. et Potter, J. F., 1997.** Faunal and microbial diversity in three Welsh grassland soils under conventional and organic management regimes. *J. Appl. Ecol.* 34, 453-470.
- Zaborski, E. R., 2003.** Allyl isothiocyanate: an alternative chemical expellant for sampling earthworms. *Appl. Soil Ecol.* 22, 87-95.

Site internet :

http://www.nrri.umn.edu/worms/identification/ecology_groups.htm

Annexes

Annexe 1 - Clé d'identification des espèces de vers de terre (d'après Bouché, 1972 et Sims et Gerard, 1999).

Espèce	<i>Lumbricus terrestris</i> (<i>L. herculeus</i> pour Bouché, 1972)	<i>Aporrectodea giardi</i>	<i>Lumbricus castaneus</i>
Catégorie écologique	anécique	anécique, assez monotypique	épigé, assez monotypique
Diamètre	6-10 mm	5-7 mm	2-4 mm
Longueur	90-350 mm	150-250 mm	30-45 (70)
Poids	5-15 g	1,5-3,2 g	140-350 mg
Nombre de segments	(120) 140-155 (160)	183-203	(72) 85-90 (100)
Pigmentation	rouge-vineux, gradient dorsal antéro-postérieur (A/P) et dorso-ventral (D/V)	faiblement irisée brun-noir foncé avec gradients A/P et D/V	rouge vineux, gradients A/P et D/V
Forme	gros, aplatissement caudal	aplatissement clitellien et caudal	cylindrique avec aplatissement caudal
Soies	géménées, bien visibles	étroitement géménées	étroitement géménées
Prostomium	tanylobique	épilobique, fermé	tanylobique
Puberculum	33-36	32-34, forme de lunettes, avec 2 papilles en 32 et 34, débordant un peu en 31 et 35	(28) 29-32, forme de gouttière
Clitellum	32-37, orangé	forme de selle (26) 27-35 (36)	forme de selle (27) 28-33 (34)
Reproduction	obligatoirement biparentale, copulation à surface sol		obligatoirement biparentale, copulation surtout dans sol ou sous feuilles ou pierres
Pore mâle	15	en fente verticale, en 15	punctiforme en 15
Pores dorsaux	(7-8) 8-9	bien visibles, 1er en 11-12	bien visibles, 1er en 6-7 (rarement en 5-6 ou 7-8)

Espèce	<i>Allolobophora</i> ou <i>Aporrectodea rosea</i>	<i>Aporrectodea</i> <i>caliginosa</i> (<i>N.</i> <i>caliginosius</i> <i>caliginosus</i> , Bouché, 1972)	<i>Aporrectodea</i> <i>icterica</i>	<i>Allolobophora</i> <i>chlorotica</i>
Catégorie écologique	endogé (polymorphe)	endogé (polymorphe)	endogé, assez monotypique	endogé (polymorphe)
Diamètre	2-6 mm	3,5-7 mm	3-6 mm	3-7 mm
Longueur	25-85 mm	40-180 mm	50-140 mm	30-80 mm
Poids	150-280 mg	180-840 mg	700-980 mg	500-700 mg
Nombre de segments	(104) 120-140 (165)	120-246	(132) 150-170 (200)	80-138
Pigmentation	non pimenté, corps rose pâle à gris rosé, partie antérieure très rosée	non pigmenté corps gris-rose, partie antérieure rouge-rosée	sans, rosâtre à blanc	pigmentation verte ou rosée avec gradients A/P et D/V
Forme	assez fin, petit à moyen, enroulement post-mortem	aplatissement caudal	cylindrique avec aplatissement clitellien	cylindrique avec aplatissement clitellien faible
Soies	étroitement géminées	étroitement géminées (partie postérieure)	étroitement géminées	étroitement géminées
Prostomium	épilobique, fermé	épilobique, fermé	épilobique, fermé	épilobique
Puberculum	29-30 (31) en 2 bandelettes, élargissement puberculien	31-33, forme de lunettes	(30) 31-37, forme de gouttière	30-36, forme de bandelette, avec 3 paires de cupules ventrales, en 31, 33, 35
Clitellum	(25) 26-31 (33) partie ventrale aplatie; jaune clair, orange ou marron	27-34, forme de selle, gris-terne	forme de selle (27) 28-38 (39)	forme de selle 29-37
Reproduction	biparentale inconnue, apparemment parthénogénétique	obligatoirement biparentale, surtout dans sol, rarement à surface	inconnue, apparemment obligatoirement biparentale	obligatoirement biparentale, copulation dans sol
Pore mâle	en 15, rond avec point dedans	15	en fente verticale, en 15	en fente verticale, en 15
Pores dorsaux	4-5 (5-6), bien visibles	(9-10) 10-11 (parfois 11-12), bien visibles	bien visibles, 1er en 4-5	bien visibles, 1er en 4-5

