

Nathanaël ALMEIDA STREVELER

Rapport de stage

Mesure des effets de la préparation mécanisée du sol en contexte forestier sur les communautés de macrofaune du sol



Stage réalisé au laboratoire ECODIV EA 1499/USC- Université de Rouen Normandie- INRAE

Du 15/05 au 28/06/2024

Maître de stage : Pierre GANAULT

Tuteur universitaire : Ludovic HENNERON

Année Universitaire 2023-2024

Master 1 en Gestion de l'Environnement, Parcours Ecologie et Gestions des Ecosystèmes terrestres

Résumé

Lors de ce rapport de stage, j'ai réalisé des prélèvements de macrofaune du sol sur une parcelle forestière, où l'effet de différentes préparations mécanisées du sol sont testées. J'ai ensuite identifié les Lumbricidés présents dans les échantillons, et puis réalisé des analyses de cooccurrence au sein des communautés de vers de terre, et ce en comparant les différentes modalités. Pour cela, j'ai comparé les c-score des communautés à des matrices de communautés générées sous modèle nul. J'ai également utilisé un modèle probabiliste montrant les associations positives ou négatives au sein des 12 espèces de vers de terre présentes sur le site. Les résultats ont montré une cooccurrence significativement plus haute que le modèle nul pour les modalités sans préparation mécanisée du sol ou avec une préparation de faible intensité. Les analyses ont également mis en évidence la présence d'association positive au sein des espèces présentes, entre *Lumbricus rubellus* (Hoffmeister, 1843) et *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826). En conclusion je propose différentes hypothèses permettant d'expliquer les résultats obtenus.

Mots clés : Vers de terre, cooccurrence, préparation mécanisée du sol, c-score, modèle probabiliste

Sommaire

Table des matières

Résumé	i
Sommaire	ii
Introduction	1
La préparation mécanisée du sol	1
Les communautés de vers de terre	3
Les vers de terre	3
Assemblages des communautés	4
La cooccurrence	5
Mission et objectif	6
Hypothèse	6
Le site Castor	7
Présentation du plan	7
Matériel et Méthode	7
Site d'étude	7
Préparation mécanisée du sol	8
Echantillonnage	8
Identification	9
Traitement statistique	9
C-score (historique et application)	9
Modèle probabiliste de Veech	12
Analyse multivariée	14
Résultats	14
Analyse Multivariée	15
Modèle nul	16
Modèle probabiliste	16
Discussion	17
Analyse multivariée	17
Modèle nul	17
Modèle probabiliste	18
Différence des résultats entre méthodes	19

Niches des espèces et limites du protocole	19
L'espace occupé par une population de Lumbricidés	19
Les facteurs expliquant les distributions.....	20
Critique de la méthodologie.....	20
Conclusion	20
Perspectives.....	21
Bilan personnel	22
Bibliographie.....	23
Webographie	xxv
Annexe	i

Introduction

La forêt couvre 31% du territoire (developpement-durable.gouv), et est d'un grand intérêt écologique, par la fourniture d'habitat et de ressources pour les espèces. Elle est également une source importante de revenu pour la France. En 2018, la filière bois avait produit à hauteur de 49,3 milliards d'euros, et sa valeur ajoutée était de 17,3 milliards d'euros, soit 0,9% du PIB (developpement-durable.gouv). Les forêts françaises mais plus généralement les forêts d'Europe occidentale, subissent des pressions affectant les différents services écosystémiques qu'elles fournissent (Lettre Ademe N°28). La production de bois doit être maintenue, voire accrue, pour augmenter la part d'énergie renouvelable en France. En même temps, les autres systèmes écosystémiques doivent être préservés malgré l'exploitation : la captation du carbone, la régulation de la température, le support de la biodiversité, etc. Ces services, déjà mis à mal par les changements globaux, peuvent être dégradés davantage par la gestion forestière intensive (Lettre Ademe n°28). Un des enjeux aujourd'hui est de favoriser le succès de croissance de jeunes pousses, se développant sur des sols tassés ou peu adaptés à la sylviculture (Grandjean et Macaire, 2009).

La préparation mécanisée du sol

Dans ce but, le recours à la préparation mécanisée du sol (PMS) est utilisée pour améliorer la pousse des arbrisseaux (Grandjean et Macaire, 2009). La préparation mécanisée du sol est le travail du sol, dont les objectifs sont de limiter la compétition des plantes et d'offrir de meilleures conditions au développement des jeunes pousses. Il y a plusieurs situations pour lesquelles l'utilisation de PMS a déjà faits ses preuves. La première est une trop forte présence de végétation compétitrice. Dans ce cas, celle-ci est arrachée, et la litière contenant sa banque de graines est déplacée loin du plant (Löf et al, 2012). Le second cas concerne les sols engorgés en eau. La terre peut être ici travaillée pour former un monticule d'environ 30 centimètres, entouré de petits drains dans lesquels l'eau peut s'accumuler sans noyer les racines (Löf et al, 2012, Vast et al, 2020). La troisième situation concerne les sols à faible réserve hydrique. La PMS va augmenter l'infiltration de l'eau dans le sol et faire pousser les racines plus en profondeur, pour pouvoir augmenter l'eau captée par la plante (Löf et al, 2012). Enfin, sur des sols tassés, la PMS décompacte le sol et augmente la croissance verticale et horizontale des racines (Vast et al, 2020, Dassot et Collet, 2021). Elle peut éviter aux plants de végéter pendant des années à cause du faible développement racinaire (Grandjean et Macaire, 2009).

La PMS peut être utilisée pour de la régénération artificielle de parcelle mises à nu, ou pour aider une régénération naturelle à démarrer (Löf et al, 2012). Les modalités peuvent être en lignes, à l'aide d'une dent de sous-solage (régulièrement fait en montagne), (Wehrle, 2009). Elles peuvent également être en potets de généralement quelques mètres carrés répétés pour chaque plant, ou sur une plus grande surface, en placeaux, de 10 m² par exemple, où plusieurs arbres sont plantés (fig 1) (Wehrle, 2009, Löf et al, 2012, Vast et al, 2020).

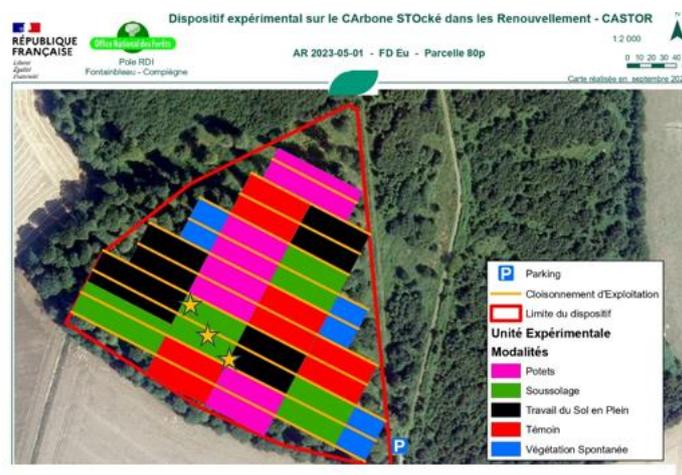
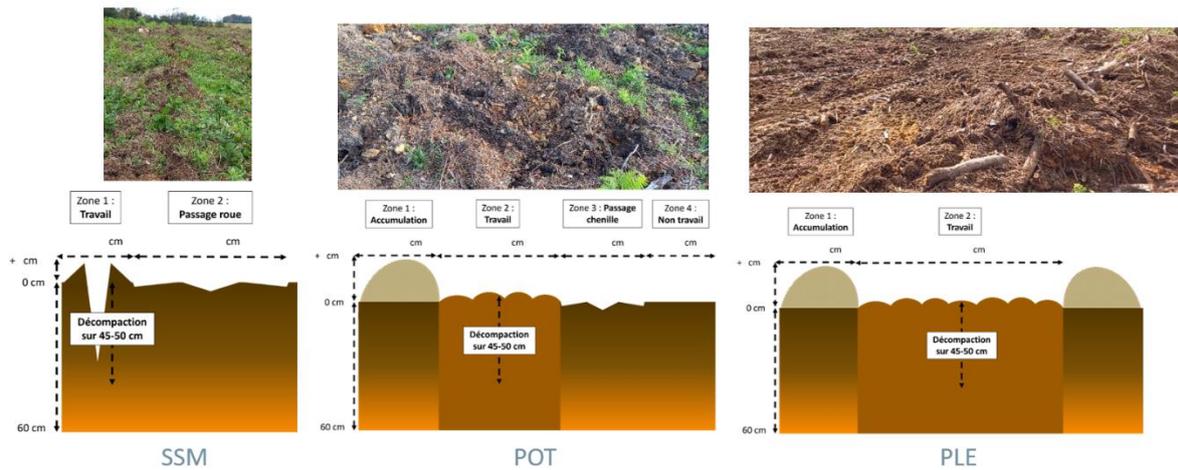


Fig 1 : Schéma de trois exemples de PMS représentatives des pratiques en forêt. Ce sont les 3 modalités qui sont réalisées sur le site d'étude. Les trois modalités sont le sous solage manuel, le travail en potet, et le travail en plein. En dessous, plan du site Castor, ainsi que des différentes modalités de PMS appliquées. Les triangles noirs représentent les zones travaillées. Les étoiles représentent des exemples de points d'échantillonnages de la macrofaune (Lucas Poullard, Copil 2024).

La PMS a des effets sur le sol qui sont variables, elle augmente souvent l'évaporation du sol et améliore l'infiltration de l'eau (Prévost, 1992). Elle entraîne également une hausse de la température du sol par l'augmentation du rayonnement solaire, et l'enlèvement des couches isolantes (Prévost, 1992). Les travaux sur sols compactés permettent généralement de ramener la structure des zones plantées à des niveaux favorables au développement des arbres (Vast et al, 2020), même si parfois, les effets sur la croissance des plants peuvent être délétère, notamment si une semelle de labour se forme en profondeur (Grandjean et Macaire, 2009). Les effets de la PMS sont fortement variables en fonction du contexte pédoclimatique, du type de préparation et de son intensité (Prévost, 1992, Wehrle, 2009, Löff et al, 2012).

La rentabilité économique des méthodes est atteinte, grâce aux grands taux de survie des plants, surtout en milieu contraignants (Wehrle, 2009, Löff et al, 2012). Cependant, la PMS n'a pas d'effet que sur les plantes, mais aussi sur le milieu qu'elles occupent.

Pour ce qui est du stockage de carbone, les études ont initialement mesuré le stock de carbone organique dans les zones travaillées (Löff et al, 2012). Ce n'est que récemment que des mesures ont été faites à l'échelle de toute la parcelle, en prenant en compte les zones où les horizons de surface ont été accumulés (Quibel, 2020), montrant un déplacement des stocks sur les zones d'accumulations, plutôt qu'une baisse générale du carbone organique du sol. L'impact de la préparation sur le compartiment biologique du sol est lui peu étudié. Une étude décrit les changements dans les communautés de carabes au sein de parcelles forestières coupées avec ou sans PMS. Celle-ci montre que les populations de carabes, et les généralistes plus particulièrement, ne subissent pas d'effet significatif de la PMS (Koivula et Niemelä, 2003). Des études d'agronomie montrent l'impact négatif du labour sur l'abondance des organismes édaphiques, et plus particulièrement sur la macrofaune (Briones et Schmidt, 2017, Demetrio, 2022, Okwakol, 1994). Cependant, les connaissances scientifiques des effets des PMS sur la biodiversité sont limitées, il n'y a peu ou pas de publications sur le sujet.