Annexe 2 - Protocole d'identification des espèces de vers de terre

Pour identifier des vers contenus dans un échantillon, il faut commencer par séparer les vers en fonction de leur catégorie écologique, donc principalement de leur coloration. Cependant, les anéciques et les épigés peuvent avoir des couleurs similaires ou très proches.

Les anéciques sont des vers reconnaissables à leur grande taille et à leur coloration foncée. *L. terrestris* se reconnaît aisément car il est très coloré (rouge-vineux) et reste très trapu et solide dans le formol ; sa partie ventrale est jaunâtre. *A. giardi*, quant à lui, est plus long, plus étiré et sa coloration est plus grise (coloration plus marquée en partie antérieure pour les juvéniles). De plus, la partie antérieure est plus « pointue » alors que celle de *L. terrestris* est plus arrondie. Pour *A. giardi*, on constate un flétrissement du tégument et un enroulement du ver sur lui-même dans le formol plus important que pour *L. terrestris*.

Les endogés sont reconnaissables tout d'abord à leur absence de pigmentation ainsi qu'à leur petite taille. Ce sont des vers qui peuvent être rosés, blancs ou gris (couleur de la terre que contient leur intestin). *A. rosea* est plus petit et a un corps plus fragile qu'*A. caliginosa* ; son clitellum est souvent orangé et très élargi ; il a souvent la partie antérieure très rosée et le corps gris, qui s'enroule sur lui-même dans le formol ; l'épiderme fragile de ce ver a tendance à « se flétrir » dans le formol alors que celui de *A. caliginosa* reste plus rigide, avec un tégument résistant ; sur ce dernier, il y a une zone blanche juste après la tête (surtout visible chez les adultes). *A. rosea* a la partie antérieure plus arrondie qu'*A. caliginosa*, dont la partie antérieure est pointue et colorée en rouge à légèrement brun.

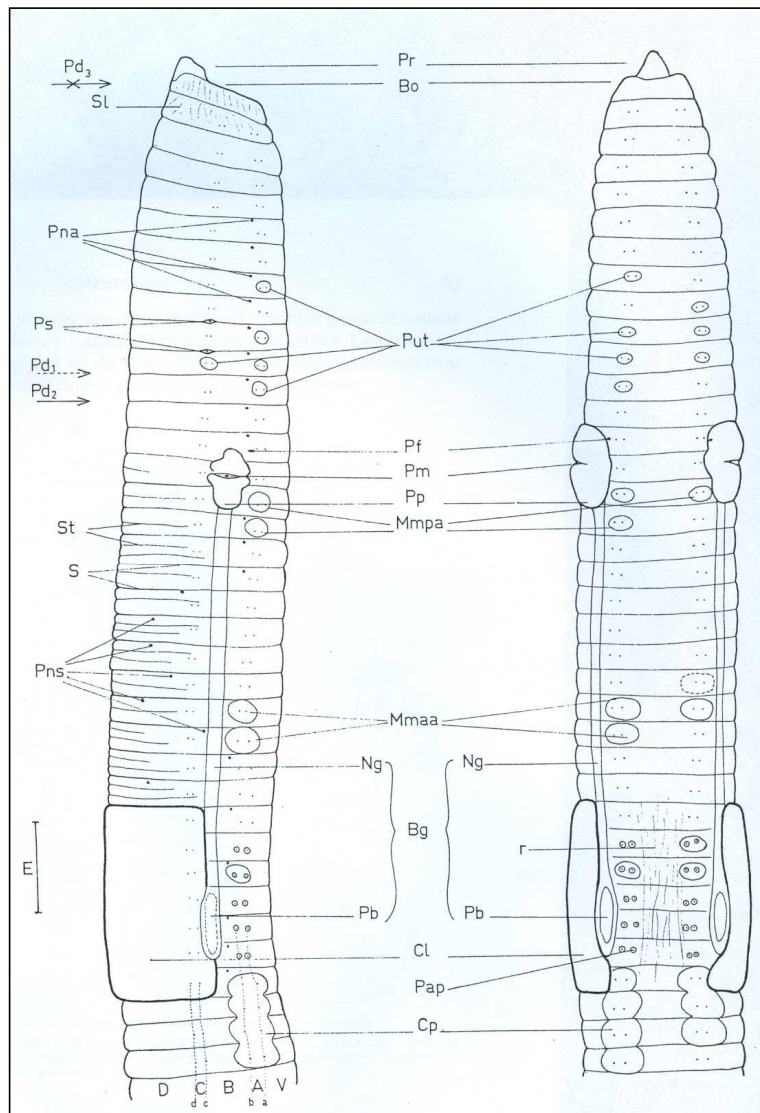
A. chlorotica est le vers le plus polymorphe ; il est souvent vert et trapu dans les parcelles de Grignon mais il peut être également rosé, long et fragile. Il est facilement reconnaissable à son *puberculum* particulier, avec trois petites pointes.