Les communautés de vers de terre

Les vers de terre

Les Lumbricidés sont la famille représentant la biomasse animale la plus importante sur les continents. Il en a été identifié près de 250 espèces, dont 19 sont communes en Europe (Gobat, 1998). Selon (Bouché, 1972), il existe 3 catégories de Lumbricidés. Les épigés, des petites espèces qui vivent en surface, liés à la litière et qui se déplacent rapidement. Les anéciques, les vers tunneliers qui font leurs galeries verticalement dans le sol ; et les endogés, qui restent en profondeur dans le sol. Ces catégories ont été revues, et il a été montré que dans les faits la plupart des espèces ont des comportements qui appartiennent à plusieurs de ces catégories, créant ainsi les catégories des épi-anéciques, endo-anéciques, épi-endogés, et épi-endo-anéciques (Gotinelli, 2020). Ces différentes catégories, étant donné leurs anatomies et leurs comportements, ne vont pas réagir de la même façon aux perturbations du milieu (Briones et Schmidt, 2017). Ils forment un groupe avec un impact très fort sur le sol, notamment en augmentant sa porosité, et en brassant la terre entre la profondeur et la surface, par la bioturbation (Gobat et al, 1998). Les populations varient de 100 individus/m² à plus de 1000 individus/m². En forêt la biomasse de lumbricidés est très grossièrement d'une demi-tonne, et de 100 ou 200 individus par hectare (Lavelle and Spain, 2001). Des communautés de vers différentes modifient la vitesse de recyclage de la matière organique, la structure du sol, et sont une étape cruciale dans la dégradation de la matière organique fraîche (Gobat et al, 1998). Des communautés qui varient, notamment en fonction des catégories des vers, n'auront pas la même réponse aux évolutions du sol, à son utilisation, et aux perturbations qu'il subit (Briones et Schmidt, 2017). Ainsi, l'étude de ces communautés permet de comprendre plusieurs dynamiques qui ont ou auront lieu dans le sol.

Assemblages des communautés

Une communauté est un assemblage d'espèces qui coexistent ensemble dans le temps et l'espace. L'objectif de l'écologie des communautés est de comprendre la manière dont les groupes d'espèces sont distribués, et la manière dont ils peuvent être influencés par les facteurs environnementaux et par les interactions au sein de ces groupes (Begon et al, 2021). Dans un même milieu, deux espèces d'une même communauté peuvent cohabiter si leurs niches ne se recouvrent pas entièrement, et diffèrent par au moins un paramètre (ressources utilisées, lieu/période d'activité, etc.), (Gobat et al, 1998). Si deux espèces ont exactement la même niche au sein d'un même milieu, elles seront en compétition qui peut mener à l'exclusion d'une des espèces (Gobat et al, 1998).

Les espèces formant les communautés peuvent être vues comme ayant passé une série de filtres : celui des contraintes de dispersion, des contraintes environnementales, et des dynamiques internes d'interactions (Belyea et Lancaster, 1999). Pour ce qui est des vers de terre, des filtres structurant les communautés, adaptés à ce groupe, ont été proposés par (Decaëns et al, 2008). Le premier filtre est l'historique biogéographique, les événements passés qui expliquent la composition de la faune de la région. Dans notre contexte, le pool d'espèce de Normandie est plus faible que dans le Sud de la France, car les espèces ont dû recoloniser le Nord suite à la fonte des glaces de la fin de la dernière glaciation, alors que le Sud n'a pas ou peu eu de glacier sur son sol (Bouché, 1972, Mathieu et Davies, 2014). Le deuxième filtre est les conditions abiotiques qui s'appliquent sur le sol à l'échelle du paysage, c'est-à-dire le microclimat et les propriétés du sol. Les espèces qui ne sont pas adaptées aux conditions du sol sont filtrées hors de la communauté. Le troisième filtre est l'utilisation des terres, qui affecte la production de litière, crée des régimes de perturbations et change la végétation. Le quatrième filtre est l'interaction interspécifique au sein du milieu, plus précisément la compétition. Le dernier filtre est encore la compétition, mais qui cette fois agit au sein d'un assemblage d'espèce à petite échelle. La répartition des vers de terre dans un milieu n'étant pas homogène, des espèces peuvent avoir des interactions dans certains patch du sol, qu'elles n'auront pas à un autre endroit. Ces 5 filtres permettent de passer du « *total species pool* » au « *actual species pool* », décrit par Decaëns (fig 2).

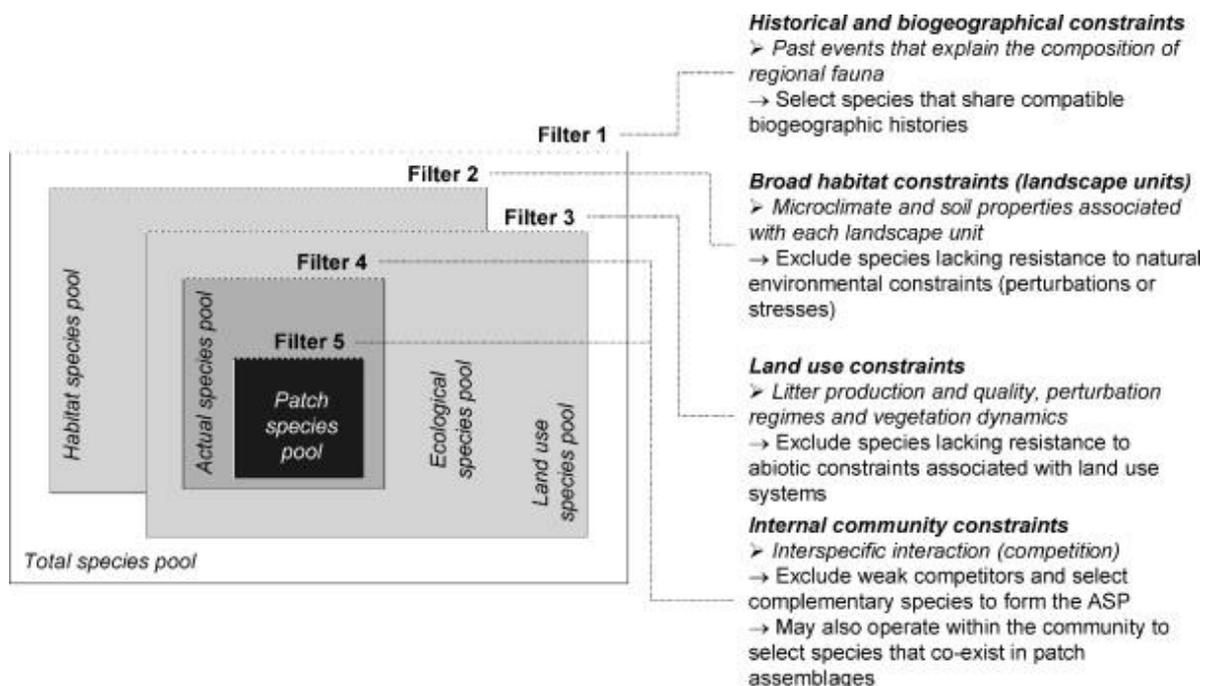


Fig 2: Représentation schématique des interactions entre pool d'espèces, et des filtres environnementaux qui agissent sur les assemblages de communautés de vers de terre. Les boîtes représentent les différents pools d'espèces. Pour chaque filtre environnemental, la contrainte correspondante est explicitée, ainsi que les processus impliqués dans le filtrage des espèces (Decaëns et al, 2008).

Les règles d'assemblages des communautés ont été le sujet de débats importants en écologie des communautés, notamment pour savoir si la compétition interspécifique structure les communautés, et si la distribution géographique seule permet de le montrer (Diamond, 1975, Connor et Simberloff, 1979, Gotelli, 2001, Connor et al, 2013).

La cooccurrence

Pour ce qui est des vers de terre, l'objectif de la plupart des études est de déterminer le ou les processus qui structurent la communauté de Lumbricidés. Il peut s'agir comme décrit plus haut dans les filtres environnementaux des contraintes abiotiques, de l'utilisation du sol, de la compétition à moyenne ou petite échelle. Pour tester ces processus, une solution est d'analyser la cooccurrence des espèces. La cooccurrence en écologie est le fait que des espèces partagent en un point la même niche spatiale et temporelle. Les études de cooccurrence analysent la manière de cooccurrencer, et la fréquence de cooccurrence des espèces. Ceci permet de mettre en évidence de possibles interactions interspécifiques, même si les interprétations écologiques sont difficiles à faire, et encore plus en écologie du sol (Decaëns et al, 2008, Connor et al, 2013). Pour étudier la cooccurrence des espèces de vers de terre au sein des communautés, les modèles nuls sont beaucoup utilisés. Un modèle nul est une méthode de création de matrices de communautés. À partir de notre communauté observée, on crée une matrice binaire de présence-absence (1/0). Le modèle nul va permettre de créer des matrices de présence-absence remplies aléatoirement, dont les dimensions (nombre de points d'échantillon et nombre d'espèces présentes) sont les mêmes que

dans notre communauté observée. Dans chaque matrice générée, les espèces se répartissent aléatoirement parmi les sites, sans tenir compte des espèces déjà présentes. Ce principe permet de créer artificiellement des communautés dans lesquels il n'y a pas d'interaction interspécifique. Cette méthode permet donc de comparer la communauté observée à des communautés où le filtre de la compétition n'a pas d'effet. Le modèle nul suit la théorie des filtres (Belyea et Lancaster, 1999), et permet de vérifier l'importance du dernier filtre, celui de la compétition. Plus récemment, des modèles probabilistes ont vu le jour (Veech, 2013), permettant des mesures de la cooccurrence de façon différente. Le modèle probabiliste est utilisé pour montrer des associations positives, négatives, ou aléatoires entre deux espèces. Pour cela, on utilise le nombre d'occurrence de chaque espèce, le nombre de sites, et le nombre de cooccurrence, pour calculer les probabilités de cooccurrence et les comparer au nombre de cooccurrence observé.

Mission et objectif

J'ai effectué mon stage au laboratoire ECODIV, décrit en annexe 1. Ma mission lors de ce stage a été d'étudier la réponse des communautés de macrofaune du sol à différentes PMS, et plus précisément d'étudier les mécanismes d'assemblage des espèces de vers de terre. J'ai participé à la troisième phase d'échantillonnage sur le terrain, et trié les échantillons pour récupérer la macrofaune. Puis effectué deux phases d'échantillonnage qui seront décrites plus bas, une phase généraliste pour toute la macrofaune, puis une identification à l'espèce pour les lumbricidés. J'ai ensuite mis en forme les données, et fait quelques analyses de base, ainsi que des analyses de cooccurrence. J'ai discuté des résultats et proposé des interprétations de ceux-ci.

Hypothèse

La PMS perturbe le sol, et modifie sa structure. Au vu de la forte présence des vers de terre dans les sols (Gobat et al, 1998), de leur sensibilité aux perturbations (Briones et Schmidt, 2017), et du changement dans leurs assemblages sous la pression du labour (Briones et Schmidt, 2017); on peut penser que la PMS a un effet sur l'assemblage des communautés de Lumbricidés. En se basant sur la théorie des filtres et les études sur le sujet (Tiho et Josens, 2007, Decaëns, 2008), les communautés de vers de terre sont structurées par la compétition interspécifique. Cependant, le travail du sol est une perturbation forte qui correspond au filtre s'appliquant avant celui de la compétition, l'utilisation du sol. Ce filtre peut donc devenir plus important, voire le plus structurant, dans les assemblages des communautés. Pour la production de mon rapport de stage, j'ai pris l'hypothèse que sur la parcelle sans PMS, la communauté de vers de terre est structurée par la compétition interspécifique, et sera marquée par une faible cooccurrence des espèces. Avec une intensité grandissante de la PMS, la compétition interspécifique va disparaître, ce qui sera montré par une augmentation progressive de la cooccurrence. L'hypothèse subsidiaire est qu'un changement au sein des communautés va être observé en fonction des modalités de PMS.