La partie antérieure d'*A. ictérica* est rose et ronde. Lorsqu'il est vivant, il est blanc à rose, avec des zones marron à grises (terre dans l'intestin). Il est plus rosé quand il est passé dans le formol. Son *puberculum* est très caractéristique puisqu'il forme une longue bande blanche verticale sur la partie ventrale.

Les épigés sont les moins couramment rencontrés en parcelles agricoles. Ils peuvent être confondus avec des anéciques juvéniles de part leur coloration foncée. Leur présence est souvent constatée lorsqu'on trouve un individu adulte. *L. castaneus* se conserve bien dans le formol. C'est un petit ver qu'on pourrait confondre avec un *L. terrestris* juvénile. Ce qui peut permettre de les différencier, c'est la coloration rouge-vineux de *L. castaneus* qui se poursuit jusqu'au bout de la queue alors que celle de *L. terrestris* s'arrête avant ; ce dernier a le bout de la queue plus jaunâtre.

Annexe 3 - Schéma des caractères externes d'un ver de terre (Bouché, 1972)

En vues latérale (à gauche) et ventrale (à droite). A, aire a ; a, ligne a ; B, aire b ; b, ligne b ; **Bo**, **bouche** ; Bg, bande génitale ; C, aire c ; c, ligne c ; **Cl**, **clitellum** ; cp, coussin puberculien ; D, aire d ; d, ligne d ; E, échelle de 1 cm ; Mm aa, mamelons antiarrhéniques ; Mm pa, mamelons périarrhéniques ; Ng, nervure génitale ; pap, papille puberculienne ; **Pb**, **puberculum** ; Pd, pores dorsaux, flèches conventionnelles pour : leur absence totale (Pd₃), le premier constamment visible (Pd₂) ou parfois visible (Pd₁) ; **Pf**, **pore femelle** ; **Pm**, **pore mâle** ; Pn, pores néphridiens alignés (Pn a), en solfège (Pn s) ; Pp, porophore ; **Pr**, **prostomium** ; Ps, spermatophores ; Put, pustules périthécales ; r, ride ; s, scissures ; Sl, sillon longitudinal ; St, sillons transversaux ; V, aire ventrale.



Annexe 4 - Photos des espèces rencontrées (Pelosi)