Le site Castor

Le projet CASTOR étudie le comportement du carbone stocké dans les sols lors de la reconstitution des peuplements forestiers par plantation avec préparation mécanisée. C'est un projet qui est piloté par l'ONF et financé par l'ADEME, dont l'objectif est de tester les effets des PMS sur les sols forestiers, en termes de stockage et flux de carbone, de fertilité à long terme, de biodiversité, et de fonctionnement biologique. L'avantage du projet CASTOR par rapport à d'autres études (Capsol, Collet et al, 2020) est l'échantillonnage à T0 réalisé avant la PMS, qui peut rarement être fait sur ce type de projet, et la comparaison de 3 types communs de PMS par rapport à un témoin sans PMS et à des parcelles laissées intactes pour la mise en place d'une végétation spontanée (fig1). L'objectif de l'étude menée par mon maître de stage est d'identifier les trajectoires dynamiques de la macrofaune du sol en réponses aux différentes modalités de PMS.

Présentation du plan

Mon rapport de stage est structuré en cinq grandes parties. L'introduction, ci-dessus, qui décrit le contexte de mon stage. Le Matériel et méthode, dans lequel je décris le site CASTOR, sa situation, son contexte pédoclimatique, son historique, et les PMS qu'il a subi. Puis je présente la méthode d'échantillonnage et d'identification de la macrofaune qui a été faite. Enfin, j'explique les différents traitements statistiques qui sont utilisés, pour arriver à ma partie Résultats. Dans celle-ci, je montre les résultats de l'analyse par modèle nul, par modèle probabiliste, et mon analyse multivariée. Enfin, je discute des résultats obtenus, qui sont différents en fonction des méthodes utilisées, et qui montrent des aspects différents de la communauté de vers de terre observée. Enfin, j'interprète ces résultats, en lien avec ceux existants dans la littérature scientifique, et avec les limites du protocole pour ce genre d'analyse. Puis j'annonce ce dont j'aurais besoin comme données et calculs pour faire rendre mes interprétations plus solides. Je conclus enfin sur l'étude menée. En dernière partie, je fais le bilan personnel du stage que j'ai mené, ce qu'il m'a permis de comprendre, et ce sur quoi j'ai pu m'améliorer.

Matériel et Méthode

Site d'étude

Le site d'étude se situe dans la forêt d'Eu (parcelle 80p), à Melleville. Avant l'étude, le site accueillait un peuplement de hêtres de 150 ans. En 2017, celui-ci a été coupé, et une régénération naturelle mise en place. Lors d'une régénération naturelle, la parcelle est rasée, sauf quelques arbres bien portants, qui servent de semenciers pour qu'une nouvelle génération pousse à partir des faînes. En 2019, les jeunes plants qui avaient 2 ans ont été tués par le gel. La régénération a donc échoué, et la végétation concurrente avait alors déjà pris le dessus, empêchant les hêtres juvéniles de pousser. Le site a alors été utilisé comme terrain expérimental pour tester l'effet de différentes PMS sur le stockage du carbone et le compartiment biologique du sol.

Sur place, un dispositif expérimental a été fait : trois modalités de renouvellement forestier avec PMS, et deux sans PMS (fig1). La préparation du sol a été faite en automne 2023, les arbres ont été plantés début 2024. Plusieurs études sont réalisées en parallèles sur le site : respiration microbienne, structure du sol, végétation. La macrofaune, elle, a été échantillonnée avant, après la PMS, et après la plantation. Le site compte 19 placettes, dont la taille est variable mais dont la plupart font 35x55 mètres. Chaque modalité est représentée par quatre placettes, sauf la modalité de végétation spontanée, qui n'en a que trois. Les placettes de chaque modalités sont réparties de façon hétérogène sur le site.

Préparation mécanisée du sol

Les différentes modalités sont standardisées et diffèrent par l'intensité de la PMS, en fonction de l'outil utilisé et de la surface de sol travaillée. La première modalité est la végétation spontanée (VS), où aucun arbre n'a été planté et où le sol est resté intact. La deuxième modalité est le témoin (T), où les arbres ont été plantés à la bêche sans préparation du sol. La modalité suivante est le sous-solage en ligne, ou sous-soleur manuel (SSM), ou un sous-soleur avec deux ailettes a été tiré par un tracteur, sur plusieurs lignes le long de la parcelle, à une profondeur de 45 centimètres. L'objectif de celui-ci est de fracturer la terre pour faciliter la croissance des racines sans mélanger les horizons. La modalité suivante est le potet (PT). Dans celle-ci, on utilise une minipelle sur chenilles en caoutchouc, équipée d'un sous-soleur multifonction. L'outil permet en théorie de fracturer le sol sans retourner les horizons et sans les malaxer. Il est composé d'un peigne de 60 centimètres de large, et d'une dent de sous-solage de 60 centimètres de haut, avec deux ailettes, et un obus de sous-solage à l'extrémité de la dent. Pour l'étude, il a été demandé à l'opérateur de limiter la profondeur du travail à 45 centimètres pour avoir la même profondeur sur toutes les modalités. Pour la réalisation d'un potet, l'opérateur utilise le peigne pour enlever les rémanents et racler la végétation et les horizons humifères. Puis il réalise 3 passes avec la dent, une première, puis deux de part et d'autre. L'arbre est planté au milieu. Enfin pour la modalité du travail en plein (PL), la placette a été entièrement travaillée avec le sous-soleur multifonction. La végétation et l'horizon organique a été mis sur le côté de la placette sous forme d'andains.

Echantillonnage

Il y a eu jusqu'à maintenant 3 phases d'échantillonnages. J'ai été présent lors de la dernière au printemps (T2). Le prélèvement a été réalisé le 16 avril 2024, de sorte que l'humidité du sol soit encore suffisante pour que la macrofaune n'ait pas migré en profondeur. La répartition des points d'échantillonnages est la suivante : lors du T0, la PMS n'avait pas encore été faite, et un point d'échantillonnage a été réalisé au centre de chaque future parcelle (fig1). Pour le T1, et le T2, trois points d'échantillonnages ont été faits dans chaque parcelle selon une diagonale Nord-Est/Sud-Ouest. A chaque date, l'échantillonnage a été fait selon la méthode standardisée TSBF (Anderson & Ingram 1994). Sur chaque point d'échantillonnage, la litière a d'abord été prélevée. Pour cela, un cadre de bois de 25cm par 25cm a été posé au sol sur une zone considérée comme représentative de la végétation de la parcelle. La litière végétale (horizon OL et OF) et la

végétation présente dans le cadre a d'abord été récupérée et placée dans un sac plastique. Les arbres ayant été coupés il y a 7 ans, la litière forestière n'existait plus et le sol était majoritairement occupé par des herbacées. Une fois l'horizon organique prélevé, un couteau à pain a été utilisé pour découper l'horizon A dans le cadre. Le monolithe de sol ainsi délimité a été prélevé à la bêche en suivant le découpage du couteau, sur une profondeur de 15 centimètres et immédiatement mis dans un sac plastique. Les sacs plastiques contenant les échantillons ont été stockés en chambre froide à 4°C. Pendant les 10 jours qui ont suivis, la macrofaune a été extraite des échantillons. Le tri s'est fait à la main et à l'œil nu, et ont été récupérés les arachnides, les isopodes, les gastropodes, les coléoptères, diptères, formicidés, myriapodes, et lombricidés. Les individus visibles à l'œil nu mais étant considérés comme de la mésofaune selon (Gobat et al, 1998) comme les grands enchytréides et collemboles, n'ont pas été pris. Les individus ont été conservés dans de l'éthanol à 70%.

Identification

L'identification s'est faite en 2 phases. La première a été une identification générale à l'aide du logiciel Biigle. Biigle est un logiciel en développement, dont l'objectif à terme est d'identifier la macrofaune du sol automatiquement à l'aide d'une intelligence artificielle (Potapov et al 2022). Actuellement le programme de reconnaissance a besoin de photos déjà identifiées pour être entraîné. La première partie de l'identification a été de prendre en photo la macrofaune de chaque échantillon, puis de mettre les photos sur Biigle, de détourner chaque individu, puis de l'identifier à la Classe ou l'Ordre. L'avantage de cette méthode, est de pouvoir produire en direct un tableau contenant une ligne par individus avec une assignation taxonomique et un polygone dont on peut extraire une taille en pixel. Il a ainsi été possible d'obtenir rapidement la surface de tous les individus et donc les masses individuelles, afin d'étudier les variations des traits des taxons. C'est ce qui a été fait par ma camarade Céleste Rousseau qui est stagiaire avec moi.

Pour la deuxième phase, l'identification a été poussée jusqu'à l'espèce pour les vers de terre. L'identification a été faite avec la clé d'identification des lombricidés de France (Hedde). Il est à noter que pour le moment, seul les Lumbricidés du T2 ont été identifiés. Les individus des autres relevés seront identifiés après le rendu du présent rapport, et les résultats comparant toutes les phases d'échantillonnages ne pourront pas être présentés ici.

Traitement statistique

C-score (historique et application)

Le « *checker-score* », ou c-score est un indice mesurant la ségrégation des espèces au sein d'une communauté (Stone et Roberts, 1990). Son origine remonte à une étude de (Diamond, 1975), où la cooccurrence de l'avifaune de l'archipel des îles Bismarck avait été étudiée, et Diamond avait observé que des paires d'espèces s'excluaient, formant une distribution en damier ou « *checker* » (fig 3 (A)). Il avait interprété cette distribution

comme un effet de la compétition interspécifique, qui diminuait la cooccurrence entre espèces. Il a donc conclu que la communauté était structurée par cette compétition.

L'idée que la distribution géographique est suffisante pour interpréter de la compétition, et que celle-ci est structurante a été critiquée (Connor et Simberloff, 1979). Connor et Simberloff ont développé une matrice binaire de présence/absence, avec les îles en colonne, et les espèces en ligne. Ils ont montré que les faibles niveaux de co-occurrence peuvent être dus à des différences d'habitats, de différences de niches géographiques ou de limitation historique de la dispersion. La méthode a été beaucoup revue et critiquée, mais est quand même utilisée dans beaucoup d'études étudiant la co-occurrence d'espèces.

A partir de la vision en matrice a été développée un « *checkerboard score* » (Stone et Roberts, 1990), mesurant l'intensité avec laquelle les espèces se distribuent en damier ou non dans une communauté. Il est calculé comme suit :

$$C_{ij} = (r_i - S_{ij}) (r_j - S_{ij})$$

Avec i et j deux espèces, r le nombre de site contenant l'espèce i ou j , et S_{ij} le nombre de sites partagés par les deux espèces (nombre de sites de cooccurrence). Le C_{ij} est calculé pour chaque paire d'espèce de la communauté puis moyenné pour obtenir le c-score de la communauté. Un haut c-score indique une ségrégation des espèces parmi les sites. Le c-score moyen est ensuite comparé à la distribution des c-score moyens de 1000 matrices générées selon le modèle nul. J'ai créé des matrices fixée-equiprobable « *fixed-equiprobable* » (SIM2 dans Gotelli, 2000), pour lesquelles le nombre d'occurrence de chaque espèce est conservé, et le nombre d'espèce par site est égal à la moyenne du nombre d'espèces par site sur toute la communauté étudiée. C'est ce type de matrices, qui est le plus adapté à des points d'échantillonnages de sol, car les différents points sont relativement homogènes (en comparaison de différentes îles d'un archipel), et sont donc considérés comme ayant autant de chance d'accueillir des vers. C'est également ce type, qui avec le type fixé-fixé, « *fixed-fixed* », est le moins prompts aux erreurs de type I et II (Gotelli, 2000). J'ai calculé le c-score moyen des communautés observées sur toute la parcelle, puis par modalité, et comparé la valeur à la distribution des c-score moyens de 1000 matrices générées. Le c-score de la communauté étudiée est significativement différent d'une distribution aléatoire s'il se situe dans les 5% des valeurs les plus petites ou plus grande de la distribution générée. La mesure a simplement été faite en regardant si le c-score étaient en dehors de la fourchette des 90% des valeurs de c-score générées.

Il y a une différence fondamentale entre la vision en damier et celle en matrice, et qui fait le défaut principal de celle-ci : c'est le fait qu'il ne soit pas possible de savoir si la répartition géographique des espèces se recouvrent (Connor et al 2013). Dans le damier, si chaque case est un échantillon, on peut voir de manière schématique la répartition géographique de ceux-ci. Il est donc possible de représenter le recouvrement géographique des 2 espèces (fig 3). Si les espèces recouvrent la même zone géographique, leur distribution en damier peut effectivement être le signe d'une compétition présente ou passée. Mais si les deux espèces ne recouvrent pas ou peu la

même zone, le fait qu'elles ne cooccurrent pas n'est pas le signe d'une compétition, mais du fait qu'elles ne sont pas présentes au même endroit. Il n'y a donc pas d'interaction entre elles. La vision matricielle ne représente pas la position géographique des échantillons et ne permet donc pas de visualiser le recouvrement géographique des espèces (Connor et al, 2013). De la même façon, le c-score n'est pas une vraie mesure du caractère de damier « *checkerness* » des espèces, de la façon dont elles s'excluent. À la place, le c-score reflète plutôt l'écart à la composition aléatoire de la communauté. Afin de représenter le vrai caractère de damier, la mesure de c-score a plus récemment été associée à des mesures de recouvrement de niches (Ulrich et al, 2009). Si les espèces s'excluent en ayant un recouvrement de niche significatif, c'est qu'il y a effectivement un processus de ségrégation à l'œuvre. Si elles n'ont pas le même recouvrement géographique, on assiste alors à ce qui a été appelé une exclusion allopatrique. Cet ajout permet de combler la faiblesse de la représentation matricielle de la co-occurrence. Les analyses de recouvrement de niche en écologie du sol consistent à comparer l'utilisation de différentes ressources par les organismes présents. Pour mon rapport, le protocole et le temps disponible ne permettent pas de connaître les ressources consommées par les différentes espèces présentes. Cependant, la réalisation de l'AFC me permettra de voir si la répartition des espèces est plutôt homogène au sein des échantillons, même s'il ne s'agit pas du tout d'une analyse spatiale.

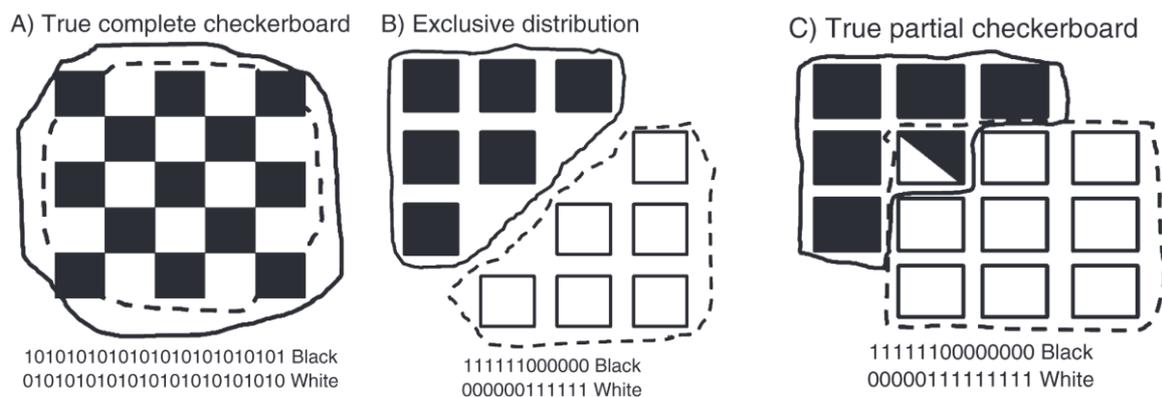


Fig 3 : carte schématique de la représentation d'un vrai damier (« *true checkerboard* »), d'une distribution d'exclusion allopatrique, et d'un damier partiel. En dessous de chacun est écrit leur représentation sous forme de matrice binaire. Dans chaque schéma, la "carte" montre la répartition géographique de chaque île, tandis que la représentation matricielle ne peut pas montrer la relation spatiale entre les îles. (A) Un vrai damier complet (« *True Complete Checkerboard* ») montrant l'exclusion entre les deux espèces représentées par des carrés blancs et noirs, avec leur répartition géographique montrée par les lignes et les pointillés qui se recouvrent largement. (B) Une distribution montrant une exclusion entre deux espèces mais avec deux répartitions géographiques qui ne se recouvrent pas, c'est une exclusion allopatrique « *allopatric exclusion* », aussi appelée « *exclusive distribution* ». (C) Un vrai damier partiel (« *true partial checkerboard* »), montrant les deux espèces partageant une seule île, représentée par le carré noir et blanc. Bien qu'une seule île soit partagée, la répartition géographique fait que plusieurs îles pourraient être partagées(Connor et al, 2013).

Pout utiliser ce modèle, je me suis basé sur le package EcoSimR (Gotelli, 2013). Cependant, le package EcoSimR n'est plus disponible sur R (R Core Team, 2023), j'ai donc récupéré le code sur internet (rdr.io) pour le calcul du c-score et sur la page personnelle de Gotelli pour les algorithmes de générations de matrices selon le modèle nul (uvm.edu). Les analyses ont été faites sur R (R Core Team, 2023)

Modèle probabiliste de Veech

Une autre méthode d'analyse de la co-occurrence et le modèle probabiliste de (Veech, 2013). Il n'utilise pas de modèle nul, ni de distribution ou de métriques, mais se fonde sur le fait que deux espèces, au vu de leur répartition, ont plus de chance de cooccurrer dans plus ou moins de site qu'elles ne le font dans la réalité. Le modèle permet d'obtenir la probabilité P que deux espèces cooccurrer à une fréquence plus faible (p_{IT}) ou plus grande (p_{GT}) que la fréquence observée de cooccurrence. Ces probabilités sont calculées sous la condition que la probabilité d'occurrence est la même sur tous les sites. Le modèle est plus adapté à l'analyse de paires d'espèces en particulier, et pas de la communauté entière, comme le fait la méthode du c-score. Ces deux modèles sont donc complémentaires et ne donnent pas la même vision de la cooccurrence au sein de la communauté étudiée.

Q_{obs} est le nombre de cooccurrence des deux espèces observées. Le nombre de sites est noté N. Il est important de souligner que certains sites peuvent être sans aucune des deux espèces et être quand même intégrés au calcul, contrairement à la méthode du modèle nul. N1 est le nombre de sites occupés par l'espèce 1. N2 est le nombre de sites occupés par l'espèce 2.

Pour un j allant de 0 à N, p_j est la probabilité que l'espèce 1 et 2 cooccurrer sur exactement j sites. Pour un N, N1, N2 et j donnés, il y a un nombre limité de manière que les deux espèces soient distribuées parmi les sites.

$$\text{Pour un } j: \quad \max\{0, N1 + N2 - N\} \leq j \leq \min\{N1, N2\}$$

On a :

$$p_j = \frac{C(N, j) \times C(N - j, N_2 - j) \times C(N - N_2, N_1 - j)}{C(N, N_2) \times C(N, N_1)}$$

Avec $C(N, j)$, le nombre de manières différentes dont les j sites de cooccurrence peuvent se répartir parmi les N sites (fig 4).

Avec $C(N-j, N_2-j)$ le nombre de manières différentes dont les sites avec seulement l'espèce 2 peuvent se répartir parmi les sites n'ayant pas déjà les deux espèces.

Avec $C(N-N_2, N_1-j)$ le nombre de manières différentes dont les sites abritant seulement l'espèce 1 peuvent se répartir parmi les sites qui n'ont pas l'espèce 2 .

Les 3 éléments sont multipliés pour obtenir le nombre total d'arrangements possibles des espèces 1 et 2 parmi les N sites, avec N_1 , N_2 , et j fixés; c'est le numérateur. Le dénominateur est le nombre total d'arrangements possibles des espèces 1 et 2 parmi N,

sans fixer de j . Le numérateur est donc un sous-jeu du dénominateur, et p_j est compris entre 0 et 1.

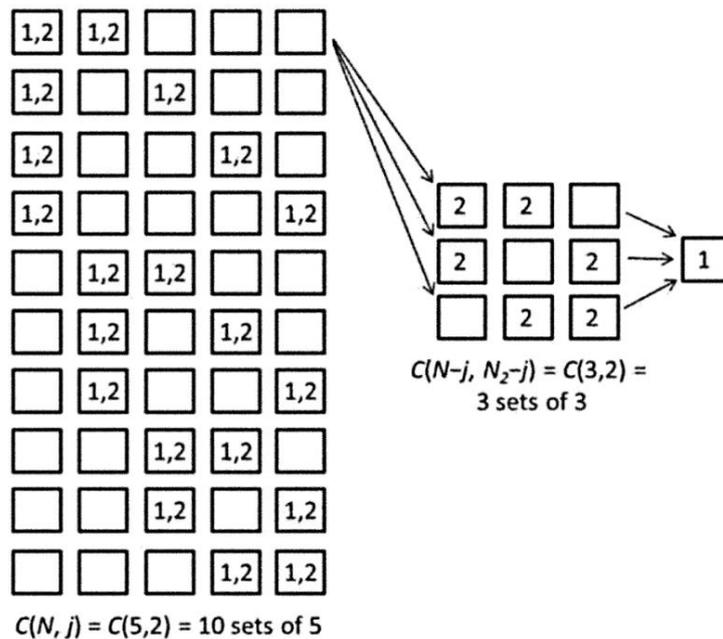


Fig 4: Le nombre d'arrangements possibles des espèces 1 et 2 parmi 5 sites (boîtes). Ici, $N_1=3$, $N_2=4$, et $j=2$. La première partie (à gauche) montre tous les arrangements possibles des 2 sites de cooccurrence $C(N, j)=C(5, 2)=10$. Notez que dans chaque combinaison, il y a bien 3 sites qui sont pour le moment vide ($N-j=3$). Dans la seconde partie, on voit que pour chacune des 10 combinaisons, il y a 3 manières de répartir l'espèce 2 parmi les 3 boîtes qui sont restées vides, $C(N-j, N_2-j)= C(3, 2)= 3$. Notez que pour chaque combinaison, il ne reste qu'une boîte vide. Dans la dernière partie (à droite), on voit qu'il n'y a qu'un seul site vide ($N-N_2=1$), et ainsi une seule manière de placer l'espèce 1, $C(N-N_2, N_1-j)=C(1, 1)=1$. En multipliant ces nombres, il y a un total de 30 combinaisons possibles. Dans cet exemple, tous les sites avaient l'espèce 1 et/ou 2, cependant, cela n'est pas obligatoire, il peut y avoir des sites vides, et N peut être n'importe quel nombre. Par exemple, si $N=6$, il y a 180 combinaisons possibles.