Lumbricus terrestris



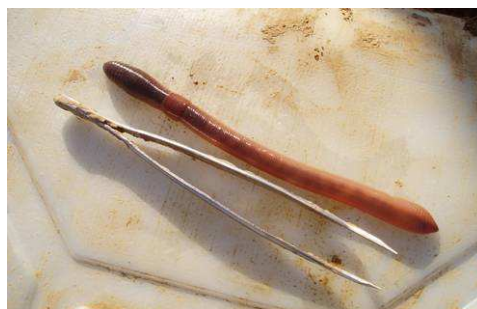
Vue ventrale d'un *L. terrestris*



Vue dorsale d'un *L. terrestris* adulte



Individus *L. terrestris*
adulte (à gauche) et juvéniles



Vue dorsale d'un *L. terrestris* adulte



Clitellum de *L. terrestris*



Puberculum de *L. terrestris*



Prostomium de *L. terrestris*

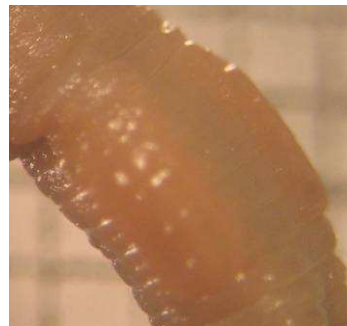
Aporrectodea giardi



Lumbricus castaneus



Vue latérale d'un *L. castaneus* adulte



Puberculum de *L. castaneus*



Prostomium de *L. castaneus*

Aporrectodea caliginosa



Vue dorsale d'un *A. caliginosa* adulte



Puberculum d' *A. caliginosa*

Aporrectodea rosea



Vue dorsale d'un
A. rosea adulte



Vue dorsale
d'un *A. rosea*
juvénile



Vue dorsale d'un
A. rosea adulte



Vue dorsale d'un
A. rosea juvénile



Puberculum d' *A. rosea*

Aporrectodea icterica



Vue latérale d'un
A. icterica adulte



Clitellum
d' *A. icterica*



Puberculum
d' *A. icterica*



Prostomium d'un
A. icterica

Allolobophora chlorotica



Vue latérale d'un
A. chlorotica adulte



Vue latérale d'un
A. chlorotica adulte



Puberculum d' *A. chlorotica*



Prostomium d' *A. chlorotica*

Annexe 5 - Liste des publications scientifiques et posters / communications

Publications scientifiques issues de la thèse :

- **C. Pelosi**, M. Bertrand, D. Makowski, J. Roger-Estrade. WORMDYN: A model of *Lumbricus terrestris* population dynamics in agricultural fields, *Ecological Modelling* (2008) doi : 10.1016/j.ecolmodel.2008.07.002.
- **C. Pelosi**, M. Bertrand, Y. Capowiez, H. Boizard, J. Roger-Estrade. Earthworm collection from agricultural fields: Comparisons of selected expellants in presence/absence of hand-sorting, *European Journal of Soil Biology* (2008) doi : 10.1016/j.ejsobi.2008.09.013.
- **C. Pelosi**, M. Bertrand, J. Roger-Estrade. Earthworm community structure in conventional, organic and no-tilled with living mulch cropping systems. Three-year assessment in a long-term field trial, *Agronomy for Sustainable Development*, accepté en août 2008, sous réserve de modifications.

Publications scientifiques issues du stage de Master (LEST, IRD Bondy) :

- E. Velasquez, **C. Pelosi**, D. Brunet, M. Grimaldi, M. Martins, A. C. Rendeiro, E. Barrios, P. Lavelle. This ped is my ped: Visual separation and nearinfrared spectra allow determination of the origins of soil macroaggregates, *Pedobiologia*, 51 (2007) 75-87.

Présentation à des Congrès

- **C. Pelosi**, M. Bertrand. Dynamique des populations de vers de terre, *Forum des Labos : Concevoir des systèmes agricoles innovants et durables*, Versailles, juin 2008 (communication orale).
- **C. Pelosi**, M. Bertrand, J. Roger-Estrade. Effet du travail du sol sur les populations lombriciennes, *9èmes Journées Nationales de l'Etude des Sols*, Angers, avril 2007 (communication orale).
- **C. Pelosi**, M. Bertrand, J. Roger-Estrade. Characteristics of earthworm population under various crop management systems, *IX Congress of the European Society for Agronomy*, Warsaw, 2006. Vol. 11, part III, 577-578 (poster).
- **C. Pelosi**, Y. Capowiez, M. Bertrand, J. Roger-Estrade. How to sample earthworm populations? A comparative study with three chemicals and two sample sizes, *The 8th International Symposium on Earthworm Ecology*, Krakow, 2006 (poster).

ABSTRACT

Modelling *Lumbricus terrestris* population dynamics in agricultural fields.

Contribution to the study of cropping system impacts on earthworm communities.

Earthworms, which represent a major component of soil macrofauna, are often presented as biodiversity and soil quality indicators. Moreover, they are deemed to be ecosystem engineers since they directly or indirectly impact the availability of resources to other species as plants and microorganisms. Earthworms play a central role in the ecological functioning of agroecosystems thanks to their contribution to processes influencing physical, chemical and biological soil components.