Il est à noter que si $j > \min\{N_1, N_2\}$, alors $p_j = 0$. De la même manière, si $j < N_1 + N_2 - N$, alors $p_j = 0$

On peut ensuite calculer la probabilité que la fréquence de cooccurrence soit la même que celle observée (p_{et}), qu'elle soit plus basse (p_{it}), ou plus élevée (p_{gt}) :

$$p_{et} = p_j \text{ pour } j = Q_{obs}$$

$$p_{it} = \sum p_j \text{ pour tous les } j < Q_{obs}$$

$$p_{gt} = \sum p_j \text{ pour tous les } j > Q_{obs}$$

$$p_{it} + p_{gt} + p_{et} = 1$$

On calcule ensuite les patterns significatifs de cooccurrence entre espèces en utilisant $(p_{it}+p_{et})$ et $(p_{gt}+p_{et})$ comme des p-value. Par exemple, si $(p_{it}+p_{et})=0.03$, alors les deux espèces ont une association significativement négatives. C'est-à-dire que si les 2 espèces ont une distribution dans les sites indépendantes l'une de l'autre, la probabilité qu'elles cooccurrent sur Q_{obs} sites ou moins est de 3%.

L'avantage du modèle probabiliste est d'enlever la source d'erreur liée à la génération de matrices avec le modèle nul. Contrairement à l'étude du C-score développée plus haut, le modèle probabiliste ne donne pas de score moyen de cooccurrence des espèces dans la communauté, mais analyse la cooccurrence par paire d'espèce, résultant en des tableaux indiquant les paires d'espèces avec une relation de cooccurrence positive ou négative.

La cooccurrence attendue est le nombre de cooccurrence le plus probable. Il est calculé comme le produit de la fréquence d'occurrence de l'espèce 1, de l'espèce 2, et du nombre de site. $E(N_{1,2}) = P(1) \times P(2) \times N$. Lors de l'analyse sur R (R Core Team, 2023), les paires d'espèces dont l'occurrence attendue est de moins de 1 sont retirées, car on considère les résultats obtenus comme non fiables, les espèces étant trop peu présentes. Le nombre de sites étant trop faibles en séparant les calculs par modalités, les analyses ont été réalisées uniquement sur l'ensemble des modalités. Les calculs ont été faits avec le package `cooccur` (Griffith et al, 2016).

Analyse multivariée

Une analyse factorielle des correspondances a été réalisée sur le tableau d'abondance des espèces à chaque point d'échantillonnage avec le package `ade4` (Dray et al, 2023). Les ellipses correspondant à chaque modalité ont été ajoutées.

Résultats

Nom	Catégorie écologique	Code	Individus identifiés
Non identifiés			527
<i>Lumbricus rubellus</i> (Hoffmeister, 1843)	Epigé (Botinelli, 2020)	Lru	121
<i>Aporrectodea caliginosa</i> (Savigny, 1826)	Endogé (Botinelli, 2020)	Apc	54
<i>Aporrectodea rosea</i> (Savigny, 1826)	Endogé (Botinelli, 2020)	Aro	34
<i>Allolobophora chlorotica</i> (Savigny, 1826)	Epi-endo-anécique (Botinelli, 2020)	Ach	29
<i>Lumbricus castaneus</i> (Savigny, 1826)	Epigé (Botinelli, 2020)	Lca	17
<i>Allolobophora icterica</i> (Savigny, 1826)	Endogé (Botinelli, 2020)	Aic	13
<i>Octolasion lacteum</i> (Orley, 1885)	Endo-anécique (Botinelli, 2020)	Ola	12
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	Epigé (Botinelli, 2020)	Doc	11
<i>Bimastos rubidus</i> (Savigny, 1826)	Epigé (Botinelli, 2020)	Bru	8
<i>Dendrobaena cognetii</i> (Cognetti, 1901)	Epigé (Botinelli, 2020)	Dco	3
<i>Octolasion cyaneum</i> (Savigny, 1826)	Epi-endo-anécique (Botinelli, 2020)	Ocy	2
<i>Dendrobaena attemsi</i> (Michaelsen, 1902)	Epigé (Botinelli, 2020)	Dat	1

Fig 5 : Tableau récapitulant les espèces trouvées et le nombre d'individus identifiés

L'espèce la plus présente est de loin *L.rubellus*(fig 5), et ce sur l'ensemble du site. 74% des individus étaient non identifiables ou juvéniles, ne présentant pas les caractères nous permettant de les identifier.

Analyse Multivariée

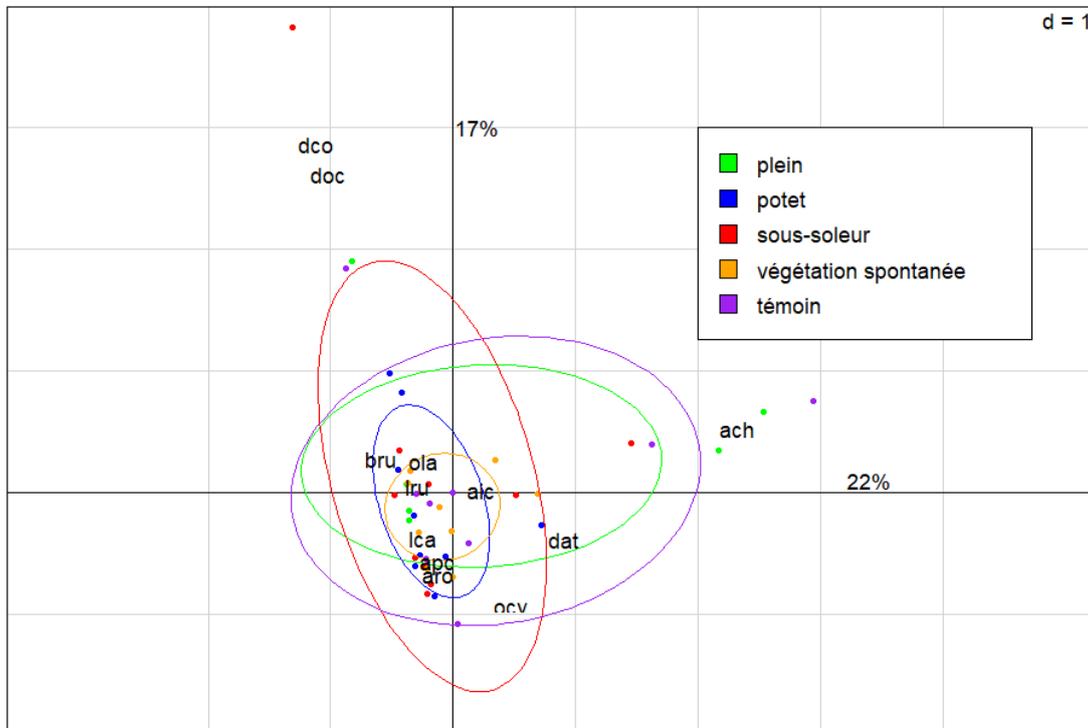


Fig 6 : Analyse factorielle des correspondances de la communauté de Lumbricidés. Les ellipses représentent les différentes PMS et contiennent 95% de la dispersion. Le premier axe contient 22% de la variance totale, et le deuxième 17%. Les correspondances des noms sont les suivantes. Ach : *Allolobophora chlorotica*, aic : *Allolobophora icterica*, apc : *Aporrectodea caliginosa*, aro : *Aporrectodea rosea*, bru : *Bimastos rubidus*, dat : *Dendrobaena attemsi*, dco : *Dendrobaena cognettii*, doc : *Dendrobaena octaedra*, lca : *Lumbricus castaneus*, lru : *Lumbricus rubellus*, ocy : *Octolasion cyaneum*, ola : *Octolasion lacteum*

L'AFC, basée sur la matrice d'abondance des différentes espèces parmi les échantillons, a montré un nuage de points avec 22% de variation sur le premier axe, et 17% sur le deuxième (fig 6). Le premier axe est marqué du côté positif par une abondance plus élevée de *A. chlorotica*, et du côté négatif par une abondance plus élevée en *D. cognettii* et *D. octaedra*. Le deuxième axe est marqué sur l'axe positif par une abondance plus élevée en *D. cognettii* et *D. octaedra*, et sur l'axe négatif par une abondance plus élevée en *O. cyaneum*. Toutes les ellipses ont le même barycentre, avec une composition type d'espèces de vers qui varie peu en abondance. Les ellipses se chevauchent largement, et s'étirent principalement sur l'axe 1, sauf celle correspondant à la modalité de sous-soleur manuel (SSM), qui s'étire principalement sur le deuxième axe. Cela est dû à un seul point, situé en haut à gauche, composé uniquement par un individu de *D. cyaneum*, et trois de *D. octaedra*. Les valeurs extrêmes ne sont pas associées à une modalité en

particulier, et aucune modalité n'a de communauté qui diffère des autres. On peut noter une plus faible variabilité dans les données pour les modalités de travail en potet, et pour la végétation spontanée. Il n'y a donc pas de changement d'abondance et de présence d'espèce entre modalités.

Modèle nul

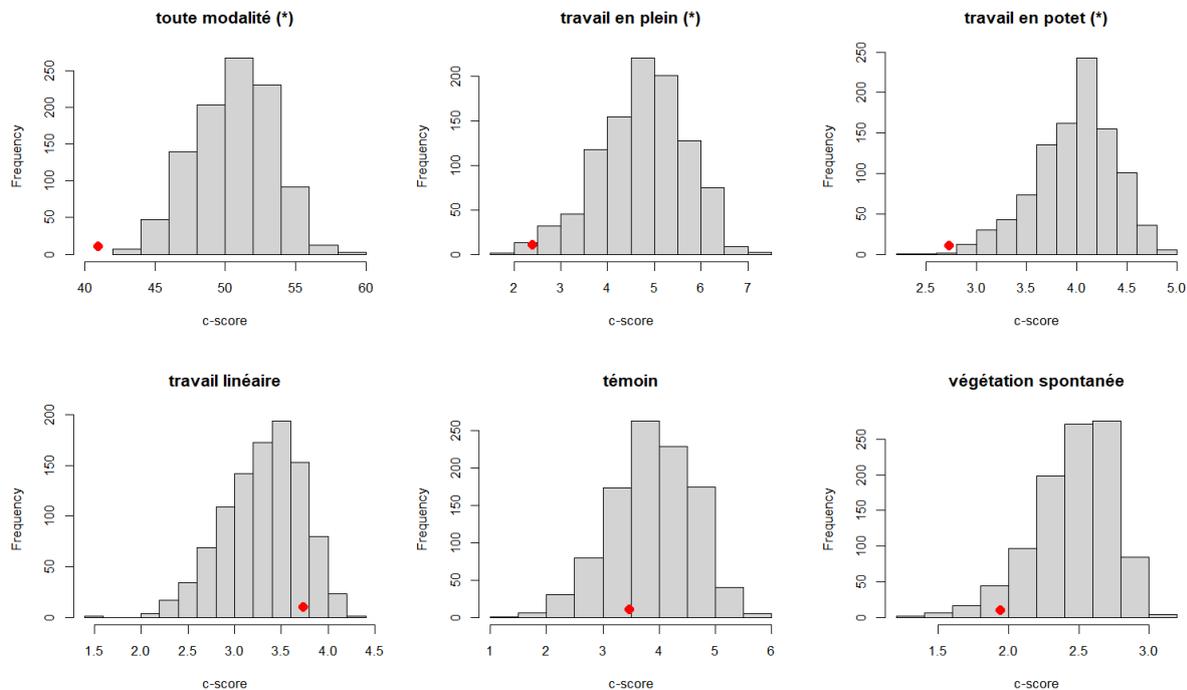


Fig 7 : c-score moyen des communautés de Lumbricidés, pour l'ensemble du site (toute modalité), et pour chaque modalité. La distribution montre les valeurs de c-score moyenne de 1000 matrices générées aléatoirement selon un modèle nul *fixed-equiprobable*. Un (*) indique une valeur significativement différente de la distribution du modèle nul ($\alpha=0.05$).

Pour l'ensemble du site, et pour les modalités de travail en plein et en potet, le c-score moyen est significativement plus faible que celui des matrices aléatoires (fig 7). Pour les modalités sans PMS, et celle de travail linéaire au sous-soleur manuel (SSM), les valeurs de c-score ne sont pas significativement différentes de celles des matrices aléatoires.

Modèle probabiliste

Sur les 66 paires d'espèces, 32 ont été retirées car leurs cooccurrence attendue était inférieure à 1.

L'association entre *L. rubellus* et *A. caliginosa* est significativement positive ($p_{gt}+p_{et}=0.005$) (Annexe 2). Les associations sont proche de la positivité, mais classées comme aléatoires pour *L. rubellus* et *A. icterica* ($p_{gt}+p_{et}=0.067$), *A. caliginosa* et *A. rosea* ($p_{gt}+p_{et}=0.057$) et *L. rubellus* et *A. rosea* ($p_{gt}+p_{et}=0.122$).

Discussion

Analyse multivariée

L'objectif de l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) était de voir si la composition des communautés variait en fonction des modalités. Elle ne permet donc pas de répondre à l'hypothèse sur la cooccurrence, mais à l'hypothèse subsidiaire de savoir s'il y a une variation dans l'abondance des différentes espèces en fonction des modalités. On voit qu'il n'y a pas de variations, et on interprète qu'il n'y a pas d'effet de la PMS sur cet aspect des communautés des vers de terre.

Modèle nul

Les calculs des c-score ont montré des c-score significativement plus faibles que le modèle nul. Pour commencer avec le mélange de toutes les modalités, il est probable que le c-score soit significativement plus bas car certaines modalités tirent les valeurs vers le bas. Il ne faut donc pas conclure que sur l'ensemble du site le c-score est bas, mais plutôt que certaines modalités ont des c-score bas, et tirent la valeur moyenne des modalités. Ensuite, le c-score moyen des communautés pour le travail en plein, et le travail en potet, est significativement plus faible que celui des matrices générées. Ceci montre une agrégation des espèces parmi les points d'échantillonnages. Les c-score moyens des modalités sous-soleur manuel, témoin, et végétation spontanée, ne sont pas significativement différentes du modèle nul. Je vais d'abord discuter de ces 3 modalités SSM, T, VS. La grande adaptabilité des espèces, et la plasticité écologique des adultes et des juvéniles permettent aux vers de coloniser de nouveaux milieux, et de saturer rapidement l'espace (Hackenberger et Hackenberger, 2023). Dû à cela, on peut observer une compétition interspécifique au sein des communautés (Tiho et Josens, 2007), ce qui n'est pas le cas ici. L'étude de (Tiho et Josens, 2007) a lieu sur une pelouse urbaine, aux ressources trophiques donc peu diverses. Ceci peut expliquer une différence dans la place donnée à la compétition au sein des communautés de Lumbricidés. Une autre étude montre que les espèces de vers de terre, y compris les compétitrices, peuvent cooccurrencer dans une zone, si elles sont en complémentarité écologique (Jiménez et al, 2012), c'est-à-dire qu'elles sont différentes dans leurs niches trophiques (leur niche de ressources consommées), et que le milieu fournit suffisamment de ressources pour toutes les espèces. Les épigés et endogés observés dans les résultats ont effectivement, de par leurs catégories écologiques différentes, des niches trophiques différentes, leur permettant de coexister sans compétition, comme on le voit par les valeurs de cooccurrence. Cette complémentarité écologique peut même devenir une association positive dans le cas des espèces *L. rubellus* et *A. caliginosa*. On peut faire l'hypothèse que le site a un sol hétérogène, notamment parce que le broyage de la végétation fait avant la PMS a apporté de la matière organique variée au sol. La végétation sur le site est également variée, des espèces de prairie poussent à côté d'espèces forestières. Des relevés de végétation seront réalisés dans les prochaines semaines pour confirmer cela. La diversité des plantes sur le site peut mener à une plus grande diversité des décomposeurs, par la large niche des ressources trophiques arrivant au sol (Ebeling,

2014). On peut ainsi proposer l'hypothèse que dans les modalités où il n'y a pas de PMS (VS, T) où que celle-ci est de faible intensité (SSM), une grande hétérogénéité du sol, et une grande quantité de ressources disponibles, mènent à une absence de compétition interspécifique, observée par un c-score similaire au modèle nul. Cette interprétation ne valide pas l'hypothèse de départ, qui prévoyait une compétition interspécifique structurant la communauté dans les modalités sans PMS.

Ensuite, le c-score est significativement plus faible que le modèle nul sur les sites où les modalités de PMS sont les plus intenses, le travail en plein et en potet. La cooccurrence est donc significativement plus fréquente que le modèle nul. Les deux modalités ont utilisé le même outil, un sous-soleur multifonction, et diffèrent seulement par leur surface concernée. Quelles sont les raisons pouvant expliquer que deux espèces de vers de terre se trouvent plus souvent dans les mêmes zones? En me basant sur les études décrivant la ségrégation (Decaëns et al, 2008) et l'agrégation entre espèces (Jiménez et al, 2012), je propose les raisons suivantes pour mon cas, permettant d'expliquer la répartition d'espèces de Lumbricidés qui ont tendance à se regrouper. (1) Une association positive due à une ou les deux espèces améliorant les conditions du milieu pour l'autre, ou à une complémentarité dans la consommation des ressources. Par exemple si une des deux espèces, en consommant la matière organique, en facilite l'accès à la deuxième (Jiménez et al, 2012). Cette association étant visible à l'échelle de la communauté seulement lorsque la PMS est forte, on peut voir un effet d'un gradient de stress augmentant la facilitation « *Stress Gradient hypothesis* » (Dangles et al, 2012). (2) Des espèces sont exclues d'un espace par les interactions biotiques négatives d'une ou plusieurs espèces s'y trouvant, et déplaçant leurs niches respectives autour de cet espace, cooccurrent ainsi toutes les deux sans pour autant avoir d'interaction interspécifique directe. (3) La cooccurrence est plus élevée à cause d'extinctions localisées (dues au hasard ou à une perturbation), là où une des deux espèces était présente, suivi d'échecs de recolonisation (Decaëns et al, 2008). (4) Des espèces avec les mêmes niches écologiques présentes dans un milieu hétérogène mais peu adapté à leur développement. Les espèces vont se regrouper dans les rares zones de sol leur étant favorables, et cooccurrer sans pour autant avoir d'interaction interspécifique. Les parties suivantes de la discussion permettront de confirmer ou infirmer ces hypothèses.

Modèle probabiliste

Le modèle probabiliste a montré une très large majorité d'association aléatoire parmi les paires d'espèces. Près de la moitié des paires d'espèces n'ont pas été incluses dans le calcul, car elles étaient trop peu présentes et leur cooccurrence attendue était inférieure à 1. Sur les 34 associations analysées, une seule a été classée comme significativement positive. Il s'agit des espèces *L. rubellus* et *A. caliginosa*. *L. rubellus* est classé comme épigé et *A. caliginosa* comme un endogé (Bouché, 1975). Cependant, Botinelli classe *A. caliginosa* comme étant à 16% endogée et 4% anécique (Botinelli, 2020). Étant donné la plasticité des comportements et la classification, on peut estimer que *A. caliginosa* va occasionnellement en surface, et en contact à ce moment-là dans le même milieu que *L. rubellus*, où une interaction positive peut alors avoir lieu. De plus, étant donné la forte

présence de *L. rubellus*, on peut faire l'hypothèse que la forte décomposition en surface profite à l'endogé par lessivage de la matière organique.

Les associations *L. rubellus/A. icterica*, et *L. rubellus/A. rosea* sont classées comme aléatoires mais proches de la positivité, avec des $p_{\text{value}}=0.067$ et 0.122 respectivement. *A. rosea* est classé comme épigé à 15% et endogé à 85%, et *A. icterica* comme anécique à 8% et endogé à 92% (Botinelli, 2020). L'association entre *L. rubellus* et *A. rosea* est décrite comme pouvant être positive (Uvarov, 2009). Les mêmes hypothèses que celles décrites ci-dessus peuvent être avancées pour interpréter leurs interactions. L'association *A. caliginosa/A. rosea* a également une association proche de la significativité. La paire est décrite comme ayant des interactions positives (Richard, 2012). Les données des autres dates d'échantillonnage permettront de confirmer ou de nuancer les associations détectées au printemps.

Les associations n'ont été mesurées que pour l'ensemble des modalités, car le nombre de sites par modalité est trop faible. Cependant, on peut penser que de la même manière que pour les résultats du modèle nul, des associations non-aléatoires dans certaines modalités seraient visibles sur les résultats de toutes modalités confondues.

Différence des résultats entre méthodes

Les résultats des méthodes du modèle nul et du modèle probabiliste, ne montrent pas la cooccurrence de la même manière, dans la mesure où ils ne représentent pas la cooccurrence au même niveau d'organisation de l'assemblage. Les résultats du modèle probabiliste font état d'une communauté très largement dominée par des associations aléatoires entre espèces. Tandis que la méthode du c-score montre, même pour le calcul pour toute modalité confondue, une tendance à l'association positive entre espèces. On peut se demander s'il est pertinent d'utiliser la valeur moyenne du c-score pour interpréter la cooccurrence au sein de toute une communauté. Il est possible que des valeurs extrêmes (par exemple pour l'association *L. rubellus/A. caliginosa*) tirent la moyenne du c-score vers le bas. Un autre questionnement peut être posé à propos des sites vides. Pour une paire d'espèces, la méthode du c-score ne compte pas dans sa formule les sites où aucune des deux espèces n'est présente ; alors que le modèle probabiliste les prend en compte lors du calcul. Il serait pertinent de comparer l'effet des sites vides sur les résultats entre les deux modèles.

Niches des espèces et limites du protocole

L'espace occupé par une population de Lumbricidés

Dans la plupart des études, les vers occupent des zones dont le diamètre varie entre 15 et 50 mètres (Richard et al, 2012 ; Hackenberger et Hackenberger, 2023). De plus, les populations de vers se déplacent, et cette niche spatiale occupée varie dans le temps (Hackenberger et Hackenberger, 2023). La taille et la répartition des zones varient entre les espèces car chacune ont des affinités différentes vis-à-vis des propriétés du sol (Hernández et al, 2002).

Les facteurs expliquant les distributions

Les facteurs, ou les filtres, expliquant la distribution des espèces dans l'espace, et donc l'assemblage des communautés, varient en importance en fonction de l'échelle considérée (Decaëns et al, 2008). À très grande échelle (celle du paysage), les contraintes abiotiques du sol structurent les communautés (Richard et al, 2012). À une échelle de 30 mètres, les communautés sont principalement structurées par la matière organique au sol, et les structures formées par la végétation (Jiménez et al, 2012 ; Richard et al, 2012). C'est à cette échelle que se trouvent nos relevés et nos placettes. À petite échelle (moins de 10 mètres), les vers de terre sont influencés par les traits des plantes, l'humidité du sol, et la microtopographie (Jiménez et al, 2012 ; Hackenberger et Hackenberger, 2023), ainsi que par les interactions biotiques : traits démographiques, comportements de dispersion, et interactions interspécifiques (Richard et al, 2012). Les variables qui sont importantes et qui seront à prendre en compte à notre échelle, sont la matière organique du sol, l'humidité, et la végétation.