This work is aimed at understanding and modelling earthworm population dynamics in cultivated fields and to study the impact of cropping systems on earthworm communities. Our model, WORMDYN, is a stochastic stage-based Lefkovitch matrix model which accounts for vertical migrations and predicts *Lumbricus terrestris* dynamics in ploughed and superficially tilled plots (Grignon, France). In the model, the earthworm population is divided into four developmental stages (cocoons, juveniles, sub-adults, and adults) and life cycle parameters depend on soil temperature and water content which are the main factors influencing *L. terrestris* short-term dynamics. The model parameters were estimated from the available literature.

This study of *L. terrestris* population dynamics entailed many samplings in cultivated fields. However, various methods are classically used for earthworm samplings. We thus wanted to determine **the most suitable earthworm sampling method**, combining efficiency and manipulator safety. The first part of this work thus presents the comparison of three chemical expellants for earthworm sampling.

Then, **WORMDYN structure** is presented, as well as the comparison between model outputs and experimental data. A sensitivity analysis was carried out to identify the parameters which should be estimated with a higher precision in order to improve the predictive capabilities of the model.

Finally, to assess the **impact of cropping systems on earthworm communities**, data were collected in a long-term trial including three cropping systems: a conventional system, a “Direct seeding living Mulch-based Cropping system” and an organic system without fertilisation. Results were used to study **WORMDYN behaviour** in these situations and to get information to improve model performance.

Keywords: earthworm; cropping systems; population dynamics; *Lumbricus terrestris*; Lefkovitch matrix; sampling.

RÉSUMÉ

Modélisation de la dynamique d'une population de vers de terre *Lumbricus terrestris* au champ.

Contribution à l'étude de l'impact de systèmes de culture sur les communautés lombriciennes.

Les lombriciens représentent une composante majeure de la macrofaune du sol et sont souvent présentés comme bioindicateurs de la biodiversité et de la qualité du sol. Par ailleurs, ils sont des ingénieurs de l'écosystème car ils modifient directement ou indirectement la disponibilité des ressources pour d'autres organismes tels que les plantes et les microorganismes. Ils ont un rôle important dans les agrosystèmes car ils participent aux processus qui influencent les composantes physique, chimique et biologique du sol.

L'enjeu majeur de ce travail est de comprendre et de modéliser l'évolution des populations de lombriciens dans un champ cultivé et d'étudier l'impact de certains systèmes de culture sur les communautés lombriciennes. L'outil que nous avons mis en place, **WORMDYN** est un modèle stochastique de dynamique des populations basé sur un modèle matriciel et structuré en classes de stades de développement (cocons, juvéniles, sub-adultes et adultes). Il prédit l'évolution des populations du ver *L. terrestris* dans des parcelles labourées et dans des parcelles travaillées superficiellement. Les paramètres de ce modèle, estimés en partie grâce à des données issues de la littérature, dépendent de la température et de l'humidité du sol qui sont les facteurs clés influençant la dynamique à court terme de cette espèce de vers de terre.

Ce travail de thèse comporte une première partie méthodologique. L'étude de la dynamique des populations lombriciennes a nécessité un nombre important de prélèvements en champ cultivé. Or, diverses méthodes sont classiquement utilisées pour l'échantillonnage des lombriciens. Nous avons donc cherché à déterminer la **méthode de prélèvement la plus adéquate**, c'est-à-dire alliant efficacité et sécurité du manipulateur. Une première partie est donc consacrée à l'étude et à la comparaison de trois produits chimiques utilisés pour le prélèvement des lombriciens.

Dans un deuxième temps, la thèse présente la **structure du modèle WORMDYN**. La capacité du modèle à représenter la réalité est testée en confrontant les sorties aux mesures faites en parcelles expérimentales. Une analyse de sensibilité désigne les paramètres influençant fortement les sorties du modèle et met ainsi en évidence des pistes d'amélioration possibles.

Enfin, dans le but de discuter des **impacts de systèmes de culture sur les communautés lombriciennes**, nous avons récolté des données sur un essai de longue durée comprenant trois systèmes : biologique, conventionnel et un système sous couvert végétal permanent. Par ailleurs, les résultats nous permettent d'**étudier le comportement de WORMDYN** dans d'autres situations et de dégager des pistes d'amélioration du modèle.

Mots-clés : vers de terre ; systèmes de culture ; dynamique des populations ; matrice de Lefkovitch ; *Lumbricus terrestris* ; échantillonnage.