Critique de la méthodologie

Une critique du protocole peut être émise, notamment en ce qui concerne la densité d'échantillonnage de trois blocs par placette. Celle-ci aurait pu être plus élevée pour atteindre cinq, voire neuf blocs par placettes, comme recommandé par les dernières méthodes standardisées (Ganault, 2024). La profondeur d'échantillonnage, de 15 centimètres au lieu de 30 centimètres comme recommandé par le protocole TSNB a peut-être permis à des anéciques de s'enfuir lors de l'échantillonnage, expliquant leur absence dans les échantillons. La présence d'anéciques dans les relevés aurait pu être vérifiée sur place par une extraction chimique à la moutarde.

Conclusion

En conclusion, dans les modalités sans PMS (VS,T) ou à PMS de faible intensité (SSM), la cooccurrence n'est pas différente du modèle nul, chaque espèce se répartit indépendamment dans le milieu. On peut proposer l'interprétation que c'est l'hétérogénéité du milieu qui permet cela. L'hétérogénéité pour la matière organique du sol, et la structure de la végétation, sont les paramètres qui sont structurants des communautés à l'échelle de 20 mètres (Jiménez et al, 2012; Richard et al, 2012). Ce sont ces facteurs qui sont le plus importants pour structurer les communautés à l'échelle de la parcelle. Or la grande hétérogénéité de la parcelle pour les ressources trophiques, due au broyage des rémanents, et au stade de renouvellement de la parcelle (Hedde, 2006), permet la cohabitation des espèces et la répartition des ressources trophiques sans compétition. Cependant, cette répartition de la niche ne mène pas non plus à une complémentarité augmentant la cooccurrence, sauf pour l'association *L. rubellus/A. caliginosa* dont l'association est positive, et dont les espèces sont probablement en complémentarité écologique.

Pour les modalités de PMS de forte intensité, on observe une cooccurrence plus forte que le modèle nul. J'avais proposé plus haut quatre hypothèses permettant de l'expliquer, que je vais développer ici. (1) Il peut y avoir de la facilitation au sein du milieu, caractérisée

par une amélioration de la qualité du milieu et/ou de l'accès aux ressources de la part d'un ou plusieurs vers. *L. rubellus* a peut-être ce rôle ici, comme on l'a vu par l'association positive avec *A. caliginosa* de manière significative, et *A. icterica* et *A. rosea* de manière marginalement significative. *L. rubellus* peut jouer un rôle de transformateur de la litière fraîche arrivée au sol, la rendant plus facilement accessible pour les endogés, notamment par lessivage de la matière organique. De plus, la dominance de *L. rubellus* dans le milieu peut rendre cet effet important. On peut donc avancer l'hypothèse que *L. rubellus* a un effet positif sur le milieu pour plusieurs espèces. Cependant, cet effet ne se traduit par une cooccurrence forte sur toute la communauté que dans les modalités avec une PMS intense. Cette situation peut faire penser à une facilitation augmentant avec le gradient de stress « *Stress gradient hypothesis* » (Dangles, 2012). (2) La seconde hypothèse était que les deux espèces cooccurrent plus car elles sont toutes les deux exclues d'une zone par l'interaction interspécifique négative d'une troisième espèce. Cet effet regrouperait la paire d'espèces exclue, et augmenterait leur cooccurrence. Si une espèce de Lumbricidés avait une interaction négative avec d'autres, cela se serait vu par une association négative dans l'analyse par modèle probabiliste, il n'y pas donc pas d'interaction négative entre les vers dans le milieu. Il pourrait y avoir une exclusion créée par une autre espèce de la faune, mais cela semble peu probable. (3) La troisième hypothèse expliquait la cooccurrence élevée par des extinctions suivies d'échecs de recolonisation dans les zones où une seule espèce de la paire était présente. L'extinction peut être due au hasard, comme décrit par Decaëns en 2008, dont les milieux étudiés, des coteaux calcaires et des forêts, ne subissent pas de perturbation. L'extinction peut aussi être due au passage des chenilles, et au travail du sol. L'échec de recolonisation serait alors dû aux conditions du milieu que la PMS a rendu défavorable. Cette augmentation de sites vides aurait alors diminué la valeur du c-score pour la paire d'espèce concernée, sans qu'une interaction spécifique ne soit en jeu (Decaëns et al, 2008). (4) La dernière hypothèse explique la cooccurrence par un abandon de la part de certaines espèces des sites travaillés ou tassés, dont les conditions sont alors devenues défavorables (matière organique du sol, humidité, végétation), les individus se seraient alors regroupés dans les zones non défavorables (rares en travail en plein), augmentant ainsi leur cooccurrence sans pour autant faire d'interaction interspécifique. Cette hypothèse considère en fait la PMS comme un stress dans le milieu, changeant les conditions de celui-ci. La troisième hypothèse considère la PMS comme une perturbation, tuant les populations au moment du travail du sol. Mais les quatre hypothèses ne sont pas incompatibles, et bien que la deuxième me semble peu probable, il est tout à fait possible que les trois autres soient toutes vraies dans une certaine mesure dans les modalités à forte PMS. De futures analyses permettront peut-être de déterminer le rôle de chacune d'entre elles.

Perspectives

Etant donné les conclusions, on peut proposer plusieurs choses permettant d'étayer et de rendre l'analyse plus solide. D'abord il sera nécessaire d'analyser le T0 et le T1. Si la conclusion que j'apporte est vraie, alors les données du T0 devraient montrer une cooccurrence similaire au modèle nul sur l'ensemble du site. Pour ce qui est des

analyses, il apparaît nécessaire, pour comprendre la cooccurrence au sein des modalités à PMS intense, de démêler ce qui se cache derrière cette valeur moyenne de c-score, de connaître la distribution du c-score au sein des sites. En plus de cela, ma conclusion étant que le milieu n'est plus uniformément favorable pour les vers en PMS intense (PL, PT), la génération des matrices nulles selon le modèle *fixed/equiprobable* n'est plus le plus adapté, puisqu'il fait l'hypothèse que tous les points d'échantillonnages ont la même chance d'accueillir des vers de terre. Il sera nécessaire de refaire les analyses de c-score avec un type de matrices générées selon le modèle *fixed/fixed*, où chaque point garde le même nombre d'espèce accueillies que dans la communauté étudiée, et comparer les résultats. La plupart des espèces étant présentes sur relativement peu de sites, il paraît essentiel de voir dans les calculs les effets des sites vides entre la méthode probabiliste et celle du c-score.

Mes données actuelles ne me permettent pas d'expliquer l'absence d'anéciques. Ils anéciques sont régulièrement absents des parcelles forestières de la forêt d'Eu et de sa région (Mickaël Hedde, 2006). Les analyses physico-chimiques du sol permettront peut-être d'en dire plus à ce sujet. De la même façon, je n'ai pas discuté de la perturbation de la coupe des arbres en 2017. A quel point les communautés de vers de terre ont-elles été affectées par cette afforestation, et à quel point ont-ils pu recoloniser le milieu ? Les capacités de dispersion des Lumbricidés varient, entre 4.5 et 9 mètres par an (Lavelle et Spain, 2001). Le site est en lisière de forêt, est adjacent à une parcelle agricole. Le plus long côté du site mesure 260 mètres, et il y a une distance d'au maximum 160 mètres entre le coin le plus éloigné et le centre du site. De plus, le relief du site est légèrement surélevé par rapport aux autres parcelles, la colonisation des vers de terre emportés par le ruissellement de l'eau doit être faible. Les 7 ou 8 ans depuis la coupe ont-ils été suffisants pour permettre aux communautés d'effacer la trace de cette perturbation ? Une analyse spatiale du site pourrait être réalisée pour répondre à cette question.

Bilan personnel

Lors de ce stage, j'ai appris à découvrir de nouvelles méthodes et à les utiliser en m'appuyant sur la littérature scientifique. Les analyses de cooccurrence étaient nouvelles pour moi, et en m'appuyant sur les articles fondateurs du sujet, j'ai pu réaliser des analyses qui m'ont passionné. J'ai rencontré plusieurs difficultés, liées au fait que j'ai utilisé des méthodes qui ne sont plus beaucoup utilisées aujourd'hui, notamment parce que les packages R n'étaient plus disponibles sur ma version de R. J'ai fait plusieurs fausses routes dans mes analyses, notamment en comptant les horizons du sol comme des échantillons différents. J'ai plusieurs fois recommencé mes calculs pour être sûr de les utiliser correctement. Mais j'ai finalement réussi à obtenir les résultats présentés, et à les interpréter, en m'appuyant sur des articles entre lesquels les liens étaient parfois difficiles à faire, car les méthodes de calcul, particulièrement pour le modèle nul sont changées au fil des années depuis la fin des années 70. Ce stage a été particulièrement enrichissant pour moi, que ce soit en termes d'autonomie gagnée, de capacité d'interprétation ou de connaissances sur la macrofaune du sol, et plus particulièrement sur les vers de terre.

Bibliographie

1. Anderson, J. M. & Ingram, J. S. I. Tropical Soil Biology and Fertility: A Handbook of Methods. *Soil Science* **157**, 265 (1994). utilisation des outils de préparation mécanisée du site. (2020). 10.
2. Begon, M., Townsend, C. & Harper, J. *Ecology: From Individuals to Ecosystems. Freshwater Biology - FRESHWATER BIOL* vol. 51 (2005). Connor, E. F., Collins, M. D. & Simberloff, D. The checkered history of checkerboard distributions. *Ecology* **94**, 2403–2414 (2013). 11.
3. Belyea, L. R. & Lancaster, J. Assembly Rules within a Contingent Ecology. *Oikos* **86**, 402 (1999). Connor, E. F. & Simberloff, D. The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? *Ecology* **60**, 1132–1140 (1979). 12.
4. Bottinelli, N., Hedde, M., Jouquet, P. & Capowiez, Y. An explicit definition of earthworm ecological categories – Marcel Bouché’s triangle revisited. *Geoderma* **372**, 114361 (2020). Dangles, O., Herrera, M. & Anthelme, F. Experimental support of the stress-gradient hypothesis in herbivore–herbivore interactions. *New Phytologist* **197**, 405–408 (2013). 13.
5. Bouché, M. B. *Lombriciens de France. Ecologie et Systématique*. Vols 72–2 (INRA Editions, 1972). Dassot, M. & Collet, C. Effects of different site preparation methods on the root development of planted *Quercus petraea* and *Pinus nigra*. *New Forests* **52**, 17–30 (2021). 14.
6. Bouget, C. & Gosselin, M. Changement climatique : la biodiversité forestière à la croisée des enjeux de conservation et d’atténuation | Cairn.info. Decaëns, T., Margerie, P., Aubert, M., Hedde, M. & Bureau, F. Assembly rules within earthworm communities in North-Western France—A regional analysis. *Applied Soil Ecology* **39**, 321–335 (2008). 15.
7. Bouget, C., Gosselin, M. & Laroche, F. Changement climatique : la biodiversité forestière à la croisée des enjeux de conservation et d’atténuation. *Sciences Eaux & Territoires Numéro* **33**, 84–89 (2020). Demetrio, W. *et al.* Macrofauna communities and their relationship with soil structural quality in different land use systems. *Soil Res.* **60**, 648–660 (2022). 16.
8. Briones, M. J. I. & Schmidt, O. Conventional tillage decreases the abundance and biomass of earthworms and alters their community structure in a global meta-analysis. *Global Change Biology* **23**, 4396–4419 (2017). Dray, S. *et al.* *ade4: Analysis of Ecological Data: Exploratory and Euclidean Methods in Environmental Sciences*. (2023). 17.
9. Collet, C. C., Blondet, M. & Richter, C. Diffusion de l’innovation dans les pratiques de plantation: Ebeling, A. *et al.* Plant Diversity Impacts Decomposition and Herbivory via Changes in Aboveground Arthropods. *PLOS ONE* **9**, e106529 (2014). 18.

- Ehouman, N. M., Tiho, S. & Dagnogo, M. Co-occurrence of earthworms in Lamto savanna: A null model analysis of community structure. *European Journal of Soil Biology* **53**, 40–47 (2012). 19.
- Ganault, P. *et al.* Soil BON Earthworm - A global initiative on earthworm distribution, traits, and spatiotemporal diversity patterns. (2024) 20.
- Gobat, J.-M., Aragno, M. & Matthey, W. *Le sol vivant: bases de pédologie, biologie des sols.* (EPFL Press, 2010). 21.
- Gotelli, N. J. Null Model Analysis of Species Co-Occurrence Patterns. *Ecology* **81**, 2606–2621 (2000). 22.
- Gotelli, N. J. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography* **10**, 337–343 (2001). 23.
- Grandjean, P. & Macaire, A. Le décompactage du sol avant plantation Une technique garantissant reprise et croissance des plants. In *Rendez-vous techniques de l'ONF - n° 25-26* 13–16 (2010). 24.
- Griffith, D. M., Veech, J. A. & Marsh, C. J. cooccur: Probabilistic Species Co-Occurrence Analysis in R. *J. Stat. Soft.* **69**, 1–17 (2016). 25.
- Hackenberger, D. K. & Hackenberger, B. K. Spatial patterns and species associations of earthworms in relation to micro-topography and insolation. *Applied Soil Ecology* **190**, 104995 (2023). 26.
- Hedde, M. Etude de la relation entre la diversité des macro-invertébrés et la dynamique de la matière organique des sols limoneux de Haute-Normandie. (Université de Rouen, 2006). 27.
- Hernández, P., Gutiérrez, M., Ramajo, M., Trigo, D. & Díaz Cosín, D. J. Horizontal distribution of an earthworm community at El Molar, Madrid (Spain): The 7th international symposium on earthworm ecology · Cardiff · Wales · 2002. *Pedobiologia* **47**, 568–573 (2003). 28.
- Jiménez, J. J., Rossi, J.-P. & Lavelle, P. Spatial distribution of earthworms in acid-soil savannas of the eastern plains of Colombia. *Applied Soil Ecology* **17**, 267–278 (2001). 29.
- Jiménez, J.-J., Decaëns, T. & Rossi, J.-P. Soil environmental heterogeneity allows spatial co-occurrence of competitor earthworm species in a gallery forest of the Colombian 'Llanos'. *Oikos* **121**, 915–926 (2012). 30.
- Koivula, M. & Niemelä, J. Gap felling as a forest harvesting method in boreal forests: responses of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Ecography* **26**, 179–187 (2003). 31.
- Lavelle, P. & Spain, A. *Soil Ecology.* (Springer Science & Business Media, 2002). 32.
- Löf, M., Dey, D. C., Navarro, R. M. & Jacobs, D. F. Mechanical site preparation for forest restoration. *New Forests* **43**, 825–848 (2012). 33.
- M. Jared, D. Assembly of species communities. Pages 342–444. in M. L. Cody and J. M. Diamond, editors. *Ecology and evolution of communities.* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA. 34.
- Mathieu, J. & Jonathan Davies, T. Glaciation as an historical filter of below-ground biodiversity. *Journal of Biogeography* **41**, 1204–1214 (2014). 35.
- Okwakol, M. J. N. The effect of change in land use on soil macrofauna communities in Mabira Forest, Uganda. *African Journal of Ecology* **32**, 273–282 (1994). 36.
- Potapov, A. M. *et al.* Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated

consumers from protists to vertebrates. *Biological Reviews* **97**, 1057–1117 (2022).

37.

Prévost, M. Effets du scarifiage sur les propriétés du sol, la croissance des semis et la compétition : revue des connaissances actuelles et perspectives de recherches au Québec. *Ann. For. Sci.* **49**, 277–296 (1992).

38.

R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/> (2023).

39.

Richard, B. et al. Spatial organization of earthworm assemblages in pastures of northwestern France. *European Journal of Soil Biology* **53**, 62–69 (2012).

40.

Stone, L. & Roberts, A. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* **85**, 74–79 (1990).

41.

Sutinen, R., Gustavsson, N., Hänninen, P., Middleton, M. & Räisänen, M. L. Impact of mechanical site preparation on soil properties at clear-cut Norway spruce sites on mafic rocks of the Lapland Greenstone Belt. *Soil and Tillage Research* **186**, 52–63 (2019).

42.

Tiho, S. & Josens, G. Co-occurrence of earthworms in urban surroundings: A null model

analysis of community structure. *European Journal of Soil Biology* **43**, 84–90 (2007).

43.

Ulrich, W., Almeida-Neto, M. & Gotelli, N. J. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* **118**, 3–17 (2009).

44.

Uvarov, A. V. Inter- and intraspecific interactions in lumbricid earthworms: Their role for earthworm performance and ecosystem functioning. *Pedobiologia* **53**, 1–27 (2009).

45.

Vast, F., Collet, C. & Koller, R. LE PROFIL CULTURAL : UNE MÉTHODE D'OBSERVATION POUR ANALYSER LES IMPACTS DE LA PRÉPARATION MÉCANISÉE DU SITE SUR LA STRUCTURE DU SOL. in *Rendez-vous techniques de l'ONF - n°63-64* 57–64 (2020).

46.

Veech, J. A. A probabilistic model for analysing species co-occurrence. *Global Ecology and Biogeography* **22**, 252–260 (2013).

47.

Wehrlen, L. Mieux planter ! La technique « 3 B » élimine la végétation et décompacte le sol en une seule opération. in *Rendez-vous techniques de l'ONF - n° 25-26* 7–12 (2010).

48.

Ademe & Vous - La lettre Recherche n°28.

Webographie

Gotelli, N., n.d. EcoSimR: Null Models For Ecology [WWW Document]. URL <https://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html> (consulté le 6.1.24).

Gotelli, N., Hart, E., Ellison, A., 2013. EcoSimR: Null Model Analysis for Ecological Data version 0.1.0 from CRAN [WWW Document]. URL <https://rdrr.io/cran/EcoSimR/> (consulté le 5.30.24).

HHedde, M., n.d. Clé des vers de terre de France [WWW Document]. URL <https://lombrics.identificationkey.org/mkey.html> (consulté le 5.24.24).

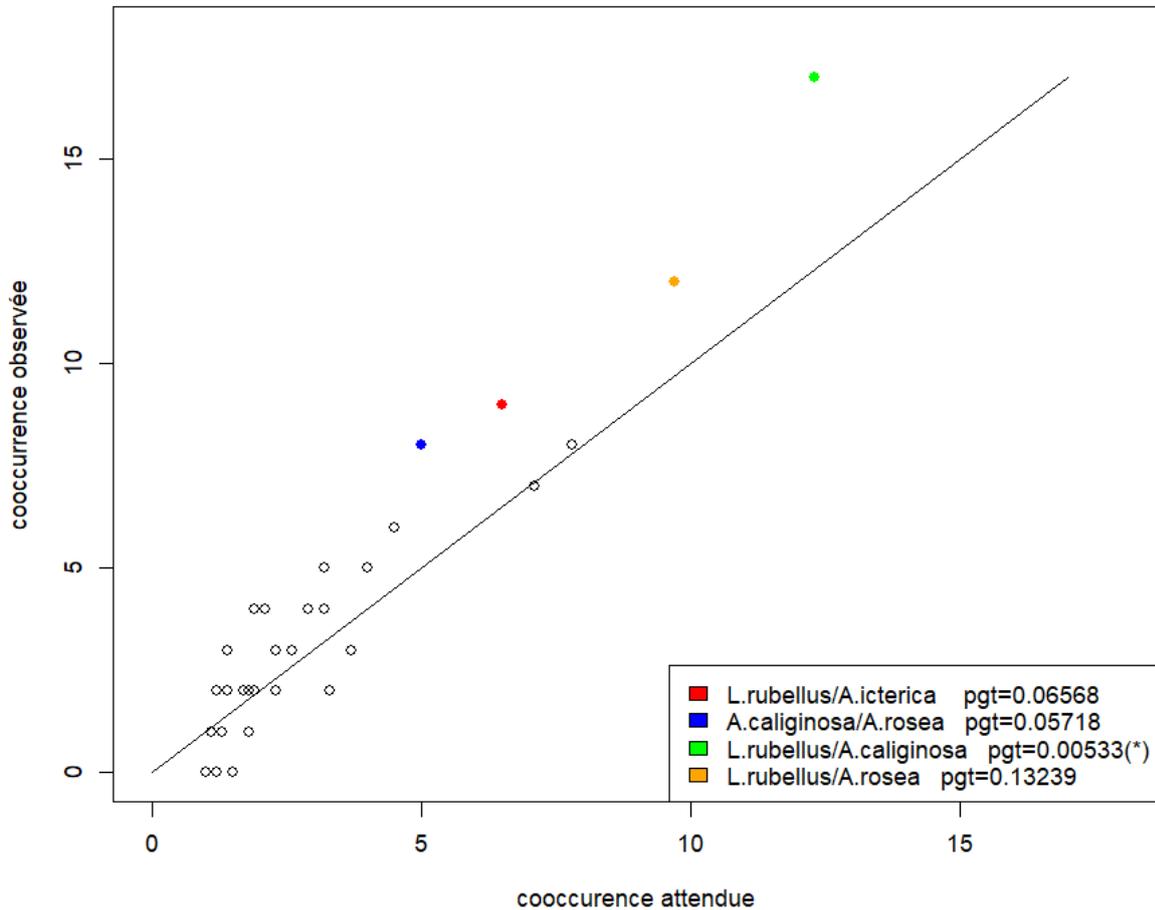
Les forêts en France - Synthèse des connaissances en 2021 | Données et études statistiques [WWW Document], n.d. URL <https://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/les-forets-en-france-synthese-des-connaissances-en-2021> (consulté le 5.31.24)

Annexes

Annexe 1 : Présentation de la structure d'accueil.

Le laboratoire ECODIV(USC INRAE 1499) étudie la biodiversité et le fonctionnement à l'interface du sol et de la végétation. Il a un double rôle de recherche et d'enseignement au sein de l'Université de Rouen, principalement au sein du département de Biologie de l'UFR Sciences et Techniques. Sur l'axe de la recherche, le laboratoire se focalise sur les mécanismes d'assemblage des espèces et la dynamique de la matière organique dans le sol. Les travaux passent par de l'écologie des communautés et de l'écologie fonctionnelle pour étudier les mécanismes d'interactions entre les communautés et les dynamiques de la matière organique et de la structure du sol. Le laboratoire est équipé pour recevoir et analyser des échantillons de végétation, des matrices environnementales, de la faune du sol, et peut réaliser des études microbiologiques des différents horizons du sol. J'ai intégré l'équipe de stagiaires de Pierre Ganault, enseignant-chercheur, au côté de Céleste, Daphnée et Adrien, pour étudier l'effet de la PMS sur les communautés de macrofaune du sol.

Annexe n°2 : Nuage de points de la cooccurrence observée et attendue pour chaque paire d'espèce par l'analyse probabiliste



Annexe 2 : Cooccurrence des paires d'espèces observées en fonction des cooccurrences des paires d'espèces attendues. Chaque point représente une paire d'espèce, dont la cooccurrence dans la communauté est comparée à la cooccurrence la plus probable, calculée à partir du modèle probabiliste. L'association entre les deux espèces est considérée significativement positive si la probabilité d'avoir un nombre d'occurrence supérieur ou égale ($p_{gt}+p_{et}$) est inférieure à 0.05. Le principe est le même pour l'association négative. Sont représentées les paires d'espèces dont les $p_{gt}+p_{et}$ sont significatives ou presque.